

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 59 (1949)

Artikel: Contribution à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées

Autor: Favarger, Claude

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-571125>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 21.02.2026

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

Contribution à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées

I

Par Claude Favarger

(Institut de botanique, Université de Neuchâtel)

Manuscrit reçu le 1^{er} mars 1949

Introduction

En nous occupant de la cytologie du genre *Gentiana*, nous tentons de réaliser un projet formé au temps de nos études, puis plus ou moins oublié par la suite. Nous fûmes encouragé à le reprendre en 1947 par notre maître et ami, Monsieur le professeur G. Mangenot, auquel nous exprimons ici notre vive reconnaissance. Ce travail s'intègre tout naturellement dans nos préoccupations puisque depuis deux ans notre laboratoire s'est voué à l'étude caryologique des orophytes.

Les nombres chromosomiques des gentianes sont encore très mal connus et jusqu'au travail de Miss C.-L. Rork (13), seules quelques numérations, pour la plupart approximatives, avaient été publiées. Dans une thèse dont, à notre connaissance, seul le résumé a paru, Miss C.-L. Rork a fait connaître en 1946 une vingtaine de nombres nouveaux concernant pour la plupart des espèces américaines. Quelques espèces asiatiques ont été étudiées en outre par Sokolovska ja et Strelkova (16). Cependant le plus grand nombre de nos espèces n'a pas fait l'objet de recherches caryologiques. Le sujet est particulièrement intéressant pour les raisons suivantes:

- 1^o Les gentianes d'Europe centrale sont en majorité liées à la chaîne des Alpes. Les unes ont une distribution étendue, d'autres, très localisées, ont une origine certainement très ancienne (Hegi, vol. 5, Pars. 3, p. 1984). Leur étude caryologique est appelée à jeter des lumières non seulement sur la phylogénie du genre, mais aussi sur le problème plus général de l'origine et des migrations des orophytes.
- 2^o Le genre *G.* paraît s'être diversifié depuis fort longtemps, car les différents groupes d'espèces forment des ensembles aux caractères bien tranchés. Il est dès lors important de voir si les données caryologiques confirment les divisions établies par les systématiciens sur la base de la morphologie. L'idéal serait de grouper dans une section les rameaux d'un même phylum, les différents phylums

paraissant avoir divergé à une époque lointaine. Comme exemple de caractère variant d'une section à l'autre, on pourrait citer la forme des graines. Aplaties et ailées dans la section *Coelanthe*, les graines sont étroitement elliptiques, lisses et sans ailes dans la section *Aptera*, ovoïdes et fortement ridées dans la section *Thylacites*, sphériques et lisses dans le groupe du *G. campestris*, etc. Un autre caractère, biologique cette fois, sujet à des variations de grande amplitude, est l'époque de floraison. En Suisse, on peut distinguer des espèces vernales qui épanouissent leurs fleurs très tôt après la fonte des neiges (*G. verna*, *G. acaulis L. sens. lat.*); d'autres sont estivales (espèces du groupe *Coelanthe*; *G. nivalis*, *G. tenella*), d'autres ont donné naissance à des races saisonnières comme l'a montré von Wettsstein (section *Endotricha*), dont l'une au moins fleurit en septembre; enfin, *G. ciliata* fleurit si tard que dans certaines de ses stations jurassiennes, ses graines ne sont pas mûres au moment où tombent les premières neiges (par exemple au Chasseron, à fin octobre 1948).

Le chimisme des gentianes est lui aussi susceptible de varier d'un groupe à l'autre. Les recherches de Bridel (2) ont montré que le gentiopicroside qu'on trouve dans des espèces appartenant aux sections *Coelanthe*, *Pneumonanthe* et *Aptera* ainsi que dans *G. germanica* fait défaut aux *G. acaulis* sens. lat., *verna*, *campestris* et *tenella*. Par contre, *G. acaulis* sens. lat. contient un autre hétéroside baptisé par Bridel : gentiacauline. Ces recherches encore fragmentaires mériteraient d'être complétées.

Enfin, au point de vue parasitologique, il faut noter que le *Cronartium asclepiadeum* Thuem. n'a jamais été décelé que sur *Gentiana asclepiadea*. Quant au *Puccinia gentianae* Strauss, il se rencontre, il est vrai, sur la plupart des espèces, toutefois il n'a jamais été signalé sur les *G. purpurea*, *punctata*, *tenella*. Il paraît très rare sur les espèces du groupe *Cyclostigma* (il a été récolté une seule fois dans l'Oberland sur *G. verna*) et peu fréquent dans le sous-genre *Gentianella*. Par contre, il est extrêmement répandu sur *G. cruciata* et fréquent sur *G. Kochiana*. Les gentianes se montrent donc inégalement sensibles à son attaque. Certaines sont peut-être réfractaires. Des expériences précises d'infestation seraient très souhaitables et seront entreprises sous peu. Elles aboutiront peut-être à un démembrement de l'espèce *Puccinia gentianae* comme le prévoyait Fischer (9)¹.

