Cytotaxinomie et cytogéographie de Veronica prostrata L.

Autor(en): **Brandt, Jean-Pierre**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **84 (1961)**

PDF erstellt am: **27.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-88908

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

INSTITUT DE BOTANIQUE, UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL
Directeur : Professeur Claude Favarger

CYTOTAXINOMIE ET CYTOGÉOGRAPHIE DE *VERONICA PROSTRATA* L.

par

JEAN-PIERRE BRANDT

AVEC 2 FIGURES, 2 DIAGRAMMES ET 2 CARTES

> Pour comprendre un être, il ne suffit plus d'avoir énuméré ses caractères... il faut avoir (au moins d'une façon approximative et provisoire) reconstitué son histoire organique, expliqué son entourage biologique, rendu vraisemblable sa distribution géographique.
>
> Pierre TEILHARD DE CHARDIN, « Histoire naturelle du monde », *Scientia*, 1925.

INTRODUCTION

Le présent travail a déjà été partiellement présenté, sous le titre « *Veronica prostrata* en Suisse », à la Société botanique suisse, en septembre 1957 lors de la session annuelle de la S. H. S. N. ; mais, désireux de le compléter, nous en avions renvoyé la publication.

Un subside de la Commission de recherches de la Société helvétique des Sciences naturelles nous a permis de l'achever dans un délai plus bref, aussi nous exprimons notre reconnaissance au président de cette commission, M. le professeur J. de Beaumont, ainsi qu'à tous ses membres.

Notre profonde gratitude va surtout à notre cher maître, le professeur Cl. Favarger, qui a mis un laboratoire à notre disposition et nous a beaucoup encouragé dans notre travail, en le suivant avec intérêt et bienveillance, en nous accordant aide et conseils.

Nous remercions enfin tous ceux qui nous prêtèrent du matériel ou nous donnèrent des renseignements : MM. les directeurs des Conservatoires botaniques de Genève, de Zurich et de Munich ; MM. les Dr E. Sulger-Büel et Dr E. Furrer, de Zurich ; puis MM. Cl. Farron, assistant à l'Institut de botanique, Ch. Guyot, instituteur aux Taillères, et R. Closuit, de Martigny.

I. Problème posé par *Veronica prostrata* L.

A. Historique

Précisons d'abord la position systématique de *Veronica prostrata* à l'intérieur du genre. Cette espèce fait partie de la section *Chamaedrys* Koch et Grisebach. Koch (1836) a, en plus, créé une subdivision pour les plantes munies d'un calice à cinq divisions, groupe appelé plus tard les *Pentasépales*.

Selon Lehmann, ce caractère serait inconstant. Toutefois, sur un très abondant matériel, examiné en herbiers ou dans la nature, nous n'avons jamais observé des exemplaires de cette sous-section, présentant, par inflorescence, une majorité de fleurs à 4 sépales. La pentasépalie nous paraît donc suffisamment établie pour que l'emploi de ce caractère dans les clefs de détermination se justifie pleinement.

Parmi les Pentasépales peuvent être rangées plusieurs espèces de la section *Chamaedrys*, dont certaines géographiquement éloignées les unes des autres ; c'est ce qu'ont fait Bentham (1846), Wettstein (1895) puis Römpp (1928).

Par contre Wulff (1915), puis Riek (1935) ont préconisé des subdivisions tenant davantage compte de la répartition géographique, ainsi que d'autres caractères comme la forme des capsules et des graines.

L'ancien groupe des Pentasépales *sensu lato* a donc été réparti dans les *Austriacae*, les *Hispano-Africanae*, les *Anatolico-Lycicae*, les *Orientales*, etc., lesquelles contiennent également des tétrasépales.

Seule la sous-section des *Austriacae* nous intéresse et, dans ce groupe, les trois seules espèces qui, pour Wulff, le constituent, à savoir *Veronica Teucrium*, *V. prostrata* et *V. Austriaca*.

Ces espèces présentent ceci de particulier :

1° des aires de répartition géographique se recouvrant presque : celles de *V. prostrata* et de *V. Austriaca* étant plus restreintes et comprises à l'intérieur de celle de *V. Teucrium* ;

2° une parenté morphologique frappante pour certains caractères importants : disposition des inflorescences, pentasépalie, forme des capsules et des graines, par exemple ;

3° des affinités écologique suffisamment voisines pour renforcer l'idée de leur communauté d'origine ;

4° des rapports simples entre leurs nombres chromosomiques, tous multiples de 8.

La similitude morphologique a conduit Bentham et d'autres auteurs à réunir les deux premières espèces en une seule ; *V. Teucrium*, alors que d'autres : Thurmann, Kusnezow, Bonnier, Rouy et Foucauld, Spinner, Fournier ont parlé d'une espèce collective pour les trois.

En outre, les confusions dues à cette parenté sont fréquentes dans les herbiers et même dans des flores, surtout locales.

WATZL (1910) a consacré une bonne monographie à ces trois espèces et a proposé pour elles les divisions suivantes (nous nous en tenons aux sous-espèces) :

1° *Veronica prostrata* L. (pas de sous-espèces).

2° *Veronica Teucrium* L., 4 sous-espèces :
I. *pseudochamaedrys* (Jacq.) Nym.
II. *crinita* (Kit.) Vel.
III. *orsiniana* (Ten.) Watzl.
IV. *altaica* Watzl.

3° *Veronica Austriaca* L., 3 sous-espèces :
I. *dentata* (Schmidt) Watzl.
II. *Jacquini* (Baumg.) Maly.
III. *orbiculata* (Kerner) Maly.

En plus, des hybrides divers dont l'existence est très discutable.

Or, malgré cette amélioration taxinomique et la plus grande facilité à distinguer les représentants du groupe des *Austriacae* qui en découle, certains faits ont échappé à WATZL. Un élève de LEHMANN, SCHEERER, a travaillé sur ces espèces et a mis ces faits en évidence (1937) mais sans étendre son étude à beaucoup de populations. Cela nous a incité à nous intéresser aux exemplaires de notre pays, puis, à la suite d'observations déjà publiées (1952, 1953), à nous occuper plus spécialement de *V. prostrata*. Nous nous décidons maintenant à communiquer ce que nous savons de cette espèce et, en particulier, notre conviction qu'il faut la diviser en deux sous-espèces bien distinctes, l'une diploïde à fleurs bleu pâle, l'autre tétraploïde à fleurs d'un bleu plus foncé.

Quoique conscient de l'imperfection de ce que nous allons exposer (il nous a fallu remettre à plus tard l'étude de certaines questions qui se sont posées en cours de route), nous croyons qu'il est maintenant urgent de publier cette mise au point ; voici pourquoi :

La méconnaissance par les floristes et les phytosociologues des deux sous-espèces de *V. prostrata* est la cause de maintes hésitations dans les déterminations. Bien plus, on a tendance à nommer *V. austriaca dentata*, la sous-espèce tétraploïde de *V. prostrata*, car ces deux plantes ont des fleurs de même couleur. Cette erreur, de plus en plus fréquente dans des travaux historiques et phytogéographiques, pourrait, si elle se perpétuait, provoquer d'autres confusions et des interprétations discutables.

Comme nous le verrons par quelques exemples, certains auteurs avaient de fort bonnes raisons de se tromper, en particulier si l'une des sous-espèces leur était beaucoup plus familière que l'autre. D'autre part, il faut reconnaître que, sans la cytologie, la confusion aurait subsisté longtemps et que seule cette méthode permet une distinction absolument sûre des sous-espèces.

Le problème posé par *V. prostrata* a déjà été signalé par le botaniste neuchâtelois Ch. H. GODET qui, dans sa « Flore du Jura » (1853), avoue avoir été embarrassé par la plante de l'Ajoie que lui a envoyée Thurmann. Après avoir opté pour *V. dentata* (1851), il revient en arrière et, tout en déclarant que cette Véronique n'est pas du *prostrata* authentique, il conclut à une forme intermédiaire entre *V. Teucrium* et *V. prostrata* ou entre *V. Teucrium*, *V. prostrata* et *V. dentata* mais, « d'après les fleurs, ajoute-t-il, c'est plutôt une *V. Teucrium* ou une *V. dentata* ».

Ce que GODET considère comme du *Veronica prostrata* authentique est une plante qu'il a rencontrée et récoltée en Russie, à fleurs plus petites et plus claires, soit notre sous-espèce diploïde.

D'autre part, comme GODET connaissait le *V. dentata* de la vallée de La Brévine, il est compréhensible, mais néanmoins remarquable, qu'il se soit refusé à confondre cette dernière espèce avec le *Veronica prostrata* litigieux, comme l'ont fait bien d'autres par la suite. Sans vouloir critiquer ceux-ci et sans croire qu'une erreur de détermination si facile à faire puisse mettre en doute la valeur de leurs travaux, nous croyons bon de signaler quelques noms, afin que les éventuels lecteurs de ces études les corrigent d'eux-mêmes, sur ce seul point d'ailleurs.

C'est d'abord NAEGELI qui, dans de nombreux articles (1898 à 1933) sur l'histoire de la végétation du nord de la Suisse et du sud de l'Allemagne, a de plus en plus incliné vers la seule présence de *V. austriaca dentata* dans les régions dont il parle. Après avoir étiqueté ses exemplaires de Diessenhofen, récoltés en 1905, *V. prostrata*, il change d'avis et tout ce qu'il récoltera par la suite dans la Souabe voisine, il le nommera *V. austriaca*, accusant les floristes allemands de se tromper eux-mêmes. Or, un contrôle dans l'herbier personnel de cet auteur ne nous a fait reconnaître que du *V. prostrata* tétraploïde pour l'une et l'autre dénomination ! Notons que F. BRUNNER de Diessenhofen, dont NAEGELI parle à plusieurs reprises, cite en 1882 *V. prostrata* et *V. dentata* dans cette localité ; mais, également ici, tous les exemplaires que nous avons pu examiner, provenant de cet auteur, sont du *V. prostrata* tétraploïde. En 1915, H. BRUNNER a encore vu *V. prostrata*, mais tout à fait isolé.

Après NAEGELI, KUMMER (1945) cite *V. austriaca dentata* pour Diessenhofen et le Hegau. Il mentionne aussi *V. prostrata* dans ces régions et invoque l'autorité de RONNIGER de Vienne pour l'exacte détermination de ses exemplaires. Le Dr SULGER-BÜEL, auquel se réfère également KUMMER, nous a communiqué de ces *V. prostrata* et *V. austriaca* déterminés par RONNIGER : tous sont des *V. prostrata* tétraploïdes !

Jusqu'à présent, pour la Souabe, nous n'avons pas encore vu d'exsiccata de *V. austriaca dentata* provenant de localités situées au sud-ouest de Nördlingen.

Tout ce que NAEGELI avance au sujet de *V. austriaca dentata* nous paraît donc devoir être rapporté au *V. prostrata* tétraploïde.

BRAUN-BLANQUET et MOOR (1938) ont affirmé qu'il était peu probable que *V. prostrata* soit présent en Allemagne du sud, ni surtout en

France. Ils corrigent les relevés de quelques auteurs, en particulier ceux d'ALLORGE sur le Vexin français (1922), en remplaçant les vocables *V. prostrata* par *V. austriaca*. Or nous sommes bien persuadé qu'ALLORGE, comme beaucoup d'auteurs de monographies phytogéographiques de diverses régions de la France, est dans le vrai. Comme à la suite de cette rectification prématurée de BRAUN-BLANQUET, plusieurs phytosociologues citent *V. austriaca* dans des associations où la présence de *V. prostrata* nous paraît plus plausible, il s'avère de plus en plus difficile de différencier l'écologie de ces deux espèces !

La conclusion de BRAUN-BLANQUET s'explique car le *Veronica prostrata* diploïde à fleurs claires, répandu dans le Haut-Tyrol et dans la Basse-Engadine, est bien connu de cet auteur. Par contre, il est probable que certains caractères de l'authentique *V. austriaca dentata* lui aient échappé et qu'il n'ait retenu de cette plante que les grosses fleurs bleu foncé et des feuilles plus ou moins entières et allongées.

Il faut pourtant déplorer qu'une élève de BRAUN-BLANQUET, Mme POTTIER-ALAPETITE ait, dans deux travaux (1943 et 1947), hautement affirmé qu'avant elle, tous les floristes du Jura français ou suisse (les BABEY, GRENIER, MICHALET, MAGNIN, THURMANN, CONTEJEAN, etc.) s'étaient trompés en dénommant *V. prostrata* ce qu'elle estime être *V. austriaca dentata*. Sa démonstration n'est pas convaincante, car de tous les auteurs qu'elle invoque : WATZL, SPINNER, BRAUN-BLANQUET, NAEGELI et SLEUMER, seul ce dernier ne s'est pas trompé et a su reconnaître que les plantes du Kaiserstuhl sont du *V. austriaca dentata* plutôt que du *V. prostrata*. Toutefois spécifions d'après nos observations personnelles que ces V. *a. dentata* du Kaiserstuhl ont, comme ceux de La Brévine, 32 chromosomes et non 24, nombre trouvé par SCHEERER pour ce taxon.

SLEUMER (1933) a pourtant trop vite conclu que *V. prostrata* n'existait pas en Allemagne du sud et dans les régions circonvoisines. Mme POTTIER partage cette opinion sans tenir compte des remarques de MICHALET et de GRENIER sur la floraison précoce de la plante du Jura.

D'autre part, alors que WATZL signale la glabréité du calice comme caractère important de *V. prostrata*, Mme POTTIER-ALAPETITE ne mentionne nullement que les plantes du Jura ont justement des calices glabres, mais semble admettre qu'ils sont hirsutes. Or, sur des centaines de *Veronica prostrata* tétraploïdes que nous avons eus en mains, provenant principalement de l'est de la France et du Jura suisse voisin, seuls deux ou trois exemplaires présentaient quelques rares et courts poils en bordure des sépales, alors que tous les *Veronica austriaca dentata* que nous avons vus possédaient des calices nettement hirsutes, voire velus, tant sur les faces qu'en bordure des sépales. Toutes les plantes que nous avons examinées, dans les endroits voisins de Besançon cités par Mme POTTIER-ALAPETITE comme localités de *V. austriaca dentata*, avaient nettement des calices *glabres* et tous les autres caractères, qui seront énumérés plus loin, du *V. prostrata* tétraploïde.

WATZL (1910) avait, il est vrai, inclus dans la liste des localités de *V. austriaca dentata :* Besançon et La Mure en Isère. Or, si cet auteur a su reconnaître quelques *V. prostrata* dans des lots de *V. austriaca dentata* expédiés partout par Tripet, il a néanmoins (ainsi que nous avons pu le constater dans des herbiers de Zurich) confondu quelquefois les deux espèces en revisant du matériel français ou allemand. Il est parfois très difficile de se prononcer sur des exsiccata en plus ou moins bon état, et certaines formes de *V. Teucrium*, présentant des analogies avec *V. austriaca dentata*, viennent encore compliquer les déterminations.

Pour des formes quelque peu voisines du *V. prostrata* tétraploïde à fleurs bleu foncé, WATZL a en outre décrit un hybride : *V. austriaca dentata* × *V. prostrata* = *V. Jancheni* et y rattache deux ou trois plantes de Basse-Autriche ou de Hongrie, malgré la petitesse de leurs fleurs. SPINNER (1945) y rapporte des plantes du Jura français, de Diessenhofen et du Hegau, partageant à leur égard les hésitations de ses prédécesseurs et voyant là, faute de mieux, un moyen pratique de s'en sortir. Or SCHEERER (1937), dans ses tentatives de croisement, a démontré que l'hybride *V. Jancheni* était inviable. Il faut donc renoncer à cette hypothèse.

C'est ce qu'a fait ISSLER en 1951, après avoir été bien longtemps perplexe. En effet dans ses premiers relevés sur la végétation des terrasses rhénanes de la Haute-Alsace, il ne cite que *V. prostrata* (1928). Plus tard (1932 et 1936) il trouve dans les contreforts granitiques des Vosges une plante qui pourrait être du *V. austriaca dentata*, mais qui en diffère par les calices glabres et l'allure générale. Il signale cette plante comme un *Veronica Teucrium* var. *pseudoaustriaca*, car il n'est pas convaincu, semble-t-il, de la réalité de *V. Jancheni*. Mais après qu'il ait lu le travail de SCHEERER (1937), tout s'éclaire, et ISSLER (1951) revient à la dénomination *V. prostrata* pour les plantes du Haut-Rhin. Celles que nous avons vues ou rapportées de cette région nous font partager pleinement cette opinion.

B. Travaux de Scheerer

C'est SCHEERER (1937) qui franchit le pas principal relatif à nos connaissances sur *V. prostrata*. Le propos de cet auteur était d'élucider, par une étude cytologique et génétique, les rapports des trois espèces étroitement apparentées de la sous-section *Austriacae*, *V. Teucrium*, *V. prostrata* et *V. austriaca* qu'il tient, lui, à nommer : Pentasépales !

Les exemplaires de *Veronica prostrata* qu'il eut à sa disposition provenaient :

1° de la Basse-Autriche et de la Hongrie. Ils s'avérèrent posséder un nombre chromosomique de N = 8 ou de 2 N = 16 ; un examen attentif fit remarquer que leurs fleurs étaient petites et claires et leurs capsules assez petites aussi.

2° de l'Allemagne du sud (environs de Tubingue, Souabe, région de Mayence). De nombre chromosomique N = 16 (2 N = 32), ces plantes présentaient des fleurs plus grandes, plus foncées et des capsules plus grandes.

Ne voulant pas s'avancer sur le plan taxinomique, SCHEERER se borna à désigner comme suit ce qu'il considérait comme de simples formes chromosomiques : la première, diploïde : *V. prostrata* Ungarn, la seconde, tétraploïde : *V. prostrata* Schwaben.

Enfin les croisements entrepris par cet auteur démontrèrent que ces deux formes ne s'hybridaient pas.

C. Conclusion taxinomique

Comme nous l'avons déjà dit, l'étude des populations suisses de *Veronica prostrata* nous a tellement convaincu de la réalité de deux taxa bien distincts, que nous nous sommes décidé à proposer deux sous-espèces nettement définies, à savoir :

1° *V. prostrata* L. ssp. *prostrata.*, diploïde, correspondant à la forme Ungarn de SCHEERER. C'est la plante décrite dans presque toutes les flores et par LINNÉ (1762 et 1764), ce qui justifie le choix du qualificatif *prostrata.*

2° *V. prostrata* L. ssp. *Scheereri* nob., tétraploïde, correspondant à la forme Schwaben de SCHEERER et dédiée à cet auteur, dont le remarquable travail élucida une question depuis si longtemps en suspens. L'épithète Schwaben ne peut être conservée ; elle n'est pas conforme aux règles de la nomenclature et la plante est répandue bien ailleurs qu'en Souabe.

Pour des raisons de clarté et pour mieux différencier ce *V. prostrata* tétraploïde du *V. austriaca dentata*, nous avons renoncé au qualificatif primitivement choisi par nous et communiqué oralement en 1957, soit *pseudoaustriaca*, terme créé par ISSLER (1932) mais présenté de façon imprécise et provisoire comme relaté plus haut.

La toute première description de cette sous-espèce remonte au médecin-botaniste J. BAUHIN de Montbéliard (1650), car la plante est commune aux environs de cette ville. Le terme distinctif choisi « *Chamaedrys spuria minor angustifolia* » a été retranscrit par LINNÉ « *Chamaedrys incana spuria minor angustifolia* ».

Comme il n'est pas d'usage de se référer aux prédécesseurs de LINNÉ, nous renonçons à l'épithète *angustifolia*, pourtant assez caractéristique de la sous-espèce et d'ailleurs utilisée par plusieurs créateurs de formes plus ou moins éphémères, et avant tout écologiques.

Les diagnoses des deux sous-espèces sont données dans la dernière partie (p. 80).

Notre travail a consisté en études caryologiques et biométriques destinées à compléter les données présentées par SCHEERER, de façon à établir sur une base aussi sûre que possible l'autonomie de nos deux sous-espèces.

II. Cytologie des sous-espèces *prostrata* et *Scheereri*

En 1952 et 1953, nous avons déjà indiqué les nombres chromosomiques d'exemplaires du Jura neuchâtelois, du Valais et de l'Ajoie. Depuis, nous avons heureusement pu examiner du matériel d'autre provenance. Or, pour chaque plante que nous avons vue en fleurs avant l'examen caryologique, une concordance parfaite a pu être établie entre la détermination par l'examen morphomologique et celle obtenue par comptage des chromosomes. En effet, pour un individu vivant et fleuri, il est facile de dire, quasiment d'emblée, s'il s'agit de la ssp. *Scheereri* ou de la ssp. *prostrata*. Il n'est pas non plus très difficile de distinguer, dans ces conditions-là, un *V. prostrata Scheereri* d'un *V. austriaca dentata* ou d'un *V. Teucrium*. Dans la huitième partie nous signalerons ce qui différencie ces trois taxa principaux.

Pour cette raison, nous avons recouru à la méthode cytologique avant tout pour des plantes récoltées sans fleurs et même sans fruits, ou pourdes individus issus de graines reçues de divers jardins botaniques. Nous l'avons aussi fait pour des populations isolées comme celles des Grisons ou pour confirmer notre diagnostic, surtout s'il était en opposition avec ceux des auteurs déjà cités.

La méthode adoptée est celle des squashes, après fixation à l'alcool acétique et coloration au carmin acétique (méthode de Heitz modifiée). L'observation des chromosomes est beaucoup facilitée par suite de l'étalement des plaques équatoriales. La plupart des observations ont été faites sur des pointes de racines prélevées sur des plantes cultivées en pots, au jardin botanique, et provenant d'individus récoltés dans la nature ou issus de graines reçues d'ailleurs. Les nombres méiotiques N ont été comptés sur des squashes d'anthères, dans les cellules mères du pollen.

Le tableau ci-dessous résume nos observations.

I. *V. prostrata* L. ssp. *Scheereri* nob.

Origine	Partie examinée	N	2 N
Dourbes (Belgique méridionale)	racines	—	32
Besançon (France)	racines	—	32
Fort de Joux (France)	racines	—	32
Heiteren (Haut-Rhin, France)	racines	—	32
* *Beuron* (Allemagne)	anthères	16	—
* *Diessenhofen* (Thurgovie, Suisse)	anthères et racines	16	32
Gempen (Soleure, Suisse)	racines	—	32
Blauen (Berne, Suisse)	racines	—	32

* Plantes reçues du Dr Sulger-Büel, maintenues en culture à Zurich après avoir été récoltées dans la nature.

Cette liste de nombres tétraploïdes complète les numérations de HUBER (1927) et SCHEERER (1937) pour l'Allemagne du sud, les nôtres pour les Jura bernois et neuchâtelois (1952, 1953), ceux de SIMONET (1934) et de LARSEN (1954) pour la France.

II. *V. prostrata* L. ssp. *prostrata.*

Origine	Partie examinée	N	2 N
Termignon (Savoie, France)	racines	—	16
Mont-Chemin (Valais)	racines	—	16
Tiefencastel (Grisons)	racines	—	16
Gurlaina (près Scuol, Grisons)	racines	—	16
Tschanüff (près Ramosch, Grisons)	racines	—	16

Nombres identiques à ceux trouvés par nous sur les exemplaires du Valais et par PÓLYA (1949) et SCHEERER (1937) sur ceux de Hongrie et de Basse-Autriche.

Les chromosomes des deux espèces sont assez analogues, et la variabilité de leur taille se confirme. La nouvelle méthode d'étude nous a fourni des images plus nettes, où l'on distingue quelques chromosomes pourvus soit d'une constriction secondaire soit d'un satellite.

Par la suite, lors d'un exposé général sur la caryologie des *Austriacae (sensu stricto)*, nous espérons être en mesure de présenter les caryotypes des diverses espèces ou sous-espèces ; c'est alors seulement qu'une telle description présentera tout son intérêt.

Notre étude cytologique apporte déjà quelques précisions. Il se confirme que dans le Jura suisse et français comme en Alsace, et, comme on pouvait le prévoir, en Belgique du sud, c'est bien la ssp. *Scheereri* que l'on rencontre. A Besançon, à Diessenhofen, à Beuron, il s'agit aussi de cette sous-espèce et non de *V. austriaca dentata*, contrairement aux affirmations de Mme POTTIER-ALAPETITE ou de NAEGELI.

Evidemment la preuve que *V. austriaca dentata* n'a pas existé à Diessenhofen n'est pas absolue. Toutefois des recherches entreprises deux ans de suite aux endroits indiqués par tous les floristes intéressés (BRUNNER, NAEGELI, SULGER-BÜEL, WEGELIN, KUMMER) n'ont abouti qu'à la découverte, en mai 1958, d'un unique exemplaire de *V. prostrata Scheereri* bien typique, muni d'une seule grappe pauciflore, aux calices glabres, aux fleurs foncées absolument typiques de la sous-espèce. Pas trace de *V. austriaca* dans la station, ni en herbiers, comme déjà dit.

La conclusion nous paraît s'imposer : on ne peut plus citer Diessenhofen comme localité de *V. austriaca dentata*, et il est douteux que cette plante ait été vue et récoltée là. Par contre, et cela présente un intérêt certain, Diessenhofen est une des rares localités suisses de *V. prostrata* ssp. *Scheereri*, et la plante y est en voie de disparition.

Un fait pourrait être mis en relation avec le comportement chromosomique, en particulier avec la formation de tétravalents signalée par

SCHEERER et par nous-même. Il s'agit de la présence de grains de pollen avortés dans des proportions assez variables chez tous les représentants du groupe. WATZL annonce que plus de la moitié des exemplaires de *V. prostrata* sont affectés de ce défaut, avec des pourcentages de 30 à 50% de grains malformés et transparents, donc stériles.

Plusieurs contrôles rapides nous ont appris qu'en fait c'était la ssp. *Scheereri* qui présentait surtout cette anomalie. Désireux d'évaluer la différence de pourcentage entre les deux sous-espèces, nous avons compté les grains normaux et avortés d'un échantillon bien caractéristique de chacune d'elles.

Nous avons obtenu un pourcentage de 33,3% (130/390) de grains stériles pour une plante tétraploïde et 8,7% (25/287) pour une plante diploïde.

Ces nombres confirment donc nos observations plus sommaires effectuées à plusieurs reprises lors des floraisons au jardin botanique ou sur des plantes récoltées dans la nature. Ils sont évidemment très relatifs, mais caractéristiques pour chaque sous-espèce.

Cette stérilité pollinique existe chez d'autres espèces, et WULFF (1909) a consacré un article à celle observée dans le genre *Potentilla*.

Comme WATZL, il pense que la cause principale de cette dégradation du pollen est d'origine écologique. Une tentative de WATZL de trouver un rapport entre cette stérilité et les formes d'ombre ou de lumière n'a rien donné de positif. WULFF (1915) reconnaît qu'il ne peut non plus y avoir de relation avec le polymorphisme important de toutes les *Austriacae*. L'hybridation, invoquée par KUZNEZOW (1897) pour expliquer ce polymorphisme, est écartée par WULFF comme cause probable de cette stérilité, puisque celle-ci atteint tout aussi bien les types que les formes de passage.

Comme les travaux de SCHEERER et les nôtres ont démontré l'impossibilité d'hybridation entre les deux sous-espèces de *V. prostrata*, on peut donner raison à WULFF. Les conditions écologiques sont à écarter aussi, car nos observations ont eu lieu sur des plantes croissant au même endroit, au jardin botanique de Neuchâtel, dont le sol, comme nous le verrons plus loin, semble surtout favorable aux tétraploïdes, pour la production des graines. Par conséquent, il faudrait que les diploïdes du jardin présentent, elles, le plus grand pourcentage de grains de pollen atrophiés. Puisque c'est l'inverse qui a été observé, il paraît naturel d'éliminer cette cause directe.

Il reste que la stérilité pollinique est à rapporter à la constitution génique. Or cette stérilité est partielle et n'atteint qu'extrêmement rarement un pourcentage élevé. Comme, d'autre part, les tétravalents n'apparaissent pas constamment à la diacinèse — SCHEERER et nous-même en avons vu un seul par cellule mère en général, mais assez souvent deux et parfois aucun — il est possible d'établir une relation entre ces anneaux de chromosomes et une plus ou moins grande proportion de grains mal développés. Cependant cela n'explique pas le comportement des diploïdes, chez lesquels nous n'avons pas pu observer d'anneaux à la méïose.

Il est possible, en outre, que les malformations polliniques et l'autostérilité observée par SCHEERER pour chaque sous-espèce aient quelque rapport entre elles. Cette autostérilité est très fréquente sinon absolue.

Pour la deuxième fois nous cultivons dans un jardin privé, un plant de *V. prostrata* tétraploïde, dont le pollen présente une proportion assez forte de grains stériles. Or pendant des années, sur chacun de ces individus, isolé de tout représentant de la même espèce, nous n'avons récolté qu'une ou deux graines normales pour quelques dizaines de capsules formées, dont la très grande majorité étaient vides ou ne contenaient que des semences avortées. Cette observation confirme les résultats obtenus par SCHEERER dans ses essais d'autopollinisation. Ceux-ci n'ont été suivis d'aucune production de graines pour la sous-espèce diploïde, et les tétraploïdes n'en ont donné qu'une ou deux. Donc, en principe, pas d'autofécondation.

Sa conclusion négative a déterminé SCHEERER à tenter des croisements entre les diverses Véroniques du groupe, sans recourir à la castration.

Dans les essais de croisements entre les deux formes de *V. prostrata*, il n'a obtenu aucun résultat positif, tout en reconnaissant que son matériel était trop peu abondant pour que des conclusions définitives puissent être tirées.

Cette remarque nous a incité à répéter avec des plantes de notre pays de telles tentatives d'hybridation. Nous relatons sommairement ci-dessous la méthode et les résultats obtenus.

III. Essais de croisements entre sous-espèces

Ils eurent lieu en 1956 et 1957 entre sept plantes issues de cinq individus différents : deux diploïdes du Valais (de La Bâtiaz et de Charrat) et trois tétraploïdes dont un de La Brévine et deux de l'Ajoie.

La méthode consista à choisir comme représentants femelles des plantes en gros boutons dont les anthères n'étaient pas ouvertes. La corolle fut ôtée avec les étamines qui y étaient fixées. Il restait les pistils et les calices. Chaque stigmate fut examiné à la loupe binoculaire pour s'assurer de l'absence de tout grain de pollen, puis frotté avec une anthère ouverte prélevée chez le sujet mâle. Un sachet en cellophane percé de trous minuscule protégea la grappe ainsi pollinisée.

Les opérations furent poursuivies suivant le rythme des floraisons, certains plants étant plus précoces que d'autres. Etendue sur deux années, l'expérience permit à chaque plante d'être une fois femelle et une fois mâle ; en outre, en 1957, des croisements entre plantes de la même sous-espèce eurent lieu et servirent de témoins.

Les résultats confirmèrent ceux de SCHEERER. En général il se forma un certain nombre de capsules suivant des proportions très diverses relativement aux fleurs fécondées ; mais aucun croisement que ce fût,

dans un sens ou dans l'autre entre individus appartenant à des sous-espèces différentes, ne fournit jamais une graine viable. Les capsules étaient vides ou ne contenaient que quelques graines minuscules, pas développées du tout, donc avortées. Entre individus de la même sous-espèce, les résultats furent assez divers : les diploïdes donnèrent assez peu de graines dans un sens et aucun dans l'autre. Pour les tétraploïdes, il fut obtenu beaucoup de graines pour un croisement de la plante de La Brévine choisie comme mâle avec l'une de Porrentruy choisie comme femelle, et très peu quand les mêmes individus furent utilisés en inversant les sexes.

En conclusion, on peut affirmer que les deux sous-espèces *prostrata* et *Scheereri* sont génétiquement incompatibles. La subdivision en deux sous-espèces s'en trouve justifiée. D'autre part les résultats inégaux relatifs aux croisements entre plantes ayant même nombre de chromosomes ne nous surprennent pas énormément, car, ainsi que nous avons pu le constater lors de nos excursions, il est très difficile, certaines années, de trouver des fruits et des graines.

IV. Morphologie comparée des deux sous-espèces

En général, il est très facile, de distinguer le *V. prostrata Scheereri* du *V. prostrata prostrata* lorsqu'on est en présence d'exemplaires vivants et fleuris. Toutefois, il n'est pas superflu de relater quelque peu en détail ce qui différencie ces deux sous-espèces, pour deux raisons :

a) l'étude biométrique plus ou moins sommaire de quelques organes peut permettre d'établir plus nettement quels caractères doivent être pris en considération pour établir des diagnoses distinctives sûres ;

b) accessoirement, certains rapports avec le degré de polyploïdie pourront être remarqués et comparés avec les résultats qu'ont exposés et commentés LEHMANN et SCHMITZ – LOHNER (1954) dans leur étude du groupe *Agrestis*.

Un principe ne doit pas sortir de l'esprit : *Veronica prostrata* n'échappe pas au polymorphisme considérable constaté chez les *Austriacae* et auquel KUSNEZOW a consacré une grande étude.

La séparation de l'espèce en deux sous-espèces va diminuer les difficultés présentées par ces fluctuations. Toutefois, même à l'intérieur des sous-espèces, celles-ci demeurent fortes, si bien que, statistiquement parlant, certaines distributions restent quelque peu irrégulières. Nos moyennes nous paraissent toutefois suffisamment démonstratives, d'autant plus qu'elles sont calculées sur des quantités de mesures portant sur 50 objets ou davantage dans chaque cas, en général sur quelques centaines. Quelques applications de tests de contrôle, lorsque nous voulions établir des rapports exacts entre diploïdes et tétraploïdes, nous ont prouvé que ces distributions-là étaient très normales. Les

autres sont toujours bien distinctes, et les comparaisons des moyennes, selon les tests habituels, nous ont démontré qu'elles différaient, statistiquement parlant, de façon très significative.

Nous allons passer en revue toutes les parties principales des plantes étudiées, en mentionnant leurs caractères principaux, en les exprimant parfois numériquement. D'autres observations et commentaires préciseront certains points.

Un tableau résumera ensuite l'essentiel de ce qui permet de différencier nos deux sous-espèces, et l'on s'efforcera encore de comparer leur variabilité.

Inflorescences

Elles sont composées de 2 à 4 grappes latérales ; une diversité se manifeste ayant quelque rapport avec les deux sous-espèces : les grappes de la ssp. *prostrata* sont d'abord denses, pyramidales, avec une moyenne de 25 fleurs (σ 10,7) (en réalité de 4 à 60 fleurs). Celles de *V. prostrata Scheereri*, plus globuleuses et plus lâches, ne comptent que 16 fleurs en moyenne (σ 7,7), le nombre variant de 4 à 35.

Malgré une très grande variabilité (écarts types très prononcés), il est possible, statistiquement, de conclure qu'il s'agit bien de deux distributions nettement distinctes. Toutefois il faudra tenir compte de ce fait : l'origine des deux distributions est la même, à savoir que des grappes de plantes diploïdes peuvent aussi avoir 4 ou 5 fleurs mais très rarement ; en outre, dans chaque sous-espèce, on compte à peu près le même pourcentage de grappes ayant de 15 à 25 fleurs. Parmi les nombres observés, seuls ceux atteignant ou dépassant 30 ont donc quelque valeur pratique : si l'on rencontre des plantes à grappes très multiflores, on peut être assuré qu'il s'agit plutôt de diploïdes.

La forme des inflorescences, lorsque les fleurs commencent à s'ouvrir, est beaucoup plus caractéristique par contre.

Fleurs

Les fleurs permettent beaucoup mieux la reconnaissance de nos plantes. Rappelons tout d'abord leur date d'apparition, très caractéristique de l'espèce. En effet, dans la même localité, *V. prostrata* fleuri plusieurs semaines (3 à 4) avant *V. Teucrium*, point sur lequel ont insisté Grenier et Michalet, et généralement 2 à 3 semaines avant *V. austriaca dentata*, au moins dans la vallée de La Brévine. Ailleurs la distinction est moins nette avec cette dernière espèce. Pourtant entre le Kaiserstuhl et l'Alsace, par exemple, nous avons observé ceci : *V. austriaca* (du Kaiserstuhl) commençait de fleurir, alors que *V. prostrata* (du Haut-Rhin), vu un jour plus tard, était à la fin de sa floraison. Cela correspond donc à un écart d'une à deux semaines.

Naturellement cette floraison varie beaucoup avec l'altitude. Alors qu'elle peut débuter à la fin d'avril en plaine (Italie), elle a lieu généralement en mai pour toutes les régions d'altitude moyenne et pour l'une

et l'autre sous-espèce. A 1000 m, l'apparition des premières fleurs se produit suivant les années à mi-mai ou au début de juin ; à 1500 m, dans la première quinzaine de juin ; à 2000 m enfin, au début de juillet. La fructification est achevée deux mois environ après la floraison en montagne, mais parfois beaucoup plus rapidement en plaine, trois semaines à un mois.

Cette phénologie ne permet pas de différencier les deux sous-espèces, mais elle facilite la détermination et la recherche de *V. prostrata*. Par contre très différente, comme déjà signalé, est la couleur des corolles :

bleu roi dense, un peu foncé, très légèrement violacé chez *Scheereri ;*
bleu lilacé pâle chez la ssp. *prostrata.*

Chez l'une et l'autre sous-espèce : apparition occasionnelle de fleurs roses, voire blanches, plus fréquemment chez la ssp. *prostrata.*

Naturellement des nuances existent, et les *V. prostrata Jancheni* de WATZL, pourtant originaires d'Autriche et de Hongrie, ont des fleurs bleues.

En outre, et il est indispensable de s'y référer aussi, la grandeur de la corolle varie de façon nette d'une sous-espèce à l'autre ; les moyennes obtenues sont de :

7,2 mm (variation de 4 à 11), σ 1,5 pour la ssp. *prostrata ;*
10,5 mm (variation de 7 à 15), σ 1,7 pour la ssp. *Scheereri.*

Dans ce cas-ci également, la différence des moyennes est très significative ; statistiquement les populations sont absolument distinctes, malgré un très léger chevauchement des valeurs numériques.

L'observation simultanée des deux caractères : couleur et grandeur des fleurs, permet d'identifier presque à coup sûr les représentants vivants de chaque sous-espèce. Dans les rares cas douteux, comme celui de *V. Jancheni* austro-hongrois, à fleurs petites mais bleues, l'emploi d'une autre méthode de discrimination nous a permis de nous décider pour la ssp. *prostrata* : LEHMANN et SCHMITZ (1954) ont montré que les cellules épidermiques des pétales ont des grandeurs en rapport avec le degré de polyploïdie, les plus grandes étant celles des polyploïdes. Chez *V. prostrata*, cette observation se confirme, et il nous a été possible d'en tirer parti pour mettre au point un moyen d'identifier plus sûrement les exemplaires d'herbiers. Cette méthode sera traitée plus loin (voir cinquième partie) avec quelque détail, mais précisons déjà que les cellules épidermiques présentent en moyenne, chez *V. prostrata Scheereri*, une surface à peu près double de celle qu'elles ont chez *V. prostrata prostrata.*

Cependant, l'utilisation de ce caractère n'est pas très simple, même avec des corolles fraîches, car l'état de développement de celles-ci doit d'abord être bien déterminé ainsi que l'endroit à observer, pour qu'il soit toujours le même dans chaque cas.

Un autre caractère de la fleur s'est avéré moins constant, mais nous sommes maintenant convaincu de sa réalité. Il s'agit de la densité et

de la longueur des poils qui forment un anneau à l'intérieur et au haut du tube de la corolle. Dans les fleurs de la ssp. *Scheereri*, ces poils sont souvent abondants, disposés en deux ou trois étages rapprochés, et leur longueur est telle qu'ils obstruent toute l'ouverture du tube.

Par contre, dans la plupart des fleurs de la ssp. *prostrata*, ces poils sont moins denses, disposés à peu près sur une seule circonférence et comme ils sont plus courts, ils ne se rejoignent pas par leurs extrémités et ménagent une lumière au centre du tube.

Un dernier point relatif à la morphologie de la corolle : ses divisions sont en général plus aiguës chez la ssp. *prostrata*, plus obtuses chez *V. prostrata Scheereri*. La fleur de la sous-espèce diploïde apparaît, de ce fait, comme plus fine, plus déliée, d'autant plus qu'elle est plus petite. Toutefois, ce caractère, esthétique si l'on peut dire, n'est pas tout à fait constant.

Androcée

LEHMANN ayant trouvé des différences pour la longueur des anthères et des filets chez les espèces du groupe *Agrestis*, nous avons jugé bon d'examiner aussi nos plantes sous ce rapport.

Les anthères ont été mesurées seulement au moment où une légère scissure jaune témoignait de leur déhiscence très prochaine : leur longueur moyenne est de 1,8 mm chez la ssp. *Scheereri* (σ 0,25) et de 1,3 mm chez la ssp. *prostrata* (σ 0,33).

Les filets des anthères prêtes à s'ouvrir mesurent 3,9 mm en moyenne (σ 0,59) chez les exemplaires tétraploïdes et 3 mm (σ 0,52) chez les diploïdes.

WATZL (1910) a signalé que ces filets étaient entourés de papilles (adaptation à l'entomogamie). Cette conformation est nettement la règle chez *V. prostrata Scheereri*. Elle est, par contre, beaucoup moins accusée chez la ssp. *prostrata*.

En 1953, nous avons mentionné nos mesures relatives aux grains de pollen. Rappelons que leur diamètre moyen est de 26,9 μ (σ 2,3) pour la ssp. *prostrata* et de 34,9 μ (σ 3,1) pour *V. Scheereri*. Notre tentative d'utiliser ce caractère avec des pollens anciens a échoué ; sans doute n'avons-nous pas adopté une technique suffisamment précise, permettant de compenser les modifications de taille dues aux différences de conservation et à l'âge des pollens.

Pistil, fruits et graines

Les styles, de par leur courbure, sont difficiles à mesurer ; aussi avons-nous renoncé à comparer leurs longueurs.

Il est peut-être bon de rappeler une fois encore que les nombres cités pour certains organes (anthères, filets, grains de pollen, par exemple) le sont pour mettre en évidence une différence entre les sous-espèces, plus ou moins proportionnelle au degré de polyploïdie, ainsi que nous le demandait LEHMANN *(in litteris)*. A moins de disposer d'un matériel

abondant et de beaucoup de temps, un systématicien ne pourrait pas tirer grand parti de ces données numériques, puisque ce sont des moyennes.

Les fruits (des capsules biloculaires) ainsi que les graines pourront par contre être de quelque utilité lors des déterminations.

La forme des capsules est assez constante, et leur rapport longueur/largeur nous a paru assez voisin de l'unité pour que nous nous croyions autorisé à choisir, pour exprimer quantitativement leur taille, la dimension la plus facile à mesurer, c'est-à-dire la largeur. Les moyennes obtenues sont : pour *V. prostrata Scheereri* 3,56 mm (σ 0,35) et pour *V. prostrata prostrata* 2,97 mm (σ 0,38).

A noter que chez tous les *V. prostrata* bien authentiques de l'une et l'autre sous-espèce, ces fruits sont complètement glabres, et nous tenons ce caractère comme un des plus constants de l'espèce, mais non distinctif, hélas ! En effet chez les autres Pentasépales, on observe tous les degrés possibles de pubescence. L'échancrure est, par contre, un caractère très peu stable chez *V. prostrata*, comme dans tout le groupe d'ailleurs.

A la demande de LEHMANN nous avions aussi évalué le nombre de graines par capsules. Contrairement à cet auteur, nous n'avons pas observé une très grande différence dans les résultats des sous-espèces diploïdes et tétraploïdes : en effet, nous avons obtenu une moyenne de 7 à 8 graines pour *V. Scheereri* (σ 3,5) et de 10 graines pour la ssp. *prostrata* (σ 3,4). La variabilité est très forte ici. Ce fait est peut-être à rapprocher des résultats de croisements entre représentants de la même sous-espèce, très inégaux comme nous l'avons vu. La difficulté que nous avons toujours éprouvée en tentant de récolter des graines dans la nature s'explique aussi par de très fortes variations dans la fructification : il nous est arrivé à plusieurs reprises de ne retrouver que quelques rares capsules en des localités où nous avions repéré de nombreuses plantes en fleurs, tant pour des localités jurassiennes que valaisannes. D'une année à l'autre, d'ailleurs, le nombre d'individus fleuris varie beaucoup dans une même station. Ces cycles de floraison et de fructification n'expliqueraient-ils pas aussi la disparition momentanée de l'espèce en certaines localités ? BRUNNER (*in* NAEGELI, 1922) le signala nettement pour Diessenhofen, et nous-même, à La Brévine, au Russey, à Porrentruy et au Fort de Joux, avons observé, suivant les années, des diminutions et des augmentations dans la quantité de plantes fleuries. Ce phénomène a d'ailleurs été constaté chez d'autres espèces (cf. les « années à gentianes » *(Gentiana lutea)*, par exemple).

Nos moyens ne nous ont pas permis de rechercher autant que nous l'aurions désiré des graines de *V. prostrata* diploïde en nature ; deux tentatives en Valais ont échoué, et il nous a fallu nous contenter d'une très belle récolte faite sur de nombreux individus à Tschanüff, en été 1958. Nous avons mesuré plusieurs centaines de ces semences, ainsi que d'autres recueillies au jardin botanique sur des plantes originaires de Charrat, de La Bâtiaz et de Sur-Frête (Mont-Chemin) au Valais.

Nous avons opéré de la même façon pour *V. prostrata Scheereri*, récoltes de diverses années en nature et au jardin botanique. Nature : La Brévine, Le Russey (Jura français), Porrentruy, Blauen. Jardin botanique : plants provenant aussi de ces localités, une ou plusieurs années après la transplantation.

Or, en ce qui concerne *V. prostrata Scheereri* tétraploïde, tous nos calculs ont fourni des résultats assez voisins : la moyenne étant de 1,3 mm (σ 0,14), aussi bien pour les graines de jardin que pour celles provenant de la nature.

Par contre une plus grande variété de résultats a été obtenue avec les graines diverses de *V. prostrata* diploïde. La moyenne pour cette sous-espèce peut s'estimer à 1 mm (σ 0,13). Une certaine progression dans les longueurs mesurées pendant quelques années, au jardin botanique, nous fait penser que *V. p. prostrata* ne s'adapte pas très rapidement à des changements écologiques. SCHEERER (1949) signale d'ailleurs la grande difficulté de maintenir cette sous-espèce en culture.

Au point de vue biométrique, les moyennes pour les graines diffèrent de façon très significative, comme dans de multiples autres cas où sont comparés diploïdes et tétraploïdes.

Calice

A 5 divisions : 2 longues, 2 moyennes et 1 très courte. Cette dernière est parfois si minuscule qu'il faut un fort grossissement pour l'observer. Est-ce pour cela qu'on a considéré la tétrasépalie comme assez fréquente chez les Pentasépales ? Comme déjà dit dans la première partie, des examens très attentifs nous poussent à affirmer que les individus vraiment tétrasépales sont rarissimes.

Ces divisions sont aiguës et assez étroites chez *V. p. prostrata*. Elles sont en général plus obtuses et plus larges chez *V. p. Scheereri*. La longueur des sépales varie beaucoup et les données numériques ne permettent pas de différencier sur ce point les deux sous-espèces.

Par contre, la *glabréité* des sépales est un caractère très important pour différencier *V. prostrata* des autres *Austriacae*. Il permet de distinguer *V. prostrata Scheereri* de *V. austriaca dentata*, puisqu'on confondrait aisément ces deux plantes en se basant uniquement sur la couleur des fleurs.

Il peut arriver que des calices de *V. prostrata* soient légèrement ciliés, surtout dans la ssp. *prostrata*. Toutefois les poils sont alors rares ou répartis uniquement sur les marges des sépales. On n'en voit aucun sur le limbe, alors que chez *V. austriaca dentata* et les autres *Austriacae*, les poils garnissent presque toujours marges et limbes, en plus ou moins grande quantité.

Tige, feuilles, stomates

V. prostrata mérite-t-elle bien son nom ? Oui, les tiges stériles sont toujours couchées ; seuls les rameaux florifères se dressent quelque peu. Toutefois, lorsqu'elle est entourée d'herbe dense, la plante s'allonge et

paraît se dresser, mais la tige reste sinueuse et grêle et prend plus ou moins appui sur les plantes voisines.

La taille de la plante varie beaucoup suivant les conditions écologiques. Elle reste néanmoins petite en moyenne, et la longueur des tiges principales oscille entre 5 et 25 cm avec une moyenne de 10 cm. La pubescence des tiges est fort variable, quoiqu'elle soit toujours existante ; fréquemment une teinte rougeâtre colore les tiges. Aucun de ces caractères n'apparaît plus accusé chez l'une des sous-espèces que chez l'autre.

WATZL (1910) puis SCHEERER (1937) ont insisté sur la variabilité des feuilles de notre espèce. Les dimensions données par WATZL : de 5 à 38 mm sont valables, mais la longueur moyenne est très difficile à évaluer puisque cette dimension n'est pas la même pour toutes les feuilles d'un individu. Celles de la base des tiges sont très petites et souvent pétiolées, puis la taille grandit pour atteindre son maximum sur une plante en fleurs, à l'étage d'où partent les grappes. La tige se prolonge par un acladium : pousse qui continue à croître après la floraison et dont les feuilles sont en général plus étroites et plus longues que les caulinaires. Enfin les feuilles des rameaux stériles sont plus régulières et plus entières que celles de la tige.

Tenant compte de tout cela, il nous a paru que la dimension la plus courante pouvait se mesurer à la paire caulinaire située à la base du dernier entre-nœud précédant l'inflorescence. Sur environ 140 individus aussi bien diploïdes que tétraploïdes, choisis dans des localités très diverses, on obtient une moyenne de 13 mm de longueur pour cette feuille-là, s'appliquant aussi bien à *V. p. prostrata* qu'à *Scheereri*.

Les largeurs varient beaucoup aussi ; WATZL donne comme valeurs : 1 à 14 mm. Nous n'avons jamais rien mesuré de supérieur à 11 mm, et en moyenne l'on aura plutôt 3 à 4 mm. Dans l'une et l'autre sous-espèce des plants à feuilles ovales, un peu obtuses, à dents plus ou moins nombreuses et petites, voisinent avec des individus à feuilles plus oblongues et plus souvent entières ou paucidentées.

En général les feuilles de la ssp. *Scheereri* sont de ce dernier type, tandis que *V. p. prostrata* présente souvent des feuilles un peu plus arrondies, à dents plus nombreuses, plus petites et plus régulières. Ce caractère va en s'accusant vers l'Orient, et la majorité des exemplaires de Russie, de Roumanie, de Bohême et de Bulgarie que nous avons vus étaient munis de telles feuilles. Mais les plantes de Hongrie, d'Italie, d'Allemagne, d'Autriche, de France et de Suisse présentent toutes les variantes possibles.

Certaines populations de tétraploïdes paraissent un peu plus homogènes, mais des différences réelles sont visibles avec un peu d'attention. Ainsi en Ajoie, sur 15 plantes, nous avons pu distinguer 8 formes pour une feuille prise au même endroit !

Une courte pubescence légèrement grisâtre garnit la face inférieure de beaucoup de ces feuilles, principalement chez les diploïdes. En outre les marges sont fréquemment enroulées.

SPINNER (1945) a procédé à la phyllométrie des feuilles des *Austriacae* à l'exception du *V. prostrata prostrata*, en s'intéressant plus spécialement au rapport longueur/largeur. Chez *V. prostrata* on a, pour ce rapport, toutes les valeurs qu'il a trouvées pour *V. Teucrium* et pour *V. austriaca dentata ;* le rapport moyen du tétraploïde, que nous avons calculé, est presque identique à celui que SPINNER donne pour *V. Jancheni ;* cela prouve que nous avons raison d'attribuer ces *V. Jancheni* de SPINNER (et non ceux de WATZL) à *V. prostrata Scheereri*, d'autant plus que la longueur moyenne des feuilles de ces plantes coïncide nettement avec celle que nous avons donnée nous-même pour l'un et l'autre *prostrata*.

Concernant la variation foliaire, nous l'avons observée nettement sur les plantes cultivées en jardin privé. L'influence d'un sol plus riche est remarquable : au bout d'une ou deux années les feuilles se modifient fortement. Ainsi un exemplaire à petites feuilles de La Brévine, récolté en 1951 et placé en pleine terre à la même altitude, a subi la transformation suivante : ses feuilles se sont beaucoup allongées et élargies, et les dents, d'abord très petites, se sont agrandies. En 1955, quatre ans après la transplantation, la plante présentait, à l'acladium, des feuilles atteignant au maximum 35 mm de long sur 8 de large, alors que sur le terrain les dimensions étaient de 15 × 2 mm. Après la mort de ce premier exemplaire, une plante du Russey à feuilles normales, transplantée en 1957, offre le même phénomène, tige très feuillée à grandes feuilles de 25 à 30 mm de long sur 6 à 7 de large. Se peut-il alors que ISSLER ait trouvé dans les contreforts des Vosges des *V. prostrata Scheereri* très développés par suite d'un enrichissement du terrain ? Des plantes de Fontainebleau, de Bamberg ou des environs de Mayence, croissant dans des sols sableux, reconnues aussi par SCHEERER ou par d'autres auteurs (KNAPP, GAUME, IABLOKOFF, JOUANNE) comme d'authentiques *V. prostrata*, présentent également un développement presque exagéré. Le *V. pseudoaustriaca* d'ISSLER n'est donc pas le seul à représenter un extrême de *V. p. Scheereri*.

Nous nous sommes encore occupé des stomates car de nombreux auteurs s'efforcent de les utiliser pour reconnaître le degré de polyploïdie.

Nos mesures ont été faites sur des feuilles prélevées au même moment de la journée sur des plantes de développement identique. Ces feuilles étaient situées au même endroit de la tige, et tous les stomates furent mesurés dans un secteur médian de la face inférieure de la feuille.

Ces précautions ne sont pas inutiles car SCHWANITZ (1951) a fait une critique serrée de toute la question des stomates utilisés pour distinguer des formes alloploïdes. Cet auteur démontre, entre autres, que la grandeur des cellules stomatiques dépend de l'âge de la plante, comme de leur situation sur celle-ci.

Chez *V. prostrata*, les longueurs des stomates mesurés avec les précautions indiquées sont de : 31 μ (σ 0,92) pour la ssp. *Scheereri* et de : 23,5 μ (σ 0,8) chez la ssp. *prostrata*.

Type biologique

Concernant la partie végétative encore, il est bon de déterminer le type biologique de l'espèce : certains auteurs en font un chaméphyte ; nous croyons plutôt que cette plante est un *hémicryptophyte*, car, pendant l'hiver, les rares tiges feuillées qui subsistent restent plaquées au sol ou à très peu de distance de ce dernier. Les bourgeons principaux sont même souterrrains !

Le tableau I récapitule, pour nos deux sous-espèces, ce qui présente un intérêt pour les déterminations.

TABLEAU I

Organes	*V. p. prostrata*	*V. p. Scheereri*
Inflorescence, au début de la floraison	dense et pyramidale	plus lâche et plus ou moins globuleuse
Grappes, nombre de fleurs	4 — *25* — 60	4 — *16* — 25
Fleurs, diamètre	4 — *7* — 11 mm	7 — *10,5* — 14 mm
Fleurs, couleur	*bleu lilas pâle*	*bleu roi dense*, légèrement *violacé*
Pétales	un peu aigus	obtus et plus larges
Calices	*glabres*, parfois à peine ciliés en bordure des sépales	*glabres*
Sépales	souvent étroits et aigus	assez larges
Capsules	glabres	glabres
Capsules, largeur	2 — *3* — 4 mm	2,5 — *3,5* — 4,5 mm
Capsules, nombre de graines	2 — *10* — 19	2 — *7* — 15
Graines, longueur	0,6 — *1* — 1,3 mm	0,8 — *1,3* — 1,7 mm
Feuilles (haut de la tige florifère, mais au-dessous des grappes)	oblongues-ovales, souvent finement dentées, à pubescence très courte	oblongues ou allongées, entières ou paucidentées ; glabrescentes
Feuilles, longueur	0,5 — *1,3* — 3 cm	0,5 — *1,3* — 3,5 cm
Feuilles, largeur	1 — *3,5* — 11 mm	1 — *3* — 9 mm

Les nombres médians (en caractères *italiques*) indiquent les valeurs les plus fréquentes ou reproduisent les moyennes.

Un autre tableau peut être dressé (II). Il reproduit toutes les moyennes $\overline{X}_e$, $\overline{X}_s$ pour chaque organe ayant été mesuré. Sont donnés également les écarts types σ_e, σ_s, les coefficients de variabilité $\frac{\sigma_e}{\overline{X}_e}$, $\frac{\sigma_s}{\overline{X}_s}$, puis les moyennes d'espèce $M = \frac{\overline{X}_e + \overline{X}_s}{2}$, les rapports des moyennes de sous-espèces à la moyenne d'espèce, $\frac{\overline{X}_e}{M}$, $\frac{\overline{X}_s}{M}$, enfin les rapports des moyennes des sous-espèces entre elles dans le sens $\frac{\overline{X}_s}{\overline{X}_e}$, soit tétraploïde/diploïde.

A notre avis, il était nécessaire de calculer les indices de variation $\frac{\sigma_{e,s}}{\overline{X}_{e,s}}$, seules mesures permettant de comparer les variabilités pour chaque sous-espèce. Or, les résultats sont un peu inattendus, puisque dans huit cas sur dix, c'est la sous-espèce *Scheereri* qui s'avère être la moins variable. Les différences sont assez faibles il est vrai ; pourtant nos observations sur herbiers nous ont bien convaincu que la ssp. *prostrata* présente tout autant de fluctuations, sinon davantage que *V. prostrata Scheereri*, en ce qui concerne la taille et les feuilles !

Un rapport intéressant est celui fourni par $\frac{\overline{X}_s}{\overline{X}_e}$ pour les longueurs : il est très voisin ou égal à 1,3. Un tel rapport linéaire correspond à un rapport volumétrique de 2 environ. Le volume de plusieurs types de cellules tétraploïdes est donc, ici, double de celui des diploïdes. Le réajustement signalé dans d'autres cas et comportant un retour des cellules à la taille normale après l'accroissement dû au redoublement du génome n'a donc pas lieu chez *V. prostrata*. Notre tétraploïde peut-il de ce fait être considéré comme assez récent ? C'est probable.

Avec les données de ce deuxième tableau on peut encore établir deux diagrammes synthétiques et très représentatifs de nos deux sous-espèces (diagr. 1 et 2).

L'élaboration de tels graphiques nous a été suggérée par un excellent article de Dussart (1958). Toutefois nous avons modifié la présentation du polygone préconisé par cet auteur en y incluant les données relatives à la variabilité. Les arcs des secteurs sont proportionnels aux coefficients de variation.

Une superposition des diagrammes montre clairement quels sont les organes les plus variables pour chaque sous-espèce.

Les rayons des segments sont proportionnels aux grandeurs moyennes de chaque objet, exprimées en pourcentages de la moyenne spécifique. Ces graphiques, complétés par des droites reliant les secteurs, donnent

TABLEAU II Moyennes, écarts types, coefficients de variation, rapports divers

			ssp. *prostrata*			ssp. *Scheereri*			Rapports à $M = \frac{\overline{X_e} + \overline{X_s}}{2}$			Rapport des moyennes
	Caractères	Unités	$\overline{X_e}$	σ_e	$\frac{\sigma_e}{\overline{X_e}}$	$\overline{X_s}$	σ_s	$\frac{\sigma_s}{\overline{X_s}}$	M	$\frac{\overline{X_e}}{M}$	$\frac{\overline{X_s}}{M}$	$\frac{\overline{X_s}}{\overline{X_e}}$
1	Diamètre des fleurs	mm	7,2	1,5	0,21	10,5	1,7	0,16	8,85	0,81	1,19	1,45
2	Longueur des anthères	mm	1,3	0,33	0,25	1,8	0,25	0,14	1,55	0,84	1,16	1,38
3	Longueur des filets	mm	3	0,52	0,17	3,9	0,59	0,15	3,45	0,87	1,13	1,33
4	Diam. grains de pollen	μ	27	2,3	0,09	35	3,1	0,09	31	0,87	1,13	1,3
5	Nbre de fleurs par grappe	—	25	10,7	0,43	16	7,7	0,48	20,5	1,22	0,78	0,66
6	Largeur des capsules	mm	2,97	0,38	0,13	3,56	0,35	0,10	3,27	0,91	1,09	1,2
7	Nbre de graines par capsule	—	10	3,4	0,34	7,5	3,5	0,47	8,75	1,15	0,85	0,75
8	Longueur des graines	mm	1	0,12	0,12	1,3	0,14	0,11	1,15	0,87	1,13	1,3
9	Longueur des stomates	μ	23,5	0,8	0,03	31	0,92	0,03	27,8	0,85	1,15	1,32
10	Surface des cellules du tube de la corolle	μ^2	7930	1630	0,20	15060	2500	0,16	11495	0,69	1,31	1,9

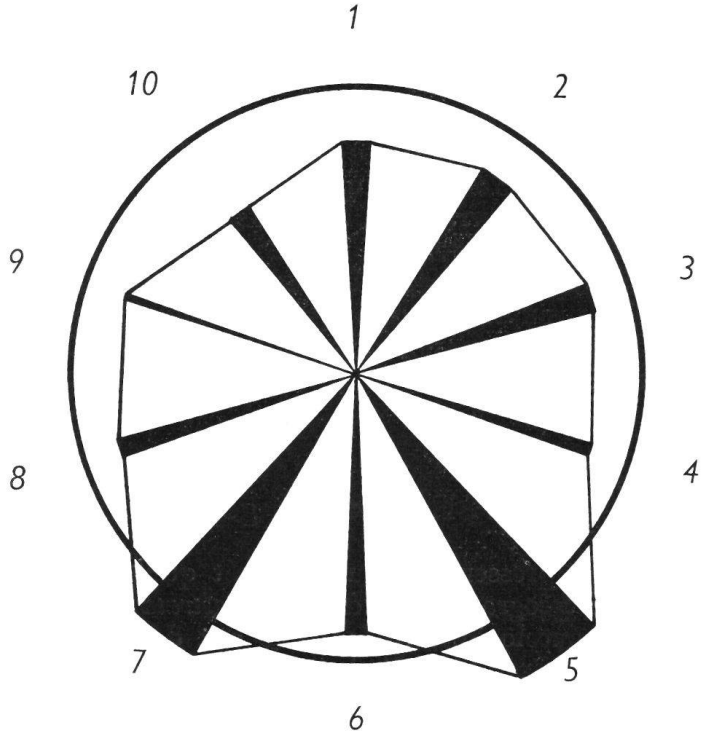


Diagramme 1.
V. prostrata
ssp. *prostrata*.

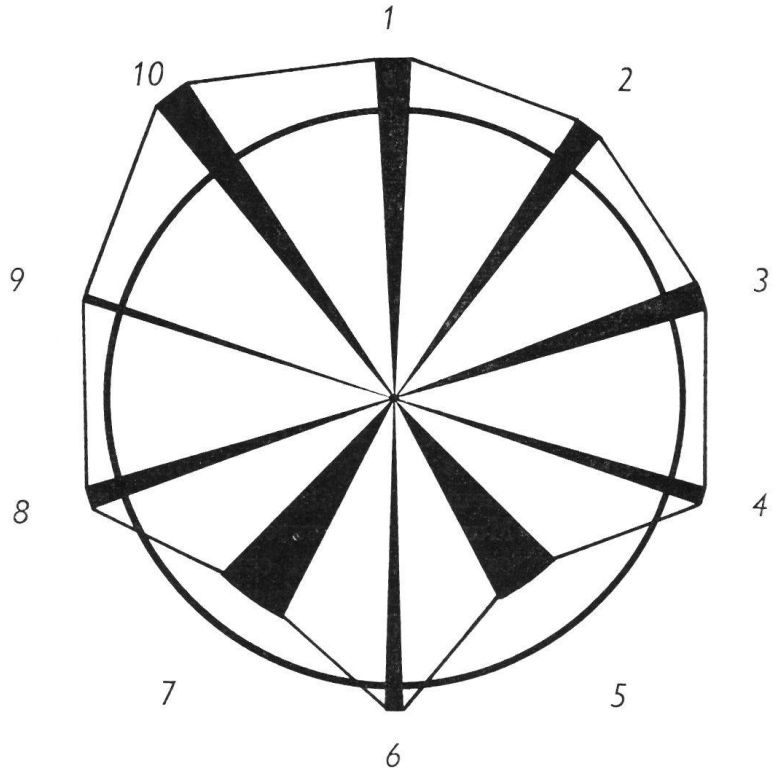


Diagramme 2.
V. prostrata
ssp. *Scheereri*.

Diagrammes 1 et 2. Les numéros des secteurs correspondent à ceux des caractères du tableau II.

pour *V. prostrata Scheereri* et *V. prostrata prostrata* une image précise, pour une série de caractères assez valables en systématique.

On pourrait multiplier les caractères ; DUSSART en utilise vingt. Nous nous en sommes tenu à ceux dont les mesures nous paraissaient le plus sûrement établies et qui, révélant les différences existant entre les deux taxa, sont vraiment les plus significatifs.

N'ayant pu être évaluée numériquement, la couleur des fleurs ne figure pas dans cet ensemble. Mais ce caractère renforcerait encore l'impression produite par nos figures : à savoir qu'une nette distinction peut être établie entre nos sous-espèces, dont la réalité est ainsi amplement prouvée.

V. Répartition géographique

SCHEERER pressentait tout l'intérêt qu'il y aurait à connaître les distributions géographiques des *V. prostrata* diploïdes et tétraploïdes. Son travail cytologique et le nôtre ont déjà mis quelques points en lumière : territoires bien distincts en Suisse et, à première vue, également en Europe.

Mais quelles sont les limites et les étendues de ces répartitions ? Où les deux sous-espèces peuvent-elles être en contact ? Voilà des problèmes que nous tenions beaucoup à résoudre, et, pour cela, il fallait procéder à une très vaste enquête. Comment la réaliser ? Disposer de nombreux correspondants qui soient en mesure de nous rechercher du matériel, ou entreprendre des expéditions un peu partout en Europe ? Les apports extérieurs ont été très réduits, et le temps comme les moyens financiers nous ont manqué pour réaliser un programme de voyages un peu vaste.

Nous aurions aussi pu attendre d'avoir publié notre mise au point taxinomique et espérer que quelques chercheurs, ici et là, pourraient nous signaler des stations de l'une ou de l'autre *V. prostrata*, lesquelles comme nous l'avons déjà dit, s'identifient facilement sur place lorsqu'elles fleurissent. De toutes, c'est la solution la plus aléatoire.

Il restait une ressource, tirer parti du trésor que constituent les herbiers ! Nous nous y sommes déterminé après avoir constaté quelles richesses étaient contenues dans les collections du Conservatoire botanique de Genève ; toutes les régions qui nous intéressaient y étaient représentées par plusieurs exsiccata, dont nous pûmes heureusement disposer. Un prêt de Munich a heureusement complété l'échantillonnage. Avec nos exemplaires personnels et ceux de l'institut de Neuchâtel, nous avons disposé de plusieurs centaines d'individus ; un rapide examen des herbiers de l'E. P. F. et du Botanisches Museum de Zurich a complété notre documentation.

Les connaissances acquises sur la morphologie des deux sous-espèces nous permettent, le plus souvent, de décider assez facilement à quel type se rattache un exemplaire séché. Mais le grand polymorphisme des

feuilles, la variabilité mise en lumière dans nos descriptions et tableaux comparatifs, la décoloration inévitable des corolles après un certain temps compliquent beaucoup les déterminations dans certains cas, et l'incertitude apparaît. Qu'on se rappelle aussi que WATZL, qui a pourtant étudié un matériel d'herbier extrêmement abondant, n'a pas distingué de sous-espèces chez *V. prostrata*. Il retient seulement la forme *Satureiaefolia* de POITEAU et TURPIN, caractérisée par l'intégrité, la longueur et l'étroitesse des feuilles, forme répandue chez l'une et l'autre sous-espèce, ce qui, pour l'instant du moins, nous la fait abandonner.

Si WATZL avait erré, nous étions aussi certains de le faire, en nous confiant uniquement à un examen ordinaire des exsiccata. C'est pourquoi, pendant longtemps, nous avons recherché un moyen d'identifier plus sûrement ces exemplaires d'herbiers.

Les mesures faites sur des stomates de feuilles fraîches pouvaient-elles être reproduites avec des feuilles séchées ? Nous l'espérions beaucoup mais nos nombreuses tentatives se heurtèrent à maints obstacles, malgré l'application d'une méthode due à SAX (1938).

Aux facteurs indiqués par SCHWANITZ (1951), lorsqu'il met en doute la valeur de l'évaluation des polyploïdes par l'examen des stomates de plantes vivantes, s'ajoutent, pour des exsiccata, leur ancienneté, le moment de la récolte, leur état de conservation, la qualité de la dessication, etc.

Les grains de pollen pourraient également servir de moyen de comparaison, les différences de tailles étant très nettes entre diploïdes et tétraploïdes. Comme nous l'avons déjà dit, tous nos essais dans ce sens-là, sur du matériel séché, ont été infructueux.

Il restait une solution, s'occuper des cellules de la corolle, puisque LEHMANN et nous-même avions constaté, dans nos groupes respectifs et sur ces objets, une variation de grandeur directement en rapport avec le degré de polyploïdie.

Une première série d'observations fut négative ; les fragments de corolles, ratatinés, ne présentaient plus les images parlantes qu'on voit sur les objets frais. D'autre part, les cellules choisies par LEHMANN, avec leur pourtour extrêmement sinueux, ne se prêtaient pas à un examen ou à un dessin rapide. Or notre but n'était pas seulement de découvrir une méthode utilisant des résultats biométriques. Il fallait, à notre avis, trouver un moyen rapide et relativement facile d'observation de ces caractères quantitatifs.

Ayant dû abandonner momentanément nos recherches, nous reprîmes, plusieurs mois après, des fragments d'épiderme montés à froid dans du lactophénol. Nous constatâmes qu'ils s'étaient étalés et que les cellules apparaissaient plus nettement. D'autre part, délaissant le limbe des pétales, nous avons décidé de nous occuper des cellules épidermiques du tube de la corolle, dont la forme est beaucoup plus simple. Les rapports observés sur le frais se confirmèrent : les cellules de plantes tétraploïdes s'avérèrent beaucoup plus grandes que celles des diploïdes. L'étape suivante permit d'accélérer l'étalement et le regonflement des cellules, par l'utilisation modérée d'un mouillant

(tous les détersifs doux du commerce sont utilisables) et par chauffage bien conduit dans l'eau puis dans le lactophénol, selon la méthode d'Amann (1899).

Avec un peu d'habitude il est très facile de distinguer les cellules épidermiques externes des internes. En coupe elles apparaissent beaucoup plus grosses et plus régulièrement disposées que celles du mésophylle ; leurs membranes sont plus nettes et leur forme beaucoup plus régulière. Celles de l'épiderme externe possèdent d'ailleurs une membrane quelque peu ridée.

Naturellement des précautions diverses doivent être prises pour éviter des mécomptes de préparation et d'observation. Tout d'abord, les corolles à observer doivent avoir le même état de développement. C'est essentiel car la taille des cellules dépend aussi du moment de la croissance. Il faut aussi, dans la mesure du possible, si l'on dispose de plusieurs échantillons d'une localité, choisir celui dont la taille des fleurs se rapproche de l'une des moyennes données pour l'une ou l'autre sous-espèce. Mais ce distinguo revêt moins d'importance que le précédent.

Afin de comparer des cellules de développement aussi identique que possible, nous avons toujours choisi des corolles ouvertes de la base de l'inflorescence, déjà détachées du calice ou prêtes à le faire ; on évite de ce fait d'endommager les exemplaires d'herbiers en essayant d'arracher des corolles sèches dans des grappes souvent compactes.

Autre précaution : lors de l'observation, il est bon de choisir toujours la même région du tube, la meilleure, à notre avis, se situant au voisinage de l'anneau pilifère.

Le processus de montage se résume comme suit :

1° Dissection de la fleur à sec sous une loupe binoculaire, afin de prélever un ou plusieurs fragments du tube, en éloignant saletés et autres objets (filets, anthères).

2° Transfert immédiat de ces fragments sur le porte-objet dans une goutte d'eau additionnée d'un mouillant. Si la dissection de la corolle, souvent trop sèche et trop friable, s'avère trop difficile, elle s'opérera mieux dans ce liquide-là.

3° Mise en place d'un couvre-objet et examen au microscope pour déterminer le degré d'opacité et le rétrécissement des tissus.

4° Chauffage très doux pour éliminer une partie de l'eau et de l'air. Introduction sous lamelle du lacto-phénol, chauffage pour chasser complètement l'air et étaler les tissus. Cette opération est la plus délicate et doit être conduite avec prudence ; un chauffage assez fort est nécessaire pour étaler les épidermes, mais il faut néanmoins éviter un éclaircissement trop prononcé de la préparation. Des contrôles intermédiaires au microscope sont alors très utiles.

5° Observation à un fort grossissement (500 diamètres au moins) et dessin à la chambre claire d'une partie centrale du champ. Le plus simple est de remplir de cellules adjacentes toute la surface d'une carte

de format déterminé. La surface des cellules s'évaluera alors facilement : quotient de la surface de la carte par le nombre des cellules, puis rectification en tenant compte du grossissement employé.

Le traitement des fragments de tissu ne permet pas des images présentant toutes des contrastes suffisants. Toutes les ressources d'éclairage doivent alors être utilisées pour que les cellules apparaissent le plus nettement possible.

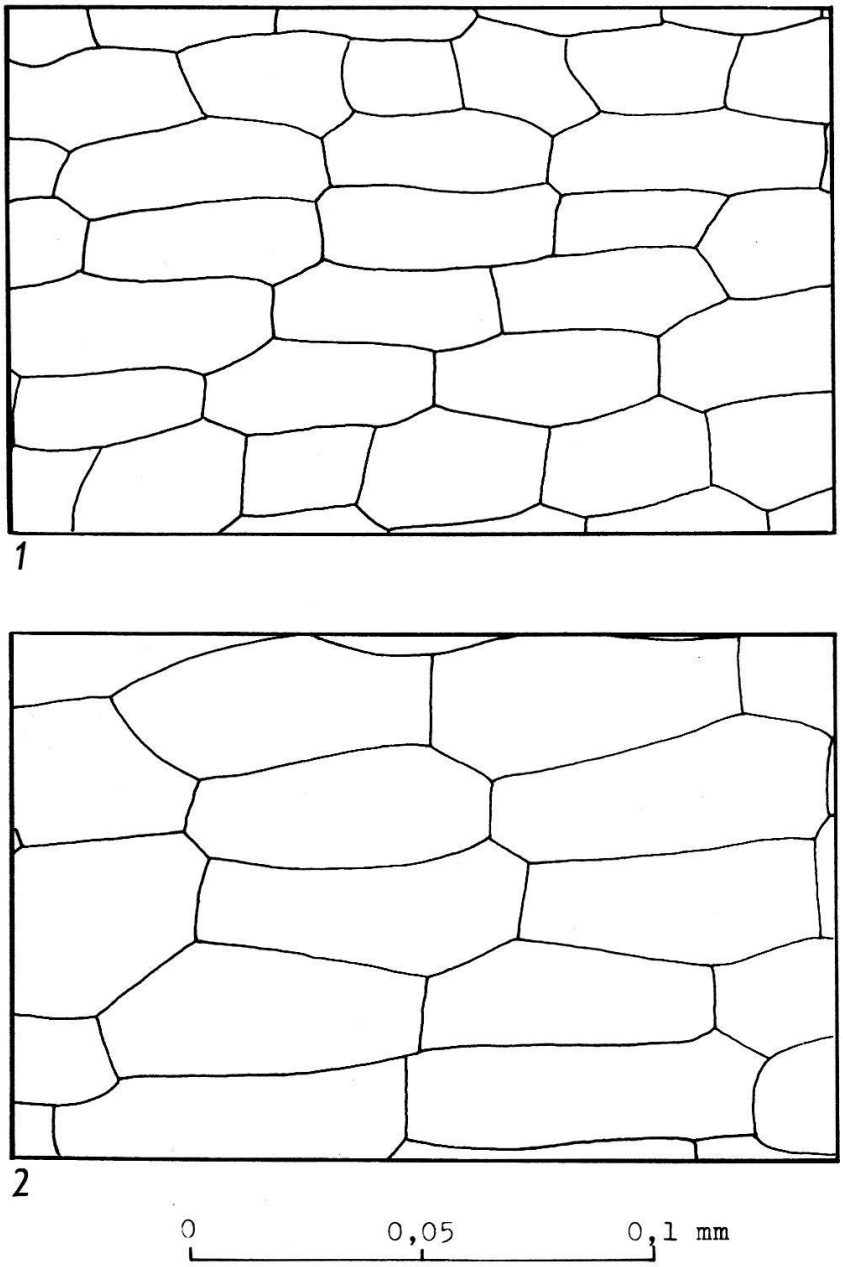


Fig. 1 et 2. Cellules épidermiques externes du tube de la corolle chez *Veronica prostrata* ssp. *prostrata* (fig. 1), exsiccatum d'une plante récoltée à La Bâtiaz (Valais), et chez *Veronica prostrata* ssp. *Scheereri* (fig. 2), exsiccatum provenant de Blauen (Jura bernois).

Dans notre travail, les surfaces cellulaires visibles ont été calculées à partir d'un champ uniforme ramené à 0,2 mm² (voir fig. 1 et 2).

Des précautions diverses furent prises : moyennes de deux à trois comptages par carte, préparation de plusieurs dessins pour chaque fleur tétraploïde à grosses cellules, ainsi que pour chaque cas douteux ou limite, afin d'assurer à une méthode aussi élémentaire une base malgré tout sérieuse. Nous admettons volontiers que la planimétrie de nos figures eût été plus précise, mais elle eût demandé davantage d'un temps qui nous était limité.

En général, les nombres de cellules par carte sont suffisamment parlants, mais ils donnent dans les cas extrêmes une idée tout à fait fausse du rapport réel des surfaces de cellules.

Avant de procéder à l'examen de tout notre matériel, nous avons établi un étalonnage sur une vingtaine d'exsiccata de chaque sous-espèce, provenant de localités où des contrôles cytologiques avaient été effectués.

Nous obtînmes pour les surfaces cellulaires de la ssp. *prostrata* une moyenne de 8400 μ^2 (σ : 1820 μ^2) et pour la ssp. *Scheereri*, 15400 μ^2 (σ : 3110 μ^2).

La différence des moyennes s'avérant hautement significative, nous pûmes passer à l'examen de tous les échantillons qui s'y prêtèrent. En effet, un feutrage de moisissure atteignant les corolles rendit souvent les préparations indéchiffrables ; d'autres causes entraînèrent des échecs.

Heureusement nous pûmes néanmoins établir le degré de polyploïdie pour des plantes provenant de 60 localités européennes différentes, en majorité représentées par au moins trois individus distincts ; si l'on se réfère au nombre de cellules mesurées par individu (30 à 40), on peut admettre que ce travail repose sur des bases satisfaisantes.

Les populations totales de chaque sous-espèce nous donnèrent les moyennes suivantes, toujours pour la surface des cellules :

prostrata : 7930 μ^2 (σ 1636) correspondant à 25 cellules par champ ;
Scheereri : 15060 μ^2 (σ 2500) correspondant à 13,5 cellules par champ.

Ces moyennes sont tout à fait distinctes et significatives.

D'autre part, l'accord avec les résultats de l'étalonnage est fort satisfaisant. Les écarts peuvent être considérés comme dus au hasard avec des probabilités assez fortes (0,3 et 0,6), dépassant de beaucoup le seuil admis de 0,05 !

Cette méthode est donc valable dans la très grande majorité des cas, le recours ultime appartenant à l'étude caryologique.

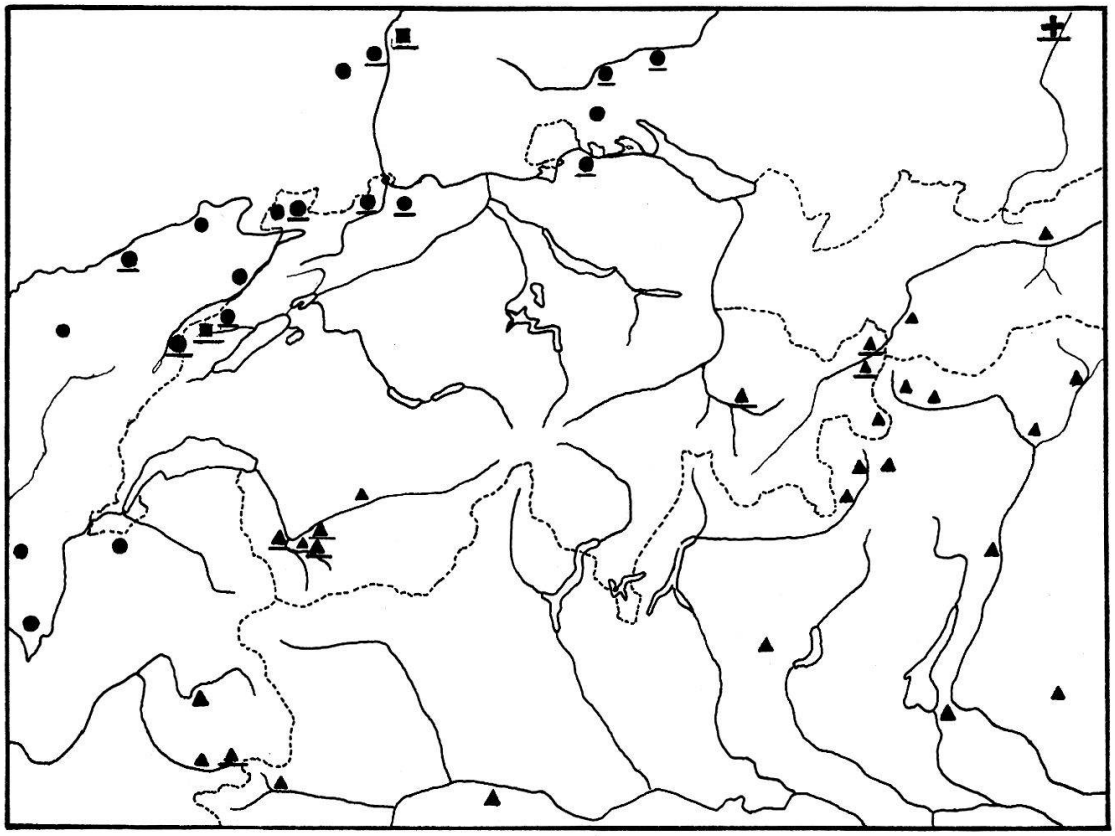
Un simple comptage de cellules suffit souvent, la limite se situant à 18 (11.000 μ^2). Tout nombre inférieur peut être attribué à du tétraploïde ; à partir de 20, on peut se décider pour du diploïde. Des comparaisons morphologiques seront utiles pour confirmer le diagnostic. L'accord est réalisé dans au moins 95 % des observations entre la morphologie et la biométrie des cellules de la corolle.

Les résultats obtenus par cette méthode et ceux fournis par tous les comptages de chromosomes nous ont permis de dresser des cartes

de répartition des localités reconnues par nous pour l'une et l'autre sous-espèce (voir cartes 1 et 2).

Un travail complémentaire (contrôles plus sommaires en herbiers et examen de toute une bibliographie) a servi de base à une délimitation provisoire des aires de chaque taxon, également figurée sur la deuxième carte.

Le fait essentiel qui apparaît est la distribution en deux aires nettement distinctes, mais contiguës des ssp. *Scheereri* et *prostrata*.

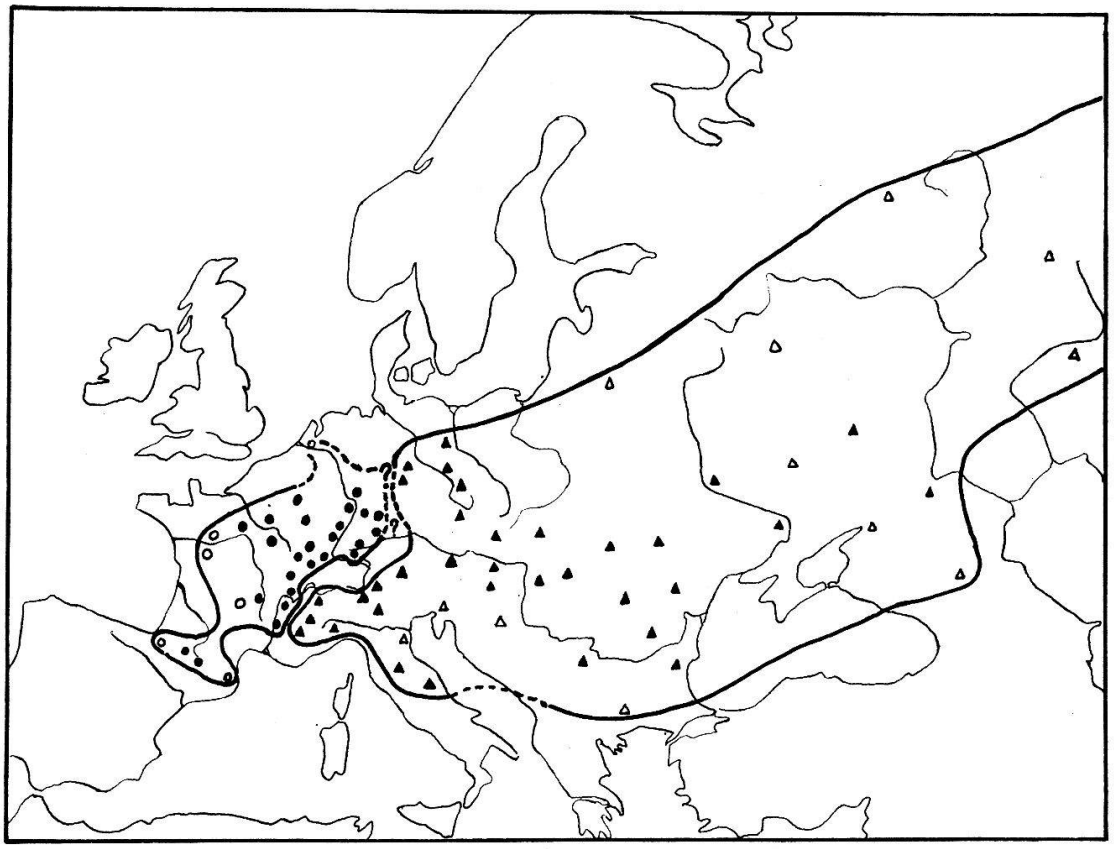


Carte N° 1. Distribution en Suisse et dans les régions limitrophes de *Veronica prostrata* ssp. *prostrata* (▲); de *V. prostrata* ssp. *Scheereri* (●); de *V. austriaca* ssp. *dentata* (+ : f. à N = 24, ■ : f. à N = 32).
Les signes soulignés correspondent à des déterminations basées sur le nombre chromosomique.

Déjà pressenti par SCHEERER, mis en évidence par les recherches cytologiques déjà relatées, brillamment confirmé par cette troisième étape, ce phénomène est d'un intérêt évident.

Il confirme l'opinion premièrement émise par von WETTSTEIN (1898), selon laquelle deux taxa très apparentés et récemment différenciés occupent des territoires qui s'excluent. Un tel principe nous autorise à considérer la distribution géographique de nos sous-espèces comme un critère utile de détermination, subordonné néanmoins à l'ensemble des autres caractères valables. En effet les aires sont à peu près contiguës et se rejoignent même en certains endroits.

Les points d'interrogation situent des localités où *V. prostrata prostrata* et *V. prostrata Scheereri* n'ont pas encore pu être distinguées l'une de l'autre avec une entière certitude. A ce sujet, il faut se rappeler que WATZL a décrit un *V. Jancheni* analogue à ces plantes douteuses, parmi des populations dont tous nos examens ont prouvé la diploïdie : Basse-Autriche et Hongrie. Etant donné leur cohabitation avec d'authentiques *prostrata*, il nous paraît admissible de rattacher à cette sous-espèce d'autres exemplaires douteux récoltés en Italie.



Carte N° 2. Aires d'extension en Europe des ssp. *prostrata* (▲, △) et *Scheereri* (●, ○) de *Veronica prostrata*. Traits interrompus : limites non précisées. △, ○ : localités n'ayant été l'objet d'aucun contrôle cytologique ou en herbier.

Par contre, il est fort probable qu'en Dauphiné, en Thuringe et en Bavière principalement, l'une et l'autre sous-espèce croissent en des localités fort voisines et qu'ainsi les aires s'interpénètrent quelque peu.

Un autre fait frappant de ces distributions est leur disproportion.

Avant de commenter ce point et d'esquisser une tentative d'explication des répartitions géographiques des deux sous-espèces de *V. prostrata*, il nous paraît indispensable de préciser un peu leur écologie.

VI. Ecologie

Nous commencerons par celle de la ssp. *prostrata*. La présence de cette plante dans les vallées centrales, chaudes et sèches des Alpes, témoigne d'exigences bien délimitées, en rapport avec une période de végétation active assez courte : trois à quatre mois au maximum. Il s'agit réellement d'une adaptation à un climat continental, témoignant de l'origine steppique de l'espèce.

Bien des auteurs ont caractérisé le climat continental ; dans notre cas, en plus de la forte amplitude thermique, mentionnons la pluviosité restreinte et bien périodique.

Les conditions qui nous paraissent le mieux convenir à la ssp. *prostrata* sont une basse moyenne annuelle de précipitations (moins de 100 cm), des étés relativement chauds (plus de 15° en moyenne), suivis d'hivers rigoureux.

En effet, c'est dans les vallées orientales des Alpes et dans leur parties les plus sèches : Basse-Engadine, val Mustair, Vintschgau et Haute-Valtelline, que la ssp. *prostrata* est vraiment la plus abondante et la plus sociable. A tel point qu'on en a pu faire une caractéristique de l'alliance *Stipeto-Poion Xerophilae* (Br. Bl. et Tüx. 1943), laquelle se rattache à l'ordre des *Festucetalia vallesiacae*, lui-même dépendant de la classe des *Festuco-Brometea*.

L'alliance est propre aux vallées ci-dessus indiquées ; elle se caractérise par : *Poa alpina xerophila*, *Veronica euprostrata*, *Thymus humifusus*, *Centaurea maculosa Mureti*, *Thymus polytrichus*, *Galium corrudaefolium*, *Plantago serpentina*, *Dianthus silvester*, *Sempervivum alpinum*. Les caractéristiques de l'ordre sont connues : *Festuca vallesiaca*, *Thesium linophyllon*, *Tunica saxifraga*, *Veronica spicata*, *Agropyron intermedium*, *Stipa capillata*, *Carex nitida*, *Potentilla puberula* et *arenaria*, *Oxytropis pilosa*, *Onobrychis arenaria*, *Astragalus excapus*, *Myosotis micrantha*, *Achillea nobilis* et *setacea*, et d'autres que nous n'avons jamais trouvées avec *V. prostrata*.

Des associations de cette alliance se retrouvent dans le val Mustair et le Vintschgau : *Festuceto-Poetum xerophilae* (Br. Bl. 1936) ; dans le Tyrol autrichien *Astragalo-Brometum* (Br. Bl. 1949) *Festucetosum vallesiacae* sub. ass. nov. Kielhauser (1954) ; dans la Basse-Engadine, pente sud-ouest de la ruine de Tschanüff, pelouse à *Agropyron intermedium* (Br. Bl. 1918), et à Charrat : pelouse à *Adonis vernalis*, et naturellement dans plusieurs autres stations des Grisons ou du Valais, mais où nous n'avons pas rencontré la ssp. *prostrata*. Celui-ci semble avoir disparu du Valais central ou s'y être extrêmement raréfié.

D'autre part, dans la Haute-Valtelline (environs de Bormio), dans la Basse-Engadine également (Prairies à l'est de la ruine de Tschanüff, où *V. prostrata* est très abondant), sur le plateau de Gurlaina près Scuol, aux environs de Tiefencastel (Grisons) et sur le Mont-Chemin (SE de Martigny-Valais), Furrer (1914, 1951, 1952) et nous-même, en 1957, 1958 et 1959, avons trouvé *V. prostrata* en des stations un peu moins xériques, où *Festuca vallesiaca* est presque toujours remplacé par

Bromus erectus. Cette espèce y est accompagnée entre autres de *Koeleria cristata*, *Carex verna*, *Potentilla verna*, *Onobrychis viciifolia*, *Briza media*, *Plantago media*, *Hippocrepis comosa*, *Silene nutans*, *Centaurea scabiosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Verbascum Lychnitis*, *Teucrium chamaedrys*, *Ranunculus bulbosus*, toutes plantes caractéristiques des *Brometalia*, et qui témoignent même d'une orientation vers le *Mesobromion*. Pourtant on remarque encore, suivant les stations : *Carex humilis*, *Silene Otites*, *Medicago falcata*, *Medicago minima*, *Artemisia campestris*, *Phleum Boehmeri*, *Allium carinatum*, *Trifolium alpestre*, *Turritis glabra*, *Sanguisorbe minor*, *Pencedanum oreoselium*, *Globularia vulgaris*, *Orchis sambucina*, *Teucrium montanum*, *Asperula Cynanchica*, *Viscaria vulgaris*, *Jasione montana*, *Poa bulbosa*, etc.

Par ces exemples, on peut se rendre compte qu'il est difficile de préciser les associations dans lesquelles croît la ssp. *prostrata*. FURRER (1951, 1952), qui ne l'a jamais rencontrée avec *Stipa Capillata*, ne la signale que dans du *Xerobrometum* (Haute-Valtelline et Grisons) analogue à celui qu'il a décrit en 1923. BRAUN-BLANQUET lui-même (1932) parle au sujet de *V. prostrata* de *Xerobrometum rhaeticum*.

Qu'en est-il à l'étranger ? Notre documentation est fort incomplète encore, car notre étude écologique, poursuivie conjointement avec celle de *V. spicata*, est encore en cours. De plus amples détails seront fournis par la suite en comparant nos deux espèces.

Toutefois les quelques renseignements suivants préciseront encore l'écologie de *V. p. prostrata*.

En Thuringe et en Saxe, DRUDE (1912) situe notre plante dans la végétation des collines sèches : pâturages et gazons, laquelle compte de nombreuses sarmatiques et même des subméditerranéennes. Selon BRAUN-BLANQUET (1936) les associations de Thuringe comportent davantage d'espèces du *Festucion* que du *Bromion*.

Pourtant KLIKA, dans ses travaux sur la végétation xérothermique de l'Europe centrale (1931 à 1939), cite de nombreuses associations d'allure steppique, qu'il rattache à ces deux alliances, surtout au *Festucion*. Or, *V. prostrata* ne figure que comme compagne de faible présence dans deux ou trois de ces associations seulement.

WENDELBERGER (1954) ne cite nulle part *V. prostrata* dans sa grande étude sur les steppes pannoniennes.

Notre plante est pourtant répandue en Russie centrale et méridionale ; elle est commune en Roumanie (Valachie et Moldavie), et KERNER (1874) en cite de nombreuses localités hongroises.

Cet auteur indique en plus les stations suivantes : prés secs, gazons, clairières de forêts inférieures, terrasses de quelques pentes montagneuses, lisières et digues. En Roumanie, les flores signalent les mêmes stations avec en plus : bord des chemins et pâturages.

En Russie, WALTER (1943) cite comme station de *V. prostrata* la prairie steppique intermédiaire entre la forêt steppique et la steppe proprement dite, qui est plus riche en *Stipa* et en *Artemisia*. La composition de cette prairie steppique est très riche en espèces variées, dont presque toutes sont communes en Europe centrale, les Graminées

dominantes étant d'abord *Bromus erectus* puis *Festuca sulcata*. Il s'agit donc bien de formations voisines des *Festuceta* ou des *Brometa* de l'Europe centrale, voire occidentale.

N'oublions pas que *V. prostrata* atteint presque le 60° de latitude nord à Orlov.

D'autre part, il faut aussi penser à la répartition méditerranéenne de notre plante.

En Maurienne et en Tarentaise (vallées des Alpes occidentales à climat assez continental), *V. prostrata* voisine avec quelques xérothermiques dont beaucoup sont subméditerranéennes (Perrier de la Bathie, 1912).

En Italie, elle occupe les collines calcaires ou basaltiques du Nord, celles de la Toscane, de l'Emilie et de l'Ombrie. (Une localité calabraise nous paraît douteuse, car dans ce pays on a confondu fréquemment *V. prostrata* avec *V. Teucrium* ssp. *Orsiniana*.)

A Ravenne, *V. prostrata* se rencontre dans la Pinède avec *Pinus Pinea*, *Quercus Ilex*, divers arbustes du maquis, et en plus *Asparagus acutifolius*, *Teucrium polium*, *Teucrium Chamaedrys*, *Rubia peregrina*, *Bromus erectus*, pour la strate herbacée, ainsi que le signale une étude générale de la végétation de la Romagne par Zangheri (1954). Cette pinède est, selon divers auteurs, une station relicte et elle occupe l'ancien littoral, où la pluviosité est très faible. Il est intéressant de constater que de toutes les phytocénoses décrites pour la Romagne (une vingtaine), ce soit la seule à héberger notre plante.

On peut rappeler ici que Schmid (1936) a inclus *V. prostrata* (en réalité la ssp. *prostrata*) dans les espèces de la ceinture des forêts steppiques à *Pulsatilla*. La station de Charrat (lande à *Adonis vernalis*, à *Stipa capillata* et à *Festuca vallesiaca*) s'interpénètre avec un bois de Pins sylvestres relicte, et la ssp. *prostrata* a été autrefois récolté dans le Bois-Noir de Saint-Maurice. Sa distribution dans les Alpes centrales correspond à celle du *Pinetum silvestris astragalosum* de cet auteur, mais notre plante est réellement bien rare dans ces bois de pins !

Selon Zoller (1954)*a*, *V. prostrata prostrata* se rencontre le plus fréquemment dans les prairies steppiques et les steppes à *Stipa* des ceintures suivantes : *a)* des forêts steppiques à *Pulsatilla*, *b)* des steppes. Elle est localement dispersée dans des bois de pins sur sols siliceux, dans les steppes sur sable ou de collines des mêmes ceintures, qu'il considère comme le centre de formation de l'espèce.

Cet auteur a-t-il raison de considérer comme primaire sa localisation dans les bois de pins relictes des Alpes centrales ou dans des gazons steppiques et comme secondaire sa présence dans les pelouses sèches du *Festucion vallesiacae* et du *Bromion* des mêmes Alpes centrales ? Nous le pensons, car il est bien possible que *V. prostrata prostrata* soit un pseudo-hémérophobe, c'est-à-dire une espèce dont l'introduction dans ces associations est favorisée par une légère façon culturale : fauchaisons espacées ou pacage, mais que des activités agricoles intensives font disparaître. Nous avons observé cela aux Grisons et au Valais, également dans l'Ajoie et le Jura pour *V. prostrata Scheereri*.

Cette opinion concorde aussi avec les observations de KLIKA et de WALTER et s'accorde bien avec l'idée que la formation végétale d'élection pour la ssp. *prostrata* est la prairie steppique, comme avec le caractère non exclusivement héliophile et xérothermique de notre plante. En effet, elle n'apparaît pas dans les stations semi-désertiques ou rupestres, ni même dans les pelouses les plus sèches des régions où elle croît.

Ses exigences pédologiques sont peu nettes : elle s'accomode en général de sols bruns ou châtains de steppe, d'épaisseur et de teneur en calcaire très variables : les *p*H mesurés par nous ou les auteurs vont de 6,5 à 7,2. Dans des climats un peu plus humides (plaine du Pô), l'exigence pour la perméabilité augmente et la préférence pour les pentes calcaires est plus nette. La roche sous-jacente peut varier énormément : schistes divers, quarzites, porphyres, basaltes, gneiss, granites (mais non compacts) ; calcaires ; cailloutis, sables, graviers glaciaires ou fluviaux.

En résumé, *V. prostrata prostrata* est un hémicryptophyte à courte période de végétation (début de la saison chaude), neutrophile ou légèrement acidiphile, préférant des sols assez meubles, mais de composition très variable. Sa distribution paraît conditionnée par une moyenne annuelle de précipitations de 30 à 80 cm et par une température estivale d'au moins 15° (moyenne 19°). Peu sociable, dispersée, elle caractérise rarement un groupement défini, mais peut être rattachée, pour la majeure partie de son aire, aux associations des *Festuceto-Brometea*. Son origine se situe certainement dans les prairies steppiques d'Europe orientale.

Avant de passer à *V. prostrata Scheereri*, une remarque s'impose, valable pour les deux sous-espèces d'ailleurs. Nous avons constaté que parfois l'une ou l'autre échappe à l'attention des phytosociologues. Rien d'étonnant à cela si l'on se rappelle la petitesse de nos plantes et leur très courte période de floraison (dix jours). Celle-ci est en plus un peu irrégulière, la fructification l'est également et il est fort difficile d'identifier la plante dépourvue de fleurs et de fruits. Sitôt les graines dispersées, il ne subsiste qu'une hampe desséchée et de rares pousses stériles feuillées, recouvertes souvent par les plantes voisines.

C'est pour cette raison sans doute que des travaux phytogéographiques relatifs au Jura méridional, à la Bourgogne ou à la région lyonnaise ne mentionnent jamais *V. prostrata Scheereri* pourtant répandu dans ces endroits selon de nombreux auteurs ou récolteurs anciens ou récents.

Cette omission et la confusion fréquente entre *V. austriaca dentata* et *V. prostrata Scheereri* ne nous ont pas permis de tirer parti de toute la bibliographie consultée.

Toutefois des travaux souvent remarquables nous ont été utiles ; citons parmi les principaux auteurs : THURMANN (1849), MAGNIN (1883 à 1906), ALLORGE (1921), DE LITARDIERE (1928), IMCHENETZKY (1926), ISSLER (1927 et 1951), JOVET (1949), JABLOKOFF (1953), ZOLLER (1954), OBERDORFER (1949 et 1957), Mme POTTIER-ALAPETITE (1943) ; à cette occasion nous tenons à affirmer qu'un seul point de systématique nous

oppose à ce dernier auteur, dont nous estimons beaucoup l'œuvre phytogéographique et historique.

Que ressort-il de nos observations personnelles, de nos relevés en Suisse et en France comme des études consultées ? Tout d'abord que *V. prostrata Scheereri* présente certains caractères écologiques analogues à ceux de *V. prostrata prostrata*, contrairement à ce que pourrait faire présumer un regard à son aire de distribution.

Il ne faut pas oublier que la sous-espèce tétraploïde n'a pas une période de végétation plus longue que celle de la diploïde. Ce fait explique en grande partie son écologie. Comme sa parente, *V. prostrata Scheereri* est assez xérophile, thermophile et héliophile. Ses stations d'élection seront donc avant tout des pentes ou des plateaux bien exposés au soleil. Mais, puisqu'elle atteint 1 050 m dans le Jura et 2 000 m dans les Pyrénées, on doit lui reconnaître une adaptation à un régime pluvial moins tranché, plus régulier, souvent subatlantique.

Des relations beaucoup plus étroites s'observent alors entre les conditions édaphiques et climatiques : partout où le climat se révèle davantage pluvieux et froid, *V. prostrata Scheereri* est rigoureusement lié à un substat calcaire : Haut-Jura français et neuchâtelois, Ajoie, Vexin, Anjou, Poitou, Auvergne, Collines lorraines, Souabe et même Pyrénées centrales. (Le cirque de Gavarnie est en effet calcaire.)

Il s'agit inévitablement d'une préférence d'ordre thermique, comme l'a si bien dit De Litardiere (1928). Lorsque le climat s'avère plus continental ou plus chaud, *V. prostrata Scheereri* peut se développer dans des sols moins nettement calcaires : sables, cailloutis, graviers plus ou moins siliceux, mais comprenant néanmoins une bonne proportion de carbonates actifs : Valois, Plaine rhénane, Haute-Alsace, Fontainebleau, Hegau.

Dans le Velay, région sèche parce que soumise à un régime de fœhn, Carles (1947) a montré que *V. prostrata* ne subsiste que sur le basalte perméable, dans des pelouses sèches de l'étage du Pin sylvestre.

Il apparaît clairement que, d'une façon très générale, *V. prostrata Scheereri* recherche des sols d'une grande perméabilité, à teneur élevée en calcaire ou fortement minéralisés, à quantité d'humus faible et à réaction basique ; tous les *p*H des auteurs concordent avec les nôtres : 6,8 à 8, moyenne 7,5.

L'amplitude altitudinaire des deux *V. prostrata* est forte : de quelques mètres à près de 2 000 m (1 770 m pour *V. prostrata prostrata* dans le Wintschgau et 2 000 m environ pour *V. prostrata Scheereri* dans les Pyrénées centrales).

Mais si la sociologie de *V. prostrata prostrata* est à peu près indépendante des variations altitudinaires en raison du caractère xérothermique si accusé des vallées alpines centrales, celle de *V. prostrata Scheereri* correspond beaucoup mieux aux divers étages.

Une véritable succession d'associations apparaît, allant de l'*Astragalo-Stipion (Festucetalia)* bien typique du Rhin moyen (90 m) au *Xerobromion* des collines (100 à 500 m) pour s'achever au *Mesobromion* des endroits plus frais ou plus montagneux (environ 500 à 1 000 m).

Quelques noms d'associations ou quelques précisions floristiques éclaireront mieux ce passage des *Festucetalia* au *Mesobromion*. Relevons d'emblée qu'on ne sort pas de la classe des *Festuco-Brometea*, à part une très faible présence dans un *Querceto-Pinetum* en Alsace. La parenté sociologique avec *V. prostrata prostrata* est donc indéniable.

Etage inférieur : Station relicte des bancs sableux de Mayence : *Trinio-Stipetum* KNAPP (1944), OBERDORFER (1957), avec *Stipa capillata*, *Potentilla arenaria*, *Stipa Joannis*, *Adonis vernalis*, *Poa badensis*, *Trinia glauca*, *Thesium linophyllon*, *Silene Otites*, *V. spicata*. etc. Cette association est remarquable par son isolement et la quantité d'espèces continentales et steppiques qu'elle renferme. C'est bien *V. prostrata Scheereri* qui s'y rencontre ; SCHEERER a démontré qu'il s'agit de la sous-espèce tétraploïde, et nos observations en herbiers ne laissent aucun doute à ce sujet.

Les associations de Haute-Alsace décrites par ISSLER (1928 et 1951), comme celles rencontrées par REBHOLZ (1931) près de Beuron, nord du Hegau, comprennent plusieurs de ces caractéristiques des *Festucetalia* telles que *Potentilla arenaria*, *Thesium Linophyllum*, *Centaurea Stoebe*. Mais comme dominent : *Teucrium montanum*, *Bromus erectus*, *Linum tenuifolium*, *Dianthus Carthusianorum*, *Fumana procumbens*, *Euphorbia cyparissias*, *Anthericum liliago*, *Helianthemum nummularium*, *Globularia Willkommii*, *Trinia glauca*, *Koeleria pyramidata*, *Pulsatilla vulgaris*, *Potentilla verna*, plantes caractérisant davantage des groupements du *Bromion*, on a fait de ces associations des *Xerobrometa*, principalement *suevicum*, *alsaticum* (cf. OBERDORFER, 1957). Ceux-ci, avec le *Xerobrometum rhaeticum*, forment le passage *Festucetalia-Brometalia*.

Dans le *Xerobromion* typique pourront être groupées des associations diverses des étages inférieur ou moyen de la plaine et du Jura français : *Brometo-Caricetum Hallerianae* (POTTIER) des environs de Besançon, *Xerobrometum Divionense*, *Burgundense*, *Lugdunense* (Bourgogne et Lyonnais) (HAGENE, GUINOCHET et QUANTIN) et surtout les divers faciès de l'association à *Festuca duriuscula* et *Sesleria coerulea (Festucetum duriusculae seslerietosum)* (DE LITARDIERE) de l'Ouest ou du bassin parisien : Poitou, Anjou, Vexin, Valois, Brie. *V. prostrata Scheereri* peut être considérée comme une caractéristique peu abondante, il est vrai, mais fidèle de cette association. Celle-ci est quelque peu plus mésophile que les précédentes, et *Sesleria* ne s'y rencontre que lorsque la déclivité du terrain s'accentue.

Du Jura suisse, *V. p. Scheereri* n'occupe que le versant nord-occidental : plateau de Gempen, vallée de la Birse en aval de Laufen, Ajoie, vallée de La Brévine. Très proches, d'altitude et de climat analogues, sont les localités jurassiennes françaises du Fort-de-Joux et du Russey.

Dans toutes ces localités, les associations dont fait partie notre plante se rattachent au *Mesobromion*. Les espèces les plus fréquentes sont : *Koeleria cristata*, *Briza media*, *Carex verna*, *Orchis Morio*, *Ranunculus bulbosus*, *Potentilla verna*, *Sanguisorba minor*, *Onobrychis viciifolia*, *Cytisus sagittalis*, *Trifolium pratense*, *Anthyllis vulneraria*, *Hippocrepis*

comosa, *Polygala comosa et vulgaris*, *Euphorbia verrucosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Primula veris*, *Cirsium acaule*, *Hieracium pilosella*, auxquelles s'ajoutent quelques mésophiles indiquant un passage vers les *Arrhenatheretalia* : *Anthoxanthum odoratum*, *Poa annua* et *pratensis*, *Cerastium caespitosum*, *Agrostis tenuis*, *Cynosurus cristatus*, *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium repens*, *Linum catharticum*, *Centaurea Jacea*.

Suivant l'altitude les espèces suivantes des *Brometea* contribuent à caractériser les pelouses : *Bromus erectus*, *Festuca ovina firmula*, *duriuscula* et *glauca*, *Poa compressa*, *Dianthus carthusianorum*, *Sedum mite* et *acre*, *Medicago lupulina*, *Vicia angustifolia*, *Hypericum perforatum*, *Moysotis collina*, *Teucrium chamaedrys*, *Satureia Acinos*, *Asperula cynanchica*, *Galium verum*, etc.

Naturellement, plusieurs facies s'observent aussi. Citons le *Teucrieto-Mesobrometum* subass. à *Ophrys-Globularia elongata* de ZOLLER (1946 et 1954), avec *Ophrys fuciflora*, *Bupleurum falcatum*, *Teucrium montanum*, *Globularia Wilkommii*, *Carlina vulgaris* et *Chlora perfoliata* comme espèces différentielles (vallée de la Birse et environs, p. ex. Blauen).

En Ajoie, JENNY-LIPS (1931) a décrit sommairement deux associations xériques : le *Festucetum glaucae* et le *Mesobrometum rauracicum*. *V. p. Scheereri* ne se rencontre que dans la deuxième, où ne croissent ni *Ophrys*, ni *Globularia*. Par contre, la présence de *Thlaspi perfoliatum*, de *Polygala calcarea* et surtout de *Seseli montanum* permet de rattacher ce groupement au *Mesobrometum seseliotosum* du Jura central français (POTTIER-ALAPETITE, 1943). Aux alentours de Porrentruy, *V. p. Scheereri* occupe des parcelles différant quelque peu par leur végétation. En général notre sous-espèce se tient en bordure du *Brometum* typique, là où la couverture végétale est moins dense et où les hautes graminées sont plus clairsemées. Parfois elle s'évade même de cette association et se retrouve sur d'anciens lieux de passage, dans des friches parfois pâturées, très rarement fauchées. On y rencontre aussi : *Poa annua*, *Trifolium repens*, *Phleum pratense*, *Lolium perenne*, *Achillea millefolium*, *Convolvulus arvensis*, *Echium vulgare*, *Veronica arvensis*, *Chamaedrys* ou *serpyllifolia*, ou encore *Cerastium brachypetalum* et *pumilum*, *Centaurium umbellatum*, *Sherardia arvensis*, *Valerianella olitoria* et *carinata*. Nous avons fait une observation analogue à Gempen, à Diessenhofen et sur le plateau du Russey.

Dans la vallée de La Brévine, *Bromus erectus* disparaît au profit de *Festuca duriuscula*, laquelle est vraiment l'espèce dominante des stations de *V. p. Scheereri*. En plus de quelques mésophiles et d'une trentaine d'espèce du *Bromion* dont les plus notables nous paraissent être *Satureia Acinos* et *Saxifraga tridactylites*, on note l'apparition de plusieurs Gentianes : *verna*, *cruciata*, *campestris* et *lutea*. La prédominance du *G. verna* apparente notre association au *Gentiana verna-Mesobrometum* de divers auteurs. Quelques subalpines : *Thlaspi alpestre*, *Potentilla Crantzii*, *Polygala alpestris* achèvent de caractériser ce groupement.

Au Fort-de-Joux enfin, le *Mesobrometum* redevient plus typique, d'abord par ses Orchidées : *Orchis militaris* et *ustulata*, puis par *Thuidium*

abietinum, *Euphrasia ericetorum*, *Teucrium Chamaedrys*, *Silene nutans*, *Gentiana ciliata*, *Bromus erectus*, *Scabiosa columbaria*. Sa parenté avec le groupement de La Brévine est illustrée par : *Arabis corymbiflora*, *Luzula campestris*, *Orchis latifolia*, *Campanula rotundifolia*, *Polygala amarella*, *Euphrasia Salisburgensis* et naturellement *V. prostrata Scheereri*.

Toutes ces énumérations nous paraissent avoir caractérisé assez bien les aptitudes écologiques de cette sous-espèce tétraploïde, dans le Jura en particulier. Pour qu'une description écologique fût complètement valable, il aurait fallu tirer parti des publications relatives aux étages identiques de l'Allemagne du Sud : de la Souabe et de la Franconie en particulier. Malheureusement la coexistence si proche dans ces ditions de *V. prostrata Scheereri* et de *V. austriaca dentata*, comme leur non-distinction par les phytosociologues, nous ont, pour l'instant du moins, empêché d'entreprendre ce travail. Comme déjà dit, une écologie comparée de *V. spicata* et de *V. prostrata* complétera nos données actuelles.

En résumé, hémicryptophyte à courte période de végétation : 3-4 mois, *V. prostrata Scheereri* est adapté à un climat subatlantique plus ou moins continentalisé. Sa xérothermophilie le pousse à rechercher des sols chauds, bien aérés, perméables (en particulier des rendzines), toujours sur calcaire aux étages moyens et supérieurs (éventuellement basalte) ; sur cailloutis, graviers ou sables fluvio-glaciaires à l'étage inférieur. L'horizon supérieur du sol doit être bien minéralisé et avoir une réaction neutre ou alcaline ; une faible nitrophilie se manifeste parfois. Les stations d'élection sont des pelouses sèches ou mi-sèches, occasionnellement fauchées ou pâturées, sur pentes ou plateaux bien exposés. Toutes les associations dont *V. prostrata Scheereri* fait partie se rattachent aux *Festuco-Brometea* avec prédominance dans le *Xerobromion* ou dans le *Mesobromion* selon l'altitude.

VII. Essai historique sur la propagation des ssp. *Scheereri* et *prostrata*

Nous avons déjà mis en évidence les causes actuelles de l'existence des deux sous-espèces de *V. prostrata* dans leurs aires géographiques. Il est clair qu'une analogie subsiste dans l'écologie de nos plantes.

Les formes biologiques et la période de végétation identiques chez toutes deux nous paraissent être déterminantes. A ce propos, rappelons encore que l'appareil souterrain de nos plantes n'est pas très important : ce n'est pas celui de géophytes capables d'emmagasiner de fortes réserves. La tige souterraine existe ; elle est bien vivace et porteuse de bourgeons, mais elle est mince et assez réduite. Il est donc compréhensible que la poussée de végétation la plus active se produise à un moment

de plus grande humidité et par temps chaud, c'est-à-dire au début de l'été.

Une telle réduction du rhizome n'explique-t-elle pas aussi que *V. prostrata* ne soit pas une plante pionnière et que dans toutes ses localités, elle n'occupe pas les stations les plus xériques ?

Un autre phénomène nous permet d'affirmer que les exigences xérothermiques de nos deux sous-espèces sont très voisines, c'est leur choix du terrain. Tant que les conditions climatiques leur sont le plus favorables et s'avèrent bien continentales, *V. prostrata prostrata* et *V. prostrata Scheereri* sont à peu près indifférentes au substrat pourvu que l'horizon supérieur soit suffisamment minéralisé. Par contre, si la pluviosité devient plus forte, l'une et l'autre se cantonnent sur un sol bien perméable et de ce fait plus chaud (sol dysgéogène de THURMANN). Comme les terrains calcaires ou basaltiques présentent le mieux ces propriétés, *V. prostrata Scheereri* a pu passer pour une véritable calcicole, ce qui n'est pas exactement le cas. Ces observations corroborent les affirmations de THURMANN (1849), relatives aux influences du sol ou du climat sur la dispersion des végétaux, et celles plus récentes de JOVET (1949) et de MATHON (1958), un peu plus nuancées il est vrai.

Avec beaucoup d'autres, JOVET rappelle pourtant à juste titre que l'écologie des plantes ne suffit pas à expliquer leur actuelle répartition ; elle permet seulement de comprendre leur maintien en leurs localités.

Pour nos deux *V. prostrata*, une connaissance précise de leur distribution entraîne la constatation suivante : les deux sous-espèces, si elles occupent grosso modo les aires d'extension possibles, sont très loin de se trouver dans toutes les localités favorables à l'intérieur de ces domaines.

Sauf en quelques régions (Bulgarie, Roumanie pour la ssp. *prostrata*, étage moyen et versant occidental du Jura pour *V. p. Scheereri*), la plante est dispersée, peu fréquente, même rare. A part Diessenhofen, on ne la trouve nulle part sur le Plateau suisse. Le bassin d'Aquitaine forme une assez vaste disjonction entre le Massif central ou le Poitou et les Pyrénées. Frappante aussi est sa rareté en Bavière orientale et méridionale. Pourquoi *V. prostrata prostrata* se confine-t-il surtout à la Basse-Autriche et à la vallée de l'Inn ?

Enfin la grande question inévitable se rapporte à l'existence de deuxs ous-espèces de *V. prostrata* et à leurs aires bien distinctes.

Bien des auteurs ont parlé des espèces pontiques, ont essayé d'élucider leur présence en des localités assez occidentales.

Tout d'abord, considérons comme admis que *V. prostrata prostrata* est avant tout une espèce continentale : sa distribution en Italie révèle qu'elle évite le climat réellement méditerranéen : elle manque dans la région insubrienne, en Ligurie, dans le sud, ainsi qu'en Dalmatie. Son abondance en Roumanie et en Bulgarie par contre, c'est-à-dire dans les régions possédant le climat le plus continental de l'Europe centrale et sa grande dispersion en Russie, comme son extension jusqu'à l'Altaï, justifient cette affirmation. Sa présence dans les vallées xérothermiques des Alpes centrales doit s'expliquer comme celle de la plupart des

pontiques ou subméditerranéennes qu'elle y côtoie. BRAUN-BLANQUET (1917), GUYOT (1934), SCHMID (1936) et bien d'autres ont été préoccupés par ce problème, et nous n'avons pas la prétention d'apporter des vues bien nouvelles.

Ces travaux et ceux d'autres auteurs : JOVET (1949), CHARLESWORTH (1957), FAVRE (1923), BECHERER (1925), WALTER (1954), par exemple, qui ont abordé la question pour d'autres régions ou bien d'une façon plus générale, témoignent de beaucoup d'hésitation encore, et, à l'heure actuelle, l'on n'est pas beaucoup plus avancé qu'en 1907, lorsque CHRIST se refusait à prendre parti d'une façon absolue dans le débat qui opposait BRIQUET et R. CHODAT au sujet de l'origine des colonies xérotherniques lémaniennes ou valaisannes. Le premier affirmait l'existence de stations relictes, le second soutenait la continuité géographique des garides et autres stations analogues.

Le grand mot de relictes ayant été enfin avancé, nous croyons, avec bien des auteurs, que ce terme correspond à une réalité.

Bien des signes montrent que soit *V. prostrata prostrata*, soit *V. prostrata Scheereri* n'ont pas par elles-mêmes un grand pouvoir d'extension, qu'elles concurrencent fort mal les autres espèces et que, peu à peu, elles se font évincer de stations qui pourraient encore leur être favorables ; exemples : le Valais pour *V. prostrata prostrata*, la région de Diessenhofen et le plateau de Gempen pour *V. prostrata Scheereri*. Nous avons assez parlé de sa fructification irrégulière et de son appareil végétatif peu robuste ; si l'on y ajoute qu'aucun dispositif ne favorise la dispersion de ses semences, on admettra notre point de vue. Une observation de SCHEERER (1949), concernant la disparition rapide des nombreux plants de *V. prostrata* cultivés en jardin botanique et qu'il dut laisser à eux-mêmes pendant la guerre, appuie également cette opinion.

Il n'est donc pas dénué de sens de penser que l'extension occidentale de *V. prostrata prostrata* est bien le témoignage d'une époque xérothermique antérieure ayant favorisé la dispersion de nombreuses sarmatiques.

Avant d'essayer de situer cette époque, il nous faut rappeler un fait relatif aux distributions des deux sous-espèces : *V. prostrata Scheereri* est réparti dans une zone entièrement située à l'extérieur de la glaciation würmienne (c'est à peine si elle y pénètre en bordure à Diessenhofen ou dans le Jura méridional). L'aire de *V. prostrata prostrata* est également extérieure à cette dernière glaciation, à l'exception des vallées centrales des Alpes et de deux ou trois localités nordiques : Berlin ou Wilna.

Or plusieurs auteurs, SCHMID (1936), CHARLESWORTH (1957) et BECHERER (1925) en particulier, tiennent pour assuré que des plantes steppiques occupaient la zone non recouverte de glace en Europe centrale méridionale et même occidentale pendant le Würmien, après s'être avancées vers l'ouest pendant l'interglaciaire Riss-Würm. D'autre part, MARKOV (1956) rappelle que les siècles glaciaires du quaternaire sont ceux de la plus grande xérophytisation du tapis végétal. Selon lui,

d'authentiques espèces steppiques comme les armoises cohabitaient avec les représentants de la toundra dans la steppe boisée froide périglaciale. Si l'on se souvient que certains théoriciens du quaternaire affirment qu'au Würmien en particulier le refroidissement général ne fut pas aussi intense qu'on l'imaginait autrefois et que les saisons chaudes et froides existaient comme aujourd'hui, il y a d'autant moins de raisons de ne pas admettre la présence de la ssp. *prostrata* dans cette zone steppique périglaciale. Ne supporte-t-elle pas actuellement des hivers très rigoureux à Orlov ?

D'autre part SCHMID (1936) et d'autres auteurs estiment que les plantes steppiques des vallées centrales des Alpes ont dû arriver dans ces vallées immédiatement après le retrait des glaces, avant l'établissement des forêts. Leur réintroduction aurait donc eu lieu avant la période boréale chaude ou tout au début de cette période.

Une autre preuve nous paraît résider dans l'existence de colonies nettement steppiques en Europe occidentale, la plus représentative étant les trois associations de l'*Astragalo-Stipion* du Bassin de Mayence, une autre se rencontrant à Fontainebleau. Celle du Mainzersand est extraordinaire par sa profusion de sarmatiques. Une telle abondance, si éloignée des centres d'origine, doit témoigner d'une apparition ancienne, et nombre d'auteurs qualifient cette station de relicte. De là, toute la plaine du Rhin moyen aura pu être recolonisée, et ce fait permet à BECHERER (1925) d'affirmer que la flore xérothermique du nord-ouest de la Suisse est d'origine interglaciaire.

Nous partageons cette opinion, qui nous paraît cadrer davantage avec certaines conditions écologiques de plantes telles que nos *V. prostrata*. Pour cette espèce du moins, les affirmations de NAEGELI (1920 à 1933), relatives à la colonisation très récente, c'est-à-dire de l'époque actuelle, du Sud bavarois et du nord de la Suisse par les sarmatiques, ne correspondent pas à ses aptitudes biologiques.

Mais où et quand faut-il situer l'apparition de *V. prostrata Scheereri ?* Nous en sommes réduits à émettre une hypothèse qui trouve quelque appui, nous semble-t-il, dans les considérations qui précèdent.

A l'interglaciaire Riss-Würm, grande extension de plantes pontiques, dans les étages moyens du moins ; pendant le Würmien, refroidissement entraînant une régression de ces steppiques plus particulièrement au nord et à l'ouest, régions plus froides et plus humides. Au sud et à l'est, maintien de la steppe périglaciale avec *V. prostrata prostrata ;* dans le bassin sec de Mayence, par l'action du refroidissement général peut-être, formation par autoploïdie ou par hybridation interraciale suivie d'un redoublement chromosomique, du *V. prostrata Scheereri*, mieux adapté aux nouvelles conditions météorologiques. Fin du Würmien et période préboréale : extension nouvelle des steppiques, arrivée par les cols des Alpes de la ssp. *prostrata* ayant subsisté en Hongrie et en Italie. Il se peut aussi que la plante ait survécu sur des nunnataks, sur les flancs de ces vallées déjà profondément creusées. A l'ouest par contre, c'est *V. prostrata Scheereri* qui se répand par la vallée du Rhin dans le Jura jusqu'en altitude, à La Brévine par exemple. Seule, en effet, une période

telle que la Boréale permet d'expliquer la présence dans cette vallée si froide et humide des *V. prostrata* et *spicata*, d'*Allium senescens* (nous en avons découvert en 1950 une magnifique colonie), de *Seseli Libanotis*, d'*Asperula Cynanchica*, de *Festuca duriuscula* et *glauca*, de *Dianthus Carthusianorum* et de *Saxifraga tridactylites*.

Le lent retrait des glaciers et les moraines würmiennes durent stopper l'avance du *V. prostrata Scheereri*, et les climats postboréaux n'en permirent plus l'extension au sud-est. La propagation vers l'ouest et vers le sud (bassin parisien et massif central) put par contre s'effectuer comme celle d'autres sarmatiques.

En Allemagne, toujours à partir du bassin de Mayence : colonisation de la Hesse, des vallées du Neckar et du Main, également avant le retour forestier, puis d'une partie de la Souabe et de la Franconie jusqu'au Hegau et à Diessenhofen.

L'extension glaciaire en Bavière du Sud dut supprimer *prostrata* jusqu'à Vienne dans la vallée du Danube. Cette diploïde remonta-t-elle la vallée plus continentale de l'Inn ? Ou bien faut-il pour cette colonisation-là penser à une autre hypothèse ? En effet, ni en herbiers, ni dans la littérature, la plante n'est citée entre Linz et Innsbruck. La Basse-Engadine fut-elle alors plutôt envahie par le sud à partir du col de Resia, et *V. p. prostrata*, avec d'autres sarmatiques, ne descendit-il pas plutôt l'Inn ? De même vint-il de Vienne jusqu'à Linz et fut-il presque complètement stoppé sur la plaine bavaroise ? Ou bien plus simplement, *V. prostrata Scheereri* parvint-il à le supplanter dans la vallée supérieure du Danube ? Questions qui trouveront peut-être un jour leur réponse.

L'occupation de la Bohême, de la Saxe, de la Thuringe par *V. prostrata prostrata* n'offre pas grande difficulté d'explication, puisqu'en Thuringe même, comme nous l'avons déjà signalé, les sarmatiques sont extrêmement abondantes dans les pelouses sèches. La survivance de cette sous-espèce dans les steppes périglaciales de Hongrie ou de Bohême au Würmien paraît aussi la meilleure solution, encore provisoire, il est vrai.

Enfin l'on peut s'interroger sur la présence de *V. prostrata Scheereri* dans les Hautes-Pyrénées. Eh bien ! si l'on sait que dans les vallées voisines du massif de Néouvielle, Chouard (1948) a recensé *Carex humilis*, *Silene nutans*, *Poa bulbosa*, *Medicago minima*, *Peucedanum oreoselinum*, *Prunella alba*, *Bromus erectus*, *Geranium sanguineum*, *Satureia Acinos*, *Orchis militaris*, *Ranunculus bulbosus*, *Scabiosa columbaria*, *Veronica Teucrium* et *spicata*, toutes espèces médio-européennes, subpontiques, voire sibériennes, on peut admettre que le quasi subatlantique *V. prostrata Scheereri* n'a pas eu de peine à s'y rendre !

L'hypothèse développée ci-dessus tient compte du plus grand nombre de faits apparents. Mais nous ne nous celons point tout ce que notre raisonnement a de conjectural. Du moins ne s'écarte-t-il pas notablement de la plupart des idées émises par des auteurs bien mieux qualifiés que nous.

Certes, étant donné la relative jeunesse de *V. prostrata Scheereri*, dont nous avons parlé à plusieurs reprises, on pourrait s'étonner que nous fixions son apparition pendant le Würmien déjà. Cela n'empêche pas de le considérer comme plus récent que son parent *V. prostrata prostrata*.

Un courant d'idées actuel rappelle, à juste titre, que la dispersion des plantes est due, pour une forte proportion d'entre elles, à l'influence humaine. BOUVIER (1946) cite de nombreuses espèces à l'extension récente et vaste, comme *Veronica filiformis*. Cet auteur mentionne des végétaux transportés lors des Croisades ou ayant suivi les légions romaines. Un essai du même genre pourrait être tenté pour les sarmatiques, en pensant aux grandes invasions des IVe et Ve siècles. Qu'apportèrent avec eux les Vandales ou les Huns ? Les troupes franques de Charlemagne, qui guerroyèrent en tant d'endroits, durent aussi contribuer à répandre quelques végétaux. Auraient-elles fait franchir les Pyrénées à *V. prostrata Scheereri ?* La dendrochronologie nous révélera-t-elle qu'un demi-siècle chaud et sec favorisa les entreprises guerrières de cet empereur et les migrations végétales par surcroît ?

Toutefois, sans nier l'importance du facteur humain, nous ne le croyons pas déterminant pour la diffusion des deux sous-espèces de *V. prostrata*. Nous avons déjà exprimé nos raisons, d'ordre avant tout biologique. Même *V. prostrata Scheereri* occupe à notre avis des stations relictes et doit avoir pris place en beaucoup de ses localités avant les grandes extensions forestières des époques postglaciaires plus humides. Si, quelquefois, l'une et l'autre sous-espèce de *V. prostrata* paraît rechercher des sols plus azotés, toutes deux occupent le plus souvent des stations bien naturelles et disparaissent lorsque l'activité agricole s'intensifie.

Jusqu'à mieux informé, nous nous en tenons à l'explication que nous avons développée, tout en la sachant, selon les propres termes de TEILHARD DE CHARDIN, approximative et provisoire [1].

Pour préciser enfin une notion plus actuelle, revenons aux domaines phytogéographiques de nos deux sous-espèces. Le qualificatif de *continentale* ou de pontique convient tout à fait à *V. prostrata prostrata*. On ne peut plus l'appliquer à *V. prostrata Scheereri*. Nous avons déjà rangé celle-ci dans les *subatlantiques*, en raison de sa distribution : France, à l'exception d'une bande océanique, Allemagne sud-occidentale, très faible présence en Suisse du Nord-Ouest, en Belgique méridionale, éventuellement en Hollande. C'est d'ailleurs bien dans la région désignée comme subatlantique par OBERDORFER (1949) que se situe le centre présumé de dispersion de notre sous-espèce.

VIII. *V. prostrata Scheereri, V. austriaca dentata* et *V. Teucrium*

Dans la première partie, nous avons relaté avec quelque détail les hésitations des floristes et des phytosociologues au sujet de ces taxa.

Entre *V. prostrata Scheereri* et *V. austriaca dentata*, les ressemblances ont été signalées : couleur des corolles et forme générale des feuilles.

[1] Cf. citation introductive.

Toutefois, une distinction assez nette s'établit quant à la phénologie (*V. prostrata* devance *V. austriaca dentata* de deux semaines au moins) et sur les points suivants résumés en tableau :

Organes	*V. p. Scheereri*	*V. a. dentata*
Tiges	couchées	dressées
Taille de la plante	5 à 20 cm	15 à 50 cm
Feuilles (longueur)	5 à 35 mm	15 à 75 mm
Corolles (diamètre)	7 à 14 mm	8 à 18 mm
Calices	glabres	hirsutes ou velus
grands *sépales* (longueur moyenne)	3 mm	4-5 mm
Capsules (largeur moyenne)	3,5 mm	4,5 mm
Capsules (aspect)	toujours glabres	ciliées, rarement glabres
Graines longueur moyenne	1,3 mm	1,6 mm

Les nombres de ce tableau témoignent de différences très notables, auxquelles nous joindrons encore celle des nombres chromosomiques qui sont de N = 16, 2 N = 32 pour *V. prostrata Scheereri* et de N = 24 ou 32, 2 N = 48 ou 64 pour *V. austriaca dentata*. En effet, les *V. austriaca dentata* de La Brévine (cf. BRANDT, 1952) et du Kaiserstuhl, dont nous avons effectué l'étude cytologique, ont comme *V. Teucrium* 2 N = 64 ou N = 32.

Ce point avait incité SCHEERER à mettre en doute l'exactitude de la détermination pour les exemplaires de La Brévine, mais après avoir reçu de nous plusieurs exsiccata de tailles diverses, cet auteur a reconnu que *V. austriaca dentata* est bien présent en Suisse dans cette vallée. Les plantes que nous avons ramenées du Kaiserstuhl et récoltées dans un *Xerobrometum* de Vogtsburg, sont morphologiquement et cytologiquement très apparentées à nos exemplaires bréviniens. Ces deux formes chromosomiques de *V. austriaca dentata* s'accompagnent d'une assez forte variabilité. La distinction entre *V. austriaca dentata* et *V. Teucrium* n'en est point facilitée. La lecture du travail de WATZL, ainsi que des examens en herbiers, nous incitent à penser que le véritable *V. austriaca dentata* pourrait n'être que la seule forme à 24 chromosomes ; sa répartition géographique reste à préciser, mais il se pourrait fort que la plante n'allât pas plus à l'ouest que la Bavière méridionale.

Un point de contact de nos *Austriacae* se situe aux environs de Nördlingen ; là, en des localités voisines, se rencontrent d'authentiques *V. austriaca dentata* et de non moins authentiques *V. prostrata Scheereri*. Selon nos observations en herbiers, un ou deux exemplaires de la sous-espèce *prostrata* auraient aussi été trouvés dans cette région.

De toute façon, la dénomination *V. austriaca dentata* ne saurait s'appliquer à la petite véronique à fleurs bleues des pelouses xériques des Jura suisse et français, à fortiori à celles du nord et du centre de la France.

La question est plus délicate en Allemagne du Sud, puisque *V. austriaca dentata* et *V. prostrata Scheereri* s'y rencontrent l'un et l'autre.

Toutefois : pour Diessenhofen, le Hegau et la vallée supérieure du Danube très voisine, nous avons pu trancher la question en faveur de *V. prostrata Scheereri*, tous nos examens cytologiques concordant avec nos observations morphologiques. Seules des observations méthodiques de toutes les localités indiquées pour l'une et l'autre plantes, appuyées par des comptages chromosomiques, pourront permettre de délimiter les deux distributions. C'est alors qu'il sera temps de s'occuper des nombreux travaux phytosociologiques de l'Allemagne du Sud, ainsi que des études sur l'histoire de sa végétation, pour attribuer à chaque espèce la part qui lui revient.

Enfin, *V. prostrata Scheereri* et *V. Teucrium* se différencient surtout par la date de floraison (un mois d'intervalle environ), par la forme des feuilles, par le port, enfin par le calice : celui-ci est presque tomenteux chez le *V. Teucrium* ssp. *Orsiniana* ; aussi l'on ne peut hésiter, même en présence d'exemplaires de petite taille, fréquents chez cette sous-espèce-ci.

IX. Conclusion générale et diagnoses des sous-espèces *prostrata* et *Scheereri*

Si le présent travail met en évidence des critères de discrimination cytologiques, morphologiques et chorologiques bien établis, pour les sous-espèces de *V. prostrata*, il tend aussi à souligner qu'il existe d'étroites relations entre ces taxa. Rappelons les principaux aspects de cette parenté : l'allure générale des plantes, leur port couché, leur petite taille, la forme générale et la petitesse de leurs feuilles, la glabréité de leurs calices, leur époque de floraison précoce, leur courte période de végétation, une écologie assez analogue enfin.

Que faire alors de ces taxa ? Valait-il la peine de les nommer, de les élever au rang d'unité spécifique ou d'en faire, comme nous l'avons décidé, des sous-espèces ?

Or, Favarger (1956), dans sa belle étude sur les « Races chromosomiques », rappelle à plusieurs reprises le cas de *V. prostrata* et, en particulier, souhaite que les « races » diploïdes et tétraploïdes soient

baptisées et prennent rang pour les taxinomistes. Mais cet auteur ajoute ceci : « Il serait fâcheux de créer deux espèces à l'intérieur de *Veronica prostrata* (N = 8 et N = 16) alors que cette espèce est considérée par divers floristes comme une sous-espèce de *V. Teucrium.* »

Nous étant rallié tout à fait à ce point de vue, nous pouvons achever notre travail en donnant les diagnoses suivantes :

Veronica prostrata L. ssp. *prostrata.*

Caules plures, plerumque numerosissimi. Folia brevissimis pilis obsita, ovato-oblonga vel lanceolata, obtusiuscula, plerumque tenuiter dentata. Racemi multiflori, juveniles pyramidati. Corolla parva (4-11 mm), *pallide* coerulea, raro rosa vel alba. Petala saepe acutiuscula. Calyx glaber, raro margine vix ciliatus, laciniis angustis acutisque. Capsula glabra, 2-4 mm lata. Semina 1 mm longa.

Numerus chromosomatum N = 8.

In steppis vel graminibus siccis Europae centralis et orientalis habitat.

Veronica prostrata L. ssp. *Scheereri* nob.

Caules non multi. Folia glabrescentia, oblonga-lanceolata vel linearia, integra vel inaequaliter dentata. Racemi pauciflori, juveniles subovati. Corolla *dense* coerulea, paulo majores (7-14 mm). Petala lata, plus minusve obtusa. Calyx semper glaber, divisionibus latioribus. Capsula glabra, 2,5-4,5 mm lata. Semina 1,3 mm longa.

Numerus chromosomatum N = 16.

In graminibus siccis, declivitatibus et collibus apricis Europae occidentalis habitat.

Typus in herbario neocomensi.

X. Résumé général

Dans la section *Pseudochamaedrys* du genre *Veronica*, un groupe estreint peut être isolé sous le nom d'*Austriacae* sensu stricto. On l'a aussi nommé : Pentasépales, ou encore espèce collective *Veronica Teucrium* L. ou *Veronica latifolia* L. [1]

Il s'agit des trois espèces *V. Teucrium* L., *V. austriaca* L. et *V. prostrata* L., lesquelles présentent une forte similitude morphologique, en particulier par l'inflorescence et par des calices à 5 divisions. Ces grandes espèces ont pu être subdivisées en plusieurs taxa élémentaires souvent confondus entre eux dans les flores ou dans les herbiers. Deux d'entre eux, *V. austriaca* L. ssp. *dentata* (Schm.) Watzl, et une forme de *V. prostrata*, ont particulièrement intrigué les auteurs et provoqué maintes hésitations ou erreurs.

[1] Malgré la longue discussion de KERNER (1874), qui ne présente aucun argument positif, il nous paraît certain que l'application du terme *V. latifolia* L. à *V. urticifolia* Jacq. ne repose sur aucune base sûre. L'herbier de Linné ne contient aucun exsiccatum correspondant. Aussi, avec STROH (1941), nous rattachons *V. latifolia* L. à *V. Teucrium* L.

Complétant un travail de SCHEERER (1937), la présente étude précise la taxinomie de *V. prostrata* L. Elle démontre l'existence de deux sous-espèces bien distinctes :

a) *V. prostrata* L. ssp. *prostrata*, de nombre chromosomique N = 8, à fleurs d'un bleu lilacé très pâle, d'origine pontique, répartie surtout dans les régions sèches de l'Europe orientale et moyenne, en Italie centrale et septentrionale et dans les vallées sèches et chaudes des Alpes.

b) *V. prostrata* L. ssp. *Scheereri* nob., de nombre chromosomique N = 16, à fleurs d'un bleu foncé, et répartie uniquement en Europe occidentale.

Des descriptions morphologiques et des tableaux quantitatifs signalent plusieurs autres différences significatives, souvent en rapport avec le degré de polyploïdie : grandeur des fleurs, des capsules, des graines, du pollen, des stomates en particulier. Des diagrammes cumulatifs nouveaux groupent ces données et représentent chaque sous-espèce de façon caractéristique.

Des expériences de croisements témoignent que ces deux taxa ne s'hybrident pas entre eux.

Des diagnoses précisent les distinctions essentielles, lesquelles justifient la création des sous-espèces.

Toutefois, l'espèce *V. prostrata* est maintenue en raison de caractères morphologiques communs (habitus, taille, forme des feuilles, glabréité des calices et des capsules), de similitudes biologiques (type biologique, période de végétation et époque de floraison identiques), ou enfin d'une analogie écologique (présence des deux sous-espèces dans des associations de la classe des *Festuco-Brometea*).

En plus de ces ressemblances, la contiguïté de distributions géographiques, pourtant bien distinctes, et les rapports volumétriques de certaines cellules identiques à celui des nombres chromosomiques plaident en faveur d'une parenté directe et d'une différenciation relativement récente de ces deux taxa.

Une méthode d'identification des deux sous-espèces sur des exsiccata d'herbiers est décrite. Elle se base sur la grandeur des cellules du tube de la corolle, grandeur différant régulièrement d'une sous-espèce à l'autre. Mise en pratique, cette méthode a permis, avec les résultats obtenus par la cytologie (exposés eux aussi), d'établir des cartes assez précises de la répartition des sous-espèces *prostrata* et *Scheereri*.

Des observations et des relevés personnels, comparés avec les travaux de plusieurs phytosociologues, ont permis de préciser l'écologie des deux sous-espèces. Toutes deux sont xérothermiques, mais *V. prostrata prostrata* présente des affinités continentales beaucoup plus accusées. Les stations d'élection sont, pour chacune, des pelouses sèches qu'on peut rattacher surtout au *Festucion vallesiacae* et au *Xerobromion* pour *V. prostrata prostrata*, au *Xerobromion* et au *Mesobromion* pour *V. prostrata Scheereri*. Cette dernière sous-espèce est une calcicole par exigence thermique. Elle se montre aussi plus nettement basiphile.

Une discussion, basée sur des considérations biologiques, écologiques et chorologiques, tente de localiser, dans le temps et dans l'espace, l'origine du *V. prostrata Scheereri*, puis de faire l'historique de la propagation des deux sous-espèces, afin d'expliquer provisoirement leurs distributions actuelles.

Un chapitre met encore en évidence les caractères distinctifs de *V. prostrata Scheereri* et de *V. austriaca dentata*, les principaux étant : *a)* un port couché chez le premier, érigé chez le second ; *b)* une taille générale et une longueur de feuilles plus grandes chez *V. austriaca dentata* ; *c)* des calices glabres chez *V. prostrata*, hirsutes à velus chez *V. austriaca dentata ; d)* des nombres chromosomiques différents.

Le calice presque tomenteux de *V. Teucrium* ssp. *Orsiniana* permet aussi de bien distinguer cette sous-espèce, de taille souvent très petite, du *V. prostrata* sensu lato.

Pour la région de Diessenhofen, les recherches sur le terrain et dans les herbiers ont révélé la présence de *V. prostrata Scheereri* seulement. Cette localité ne peut donc plus être indiquée pour *V. austriaca dentata*.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit hat den Zweck, die Untersuchungen von *Watzl* (1910) und von *Scheerer* (1937) über die *Austriacae* (oder *Pentasepala*) *sensu stricte*-Gruppe, die die Arten *Veronica Teucrium* L., *Veronica austriaca* L. und *Veronica prostrata* L. umfasst, zu vervollständigen.

Zytologische, morphologische, biometrische, phytogeographische und ökologische Beobachtungen haben, durch Kreuzungsversuche ergänzt, den Verfasser dazu geführt, *V. prostrata* L. in zwei Unterarten zu unterteilen :

a) *V. prostrata* L. ssp. *prostrata*, mit N = 8 Chromosomen, mit kleinen blassblauen Blüten, mit kontinentaler geographischer Verteilung : Zentral- und Osteuropa ;

b) *V. prostrata* L. ssp. *Scheereri* nob., mit der Chromosomenzahl N = 16, mit grösseren und dunkelblauen Blüten, im subatlantischen Gebiet von Westeuropa verbreitet.

Beschreibungen, welche in Diagnosen, Tabellen und Diagrammen zuzammengefasst sind, präzisieren die Differentialmerkmale dieser Unterarten.

Es wird eine Methode zur Identifizierung der Exsikkata beschrieben. Sie hat zusammen mit Chromosomenauszählungen erlaubt, Verteilungskarten der neuen Taxa zu verfertigen. Der Ursprung der ssp. *Scheereri*, seine Ausbreitung sowie diejenige der ssp. *prostrata* werden erörtert.

In einer letzten Klarstellung werden *V. prostrata* ssp. *Scheereri* und *V. austriaca* ssp. *dentata* deutlich unterschieden, womit eine immer häufiger gewordene Verwechslung behoben wird.

Summary

This paper aims to complete the studies of Watzl (1910) and Scheerer (1937) on the *Austriaca* (or *Pentasepala*) group *sensu stricto* comprising the species *Veronica Teucrium* L., *V. austriaca* L. and *V. prostrata* L.

Evidence from cytology, morphology, biometry, phytogeography and ecology completed by attemps at hybridization have lead the author to split up *V. prostrata* into two subspecies: a) *V. prostrata* L. ssp. *prostrata* with N = 8 chromosomes, flowers small, pale blue, geographical distribution continental: Central and Eastern Europe; b) *V. prostrata* L. ssp. *Scheereri* nob. with N = 16 chromosomes, flowers larger, dark blue, distributed in the sub-atlantic area of Western Europe.

Descriptions, summarized as diagnoses, tables and diagrams specify the differential characters of theses subspecies.

A method for identifying herbarium material is described. Together with chromosome-counts, it has enabled the author to draw up distribution maps of the new taxa. The origin and spread of the subspecies *Scheereri*, and the spread of the subspecies *prostrata* are discussed.

A final revision makes it possible to distinguish clearly *V. prostrata* ssp. *Scheereri* from *V. austriaca* ssp. *dentata* thus clearing up the cause of a frequent confusion.

BIBLIOGRAPHIE

ALLORGE, P. — (1921-1922). Les associations végétales du Vexin français. *Rev. Gén. de Bot.* 33 : 481-543, 589-652, 708-751, 792-810 ; 34 : 71-79, 134-144, 178-191, 251-256, 311-319, 376-383, 425-431, 471-480, 519-528, 563-576, 612-637, 676-701.

AMANN, J. — (1899). Neue Beobachtungsmedien. *Ztschr. f. wiss. Mikr.* 16 : 38.

BABEY, Ph. — (1846). Flore jurassienne. T. 3, 501 p., *Paris.*

BAUHIN, J. — (1651). Historia plantarum universalis nova et absolutissima, cum consensu et dissensu circa eas. T. 3, 866 p., *Yverdon.*

BECHERER, A. — (1925). Beiträge zur Pflanzengeographie der Nordschweiz, mit besonderer Berücksichtigung der oberrheinischen Floreneinstrahlungen. 107 p., *Colmar.*

BENTHAM, G., *in* DE CANDOLLE, A. P. — (1846). Prodromus systematis regni vegetabilis. T. 10, 679 p., *Paris.*

BOUVIER, R. — (1946). Les migrations végétales. 309 p., *Paris.*

BRANDT, J.-P. — (1952). Contribution à la cytologie du genre *Veronica. Bull. Soc. neuch. Sc. nat.* 75 : 179-188, 7 fig., 1 pl.

— (1953). Nouvelle contribution à la cytologie du genre *Veronica. Ibid.* 76 : 111-119, 6 fig., 1 graph.

BRAUN-BLANQUET, J. — (1916). Die Föhrenregion der Zentralalpentäler, insbesondere Graubündens, in ihrer Bedeutung für die Florengeschichte. *Verhandl. der Schweizer. Naturf. Ges., 98. Jahresversammlung*, 2. Teil : 59-86.

— (1917). Die xerothermen Pflanzenkolonien der Föhrenregion Graubündens. *Vierteljahrschr. d. Naturf. Ges. Zürich* 62 : 275-285, 1 carte.

— (1918). Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark. *Beitr. zur geobotan. Landesaufnahme* 4 : 1-80, 1 carte.

— (1931). Pflanzensoziologisch-pflanzengeographische Studien in Südwestdeutschland. *Beitr. z. Naturdenkmalpflege* 14 (3) : 230-242, 281-292.

— (1936). Über die Trockenrasengesellschaften des *Festucion-vallesiacae* in den Ostalpen. Festbd. Ed. Rübel. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 46 : 169-189.

— (1948-1949). Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. *Vegetatio* 1 (1-5) : 29-41, 129-146, 285-316 ; 2 (1-5) : 20-37, 214-237, 341-360.

Braun-Blanquet, J. et Moor, M. — (1938). Prodromus der Pflanzengesellschaften, Fasc. 5, Verband des Bromion-Erecti. 64 p., *Montpellier.*

Braun-Blanquet, J. et Rübel, E. — (1932). Flora von Graubünden. *Veröff. d. geobot. Inst. Rübel* 7 : 1-1695.

Brunner, F. — (1882). Verzeichnis der wildwachsenden Phanerogamen und Gefässkryptogamen des thurgauischen Bezirkes Diessenhofen, des Randen und des Höhgaus. *Mitt. thurg. Naturf. Ges.* 5 : 11-61.

Brunner, H. — (1915). Beiträge zur Kenntnis der Flora des Bezirks Diessenhofen und seiner Umgebung. *Mitt. thurg. Naturf. Ges.* 21 : 201-209.

Carles, J. — (1947). L'étage du Pin sylvestre. *Rev. scientifique* 85 (2) : 73-81.

— (1948). Géographie botanique. Etude de la végétation. 126 p., 6 fig., *Paris.*

Charlesworth, J. K. — (1957). The quarternary Era, with special reference to its glaciation. 2 vol., 1700 p., 326 fig., *London.*

Chouard, P. — (1949). Eléments géobotaniques constituant la flore du massif de Néouvielle et des vallées qui l'encadrent. (76e sess. extraord. Soc. bot. de France, 1948, Pyrénées centrales). *Bull. Soc. bot. de France* 96 : 84-121.

Christ, H. — (1907). La flore de la Suisse et ses origines. Nouvelle édition augmentée d'un aperçu des récents travaux géobotaniques concernant la Suisse. XIV, 572 + 119 p., 5 cartes + 5 h. t., *Bâle, Genève* et *Lyon.*

Closuit, R. — (1954). Contribution à l'étude de la flore valaisanne. *Bull. de la Murithienne* 71 : 17-29.

Contejean, Ch. — (1854). Enumération des plantes vasculaires des environs de Montbéliard. 247 p., 1 carte., *Besançon.*

Drude, O. — (1902). Der hercynische Florenbezirk. « Die Vegetation der Erde », Bd. 6, XIX + 671 p., 5 pl., 16 fig., 1 carte col., *Leipzig.*

Dussart, B. — (1958). Les Copépodes et la notion d'espèce dans le monde aquatique. L'utilisation des mathématiques en systématique. *In* « L'Espèce ». *Cah. d'Et. biol.* 5 : 29-36.

Favarger, C. — (1956). A propos des « races chromosomiques ». *Archiv. d. Jul. Klaus-Stiftung* 31 (3/4) : 277-285.

Favre, J. — (1924). La flore du cirque de Moron et des hautes côtes du Doubs. *Bull. Soc. neuch. Sc. nat.* 49 : 3-130, 5 fig.

Furrer, E. — (1914). Vegetationstudien in Bormiesischen. *Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich* 59 : 1-78, 6 fig.

— (1923). Kleine Pflanzengeographie der Schweiz. 1. Aufg. 331 p., 76 fig., *Zürich.*

— (1951 et 1952). Trois relevés phytosociologiques (de *Brometum erecti)* dans la région de Bormio (non publiés).

GODET, Ch.-H. — (1853). Flore du Jura. 872 p., *Neuchâtel.*

GRENIER, Ch. — (1865-1875). Flore de la chaîne jurassique. 1001 p., *Paris.*

GUINOCHET, M. — (1932). Remarques sur les pelouses xérophiles de la côtière méridionale de la Dombes et de la plaine de l'Est lyonnais. *Bull. Soc. bot. France* 79 : 321-335.

GUYOT, H. — (1934-1935). Phytogéographie comparée du Valais et de la vallée d'Aoste. *Bull. de la Murithienne* 52 : 16-35.

HAGENE, Ph. — (1931). Recherches écologiques sur quelques groupements végétaux des environs de Dijon. *Rev. gén. de Bot.* 43 : 193-345, 285-331, 362-400, 424-463, 492-516.

HUBER, A. — (1927). Beiträge zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen in der Gattung *Veronica.* I. Die Kernuntersuchungen in der Gattung *Veronica. Jahrb. wiss. Bot.* 66 : 359-380.

IABLOKOFF, A.-Kh. — (1953). Un carrefour biogéographique, le Massif de Fontainebleau. Ecologie des réserves. 98 p., 35 fig., 12 pl., 16 graph., *Paris.*

IMCHENETZKY, A. — (1926). Les associations végétales de la partie supérieure de la vallée de la Loue. 126 p., *Besançon.*

ISSLER, E. — (1926, 1927-1928). Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. 2e part. : Les garides et les landes. *Bull. Soc. d'Hist. nat. Colmar* 20 : 1-62 ; 21 : 47-167, 319-430.

— (1932). Plantes peu communes ou nouvelles pour la flore d'Alsace. *Ibid.*, 23 : 23-42.

— (1951). Trockenrasen- und Trockenwaldgesellschaften der oberelsässischen Niederterrasse und ihre Beziehungen zu denjenigen der Kalkhügel und Silikatberge des Osthanges der Vogesen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 61 : 664-699, 16 fig.

JENNY-LIPS, H. — (1931). Die Halbtrockenrasen des Elsgaus. *Actes Soc. helv. Sc. nat.* 112e sess. : 333-334.

JOVET, P. — (1949). Le Valois. Phytosociologie et phytogéographie. 389 p., 66 fig., 28 cartes, 79 tabl., *Paris.*

KERNER, A. — (1873, 1874). Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. *Oesterr. Bot. Zeitschr.* 23 : 367 ; 24 : 18.

KIELHAUSER, G. — (1954). Die Trockenrasengesellschaften des Stipetopoion xerophilae in Oberen Tiroler Inntal. Festschr. E. Aichinger, Bd. 1 : 646-666, 6 fig. Sonderfolge der Schriftenreihe « Angewandte Pflanzensoziologie ». *Wien.*

KLIKA, J. — (1931, 1933). Studien über die xerotherme Vegetation Mitteleuropas. I. Die Polauer Berge im südlichen Mähren. II. Xerotherme Gesellschaften in Böhmen. *Beih. Bot. Centralbl., II. Abt.*, 47 : 343-398 ; 50 : 707-773.

— (1939). Die Gesellschaften des Festucion Vallesiacae-Verbands in Mitteleuropa. *Studia Botanica Čechica* 2 : 117-157.

KOCH, G. D. J. — (1836). Synopsis florae germanicae et helveticae. Ed. 1. 1102 p., *Francfort-sur-le-Main.*

KUMMER, G. — (1937-1946). Die Flora des Kantons Schaffhausen mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. 7 part., 936 p., 56 pl., 2 cartes, *Schaffhausen.*

KUSNEZOW, N. — (1897). Über den Polymorphismus der *Veronica Teucrium* (L.) Wallr. *Bull. Acad. Sc. St-Petersbourg* Sér. V, 6 (2).

LARSEN, K. — (1954). Chromosome Numbers of some European Flowering Plants. *Botanisk Tidsskrift* 50 (2) : 163-174.

LEHMANN, E. — (1941). Polyploidie und geographische Verbreitung der Arten der Gattung *Veronica. Jahrb. wiss. Bot.* 89 : 461-542, 13 fig.

LEHMANN, E. und SCHMITZ-LOHNER, M. — (1954). Entwicklung und Polyploidie in der *Veronica-* Gruppe-*Agrestis. Zeitschr. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre* 86 : 1-34, 18 fig.

LINNÉ, C. — (1762, 1764). Species plantarum. Ed. II et III. *Vindobonae.*

LITARDIERE, R. de. — (1928). Etudes sociologiques sur les pelouses xérophiles calcaires du domaine atlantique français. *Arch. de Bot.* 2 (2) : 1-48.

MAGNIN, A. — (1883). Statistique botanique du département de l'Ain. Première partie : Précis d'une géographie botanique du département. IV + 68 p., *Bourg.*

— (1900-1905). *Archives de la Flore jurassienne.* N°s 3, 4, 5, 6, 28, 33, 34, 35, 36, 37, 53, 54, 58.

MAGNIN, A. et HETIER, F. — (1894-1897). Observations sur la Flore du Jura et du Lyonnais. I. Annotations et additions aux flores du Jura et du Lyonnais. 282 p., *Besançon.*

MARKOV, K. K. — (1956). Origine des paysages géographiques contemporains. In « Essais de géographie, recueil d'articles pour le XVIIIe congrès internat. de géographie. » pp. 42-53, 6 fig. dont 2 cartes h.-t., *Moscou-Léningrad.*

MATHON, C.-C. — (1958). La vie des plantes. Ecologie végétale. 127 p., 13 fig., *Paris.*

MICHALET, E. — (1864). Histoire naturelle du Jura et des départements voisins, t. 2, Botanique. Revue et achevée par M. Grenier. 400 p., *Paris, Lons-le-Saulnier.*

NAEGELI, O. — (1920). Die pflanzengeographischen Beziehungen der süddeutschen Flora besonders ihrer Alpenpflanzen zur Schweiz. *14. Ber. d. Zürch. Bot. Ges.* : 19-59, 1 pl.

— (1922). Zur Flora von Diessenhofen. *Mitt. Thurg. Naturf. Ges.* 24 : 107-128.

— (1924). Die pflanzengeographische Bedeutung der Neuerscheinungen in der thurgauischen Flora. *Ibid.* 25 : 164-182.

— (1925). Über die Ausstrahlungen der pontischen (sarmatischen) Florenelemente in der Nordostschweiz. Festschr. C. Schröter. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel* 3 : 553-567, 1 carte h.-t.

— (1933). Das Bodenseegebiet als Ausstrahlung wärmeliebende Pflanzen. *Mitt. Thurg. Naturf. Ges.* 29 : 66-95.

OBERDORFER, E. — (1949). Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. 411 p., 42 fig., *Stuttgart.*

— (1957). Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie* 10, 564 p., 16 fig.

PERRIER DE LA BATHIE, Baron E. — (1912). Plantes des colonies xérothermiques et thermosilvatiques de la vallée supérieure de l'Isère. *Bull. Soc. Bot. Genève (2e s.)* 4 : 224-227.

PÓLYA, L. — (1949). Magyarorszagi Novenyfajok Kromoszoma-Szamai. (Chromosome Numbers of some Hungarian Plants). *Acta geobotanica Hungarica* 6 : 124-137, 45 fig.

POTTIER-ALAPETITE, G. — (1943). Recherches phytosiociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne. 339 p., 67 fig.. *Tunis.*

— (1947). Sur une espèce méconnue de notre Jura : *Veronica austriaca* L. ssp. *dentata* (Schmidt) Watzl. *Bull. Soc. Bot. de France* 94 : 219-221, 2 fig.

QUANTIN, A. — (1946). Etudes phytosociologiques en Bourgogne méridionale. *Bull. Soc. Bot. de France* 93 : 227-230.

— (1949). Les sols de la Franche-Comté et de la chaîne jurassienne. *Bull. Soc. Hist. nat. du Doubs* 53 : 33-38.

REBHOLZ, E. — (1931). Von Fridingen nach Beuron. In « Pflanzensoziologisch-pflanzengeographische Studien in Südwestdeutschland ». *Beitr. zur Naturdenkmalpflege* 14 (3) : 221-229.

RIEK, R. — (1935). Systematische und pflanzengeographische Untersuchungen in der *Veronica*-Sektion *Chamaedrys* Griseb. *Feddes Repert. spec. nov. reg. veget.* 79 : 1-68, 16 pl.

RÖMPP, H. — (1928). Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica. Feddes Repert. spec. nov. reg. veget.* 50 : 1-172.

SAX, H. J. — (1938). The relation between Stomata counts and chromosome numbers. *Journ. Arnold Arboretum* 19 : 437-441.

SCHEERER, H. — (1937). Experimentelle und zytologische Untersuchungen innerhalb der *Veronica*-Gruppe *Pentasepala. Flora* 131 : 287-323, 20 fig.

— (1949). Zur Polyploidie und Genetik der *Veronica*-Gruppe *Pentasepala. Planta* 37 : 293-298.

SCHMID, E. — (1936). Die Reliktföhrenwälder der Alpen. *Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz* 21 : 1-190, 6 pl. et 2 cartes h.-t.

SCHWANITZ, F. — (1952). Einige kritische Bemerkungen zur Methode der Bestimmung der Polyploidie durch Messung der Pollen- und Spaltöffnungsgrösse. *Züchter* 22 : 273-275.

SIMONET, M. — (1934). Contribution à l'étude caryologique des *Veronica. C. R. Séances Soc. biol.* 117 : 1153-1156, 9 fig.

SLEUMER, H. — (1933). Die Pflanzenwelt des Kaiserstuhls. In « Der Kaiserstuhl, eine Naturgeschichte des Vulkangebirges am Oberrhein ». *Freiburg-in-Brisgau.*

SPINNER, H. — (1945). L'espèce collective *Veronica Teucrium* L. dans le Jura neuchâtelois. Festg. A. Ernst. *Arch. Julius Klaus-Stift.* Ergänzungsbd. zu Bd. 20 : 547-554, 5 fig.

— (1945). La phyllométrie de l'espèce collective *Veronica Teucrium* L. *Verhandl. Naturf. Ges. Basel* 56 : 179-186, 3 fig.

STROH, G. — (1941). Die Gattung *Veronica. Beih. Bot. Centralbl.* 61 : 384-451.

THURMANN, J. — (1849). Essai de phytostatique appliquée à la chaîne du Jura et aux contrées voisines. T. 1 et 2, 444 + 373 p., 7 pl., *Berne.*

WALTER, H. — (1943). Die Vegetation Osteuropas. 2. Aufl. 180 p., 8 pl., 19 fig., 1 carte, *Berlin.*

— (1954). Einführung in die Phytologie. III, Grundlagen der Pflanzenverbreitung. II. Teil : Arealkunde (floristisch-historische Geobotanik). 245 p., 216 fig., *Stuttgart.*

WATZL, B. — (1910). *Veronica prostrata* L., *Teucrium* L. und *Austriaca* L. *Abh. d. k. k. zool.-botan. Ges. Wien* 5 (5) : 1-94, 14 pl., 1 fig.

WEGELIN, H. — (1943). Die Flora des Kantons Thurgau (multigraphié). *Frauenfeld.*

WENDELBERGER, G. — (1954). Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raums. Festschr. E. Aichinger, Bd. 1 : 573-634, *Wien.*

WETTSTEIN, R. von. — (1895). *Scrophulariaceae. In* « Die natürlichen Pflanzenfamilien » von A. ENGLER und K. PRANTL. IV. Teil, 3. Abt. b : 39-107, 243 fig., *Leipzig.*

— (1898). Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. 64 p., 4 fig., 7 cartes, *Jena.*

WULFF, E. — (1909). Über Pollensterilität bei *Potentilla. Österr. Bot. Zeitschr.* 59 : 384, 415.

— (1915). Krymsko-kavkazkie vidy r. *Veronica* i znatchenie ikh dlia istorii flory Kavkaza. (Les espèces taurico-caucasiques du genre *Veronica* et leur signification pour l'histoire de la flore du Caucase.) (En russe.) *Troud. Tiflis. botan. Sada (Trav. jard. bot. Tiflis)* 15 : 1-180, 12 cartes.

ZANGHERI, P. — (1954). La vegetazione della Romagna. Festschr. E. Aichinger. Bd. 1 : 354-394, 6 fig., *Wien.*

ZOLLER, H. — (1947). Studien an *Bromus erectus*-Trockenrasengesellschaften in der Nordwestschweiz, speziell im Blauengebiet. *Ber. geobot. Inst. Rübel f. d. Jahr* 1946 : 51-81, 3 fig.

— (1954*a*). Die Arten der *Bromus erectus* - Wiesen des Schweizer Juras. *Veröff. geobot. Inst. Rübel* 28 : 1-283, 32 fig.

— (1954*b*). Die Typen der *Bromus erectus* - Wiesen des Schweizer Juras. *Beitr. geobot. Landesaufn. d. Schweiz* 33 : 1-309, 22 fig., 25 tabl.

Remarque. — Afin de ne pas allonger cette bibliographie, nous n'y avons pas mentionné une série de travaux ou de documents consultés, à savoir :

a) Des grandes flores connues (HEGI, BONNIER, ROUY et FOUCAULD, HAYEK, etc.), ainsi que celles de régions, provinces ou pays énumérés dans les sixième et septième parties.

b) Les ouvrages et cartes géologiques ou climatologiques.