En résumé, tout concourt à montrer que les caractères spécifiques sont bien accusés dans le genre *Gentiana*.

Le noyau quiescent des Gentianacées n'a jamais fait l'objet d'études particulières. Denniston (6), dans le noyau au repos de *G. procera*, signale l'existence de masses chromatiniques anguleuses et de taille

¹ Renseignements aimablement communiqués par M. le Dr E. Mayor.

variée réunies par des fils de « linine » qui portent eux-mêmes de petites particules de chromatine. Il n'y a pas, dit-il, de relation entre le nombre des chromosomes et celui de ces masses que sa description permet d'envisager comme des chromocentres collectifs (M^{lle} D e l a y , 1947). W o y c i c k i (22) décrit dans les noyaux du périplasmidium de *G. Fetsowi* des chromocentres très distincts et suppose qu'ils ont le caractère de prochromosomes. M^{lle} C. D e l a y (5), dans son important travail sur le noyau quiescent chez les Phanérogames, décrit dans une gentiane non déterminée « des noyaux semi-réticulés avec dix à vingt chromocentres de forme granuleuse ou irrégulière, les plus gros d'entre eux étant composés ».

Si la caryologie des gentianes a été peu étudiée jusqu'ici, c'est en raison des difficultés suivantes :

- 1^o Les graines germent en général très mal en laboratoire, comme nous avons pu nous en convaincre.
- 2^o La culture de ces plantes est assez difficile, sans doute parce que les racines sont mycorhizées (S t a h l dans S c h r ö t e r).
- 3^o La méiose de plusieurs espèces se passe extrêmement tôt, comme dans beaucoup de plantes alpines (voir chapitre II). Les fixations doivent de préférence être faites sur place, ce qui présente des difficultés pratiques.
- 4^o Nous verrons que les chromosomes de beaucoup d'espèces sont nombreux sans être très courts, ce qui complique beaucoup les numérasions.

Le présent travail a été effectué au laboratoire de Botanique de l'Université de Neuchâtel presque entièrement en 1948.

Beaucoup de fixations ont été réalisées en montagne. Nous saisissons cette occasion pour remercier cordialement M. et M^{me} F. G a y - C r o s i e r au col de la Forclaz et la famille P. G a y - B a l m a z aux Granges s/Salvan pour la compréhension qu'ils nous ont témoignée et l'aide efficace qu'ils nous ont fournie, pendant nos expéditions dans les Alpes.

Chapitre I

Nombres chromosomiques et structure du noyau de quelques espèces

Section *Coelanthe Grisebach*

1. *Gentiana lutea* L.

Matériel: Graines récoltées en 1947 aux Oeillons (Jura neuchâtelois), altitude 1025 m.

Boutons floraux récoltés en 1948 à Chaumont (Jura neuchâtelois), altitude environ 1100 m.

Le nombre d'environ 21 chromosomes à la méiose a été indiqué par S t o l t (18). W o y c i c k i (23) a compté à la diacinèse environ 17 à

18 gemini. En raison de ces divergences, nous avons apporté un soin particulier à la détermination. Une vingtaine de très bonnes plaques équatoriales nous ont donné constamment $n = 20$ (figure 1). Les chromosomes à la division hétérotypique sont de taille un peu inégale, les petits (environ 8—10) sont à peu près sphériques, les plus grands allongés, ovoïdes ou un peu triangulaires. Sur les plaques vues de profil, on distingue au moins trois bivalents en anneau à deux chiasmata. Grand diamètre des plus grands chromosomes $1,5 \mu$ à $1,7 \mu$.

Les plaques équatoriales des racines sont difficiles à étudier parce que les chromosomes y sont très serrés. On y compte environ 38 chromosomes dont la plupart en V avec plication médiane ou submédia. Une paire de chromosomes à satellites a été mise en évidence des plus nettement sur une plaque (figure 2).

Le noyau de *G. lutea*, examiné sur des coupes de racines fixées au Helly et colorées au Feulgen, est *semi-réticulé* (figure 3). Il présente le polymorphisme habituel aux noyaux de cette catégorie (M^{lle} D e l a y , 1948). La plupart d'entre eux ont un faible réseau et 20 à 30 chromocentres petits et assez compacts. Toutefois, certains noyaux ont des chromocentres plus volumineux, moins nombreux, d'apparence parfois géminée ou réticulée. Nous pensons qu'il s'agit alors de chromocentres collectifs.

2. *Gentiana purpurea* L.

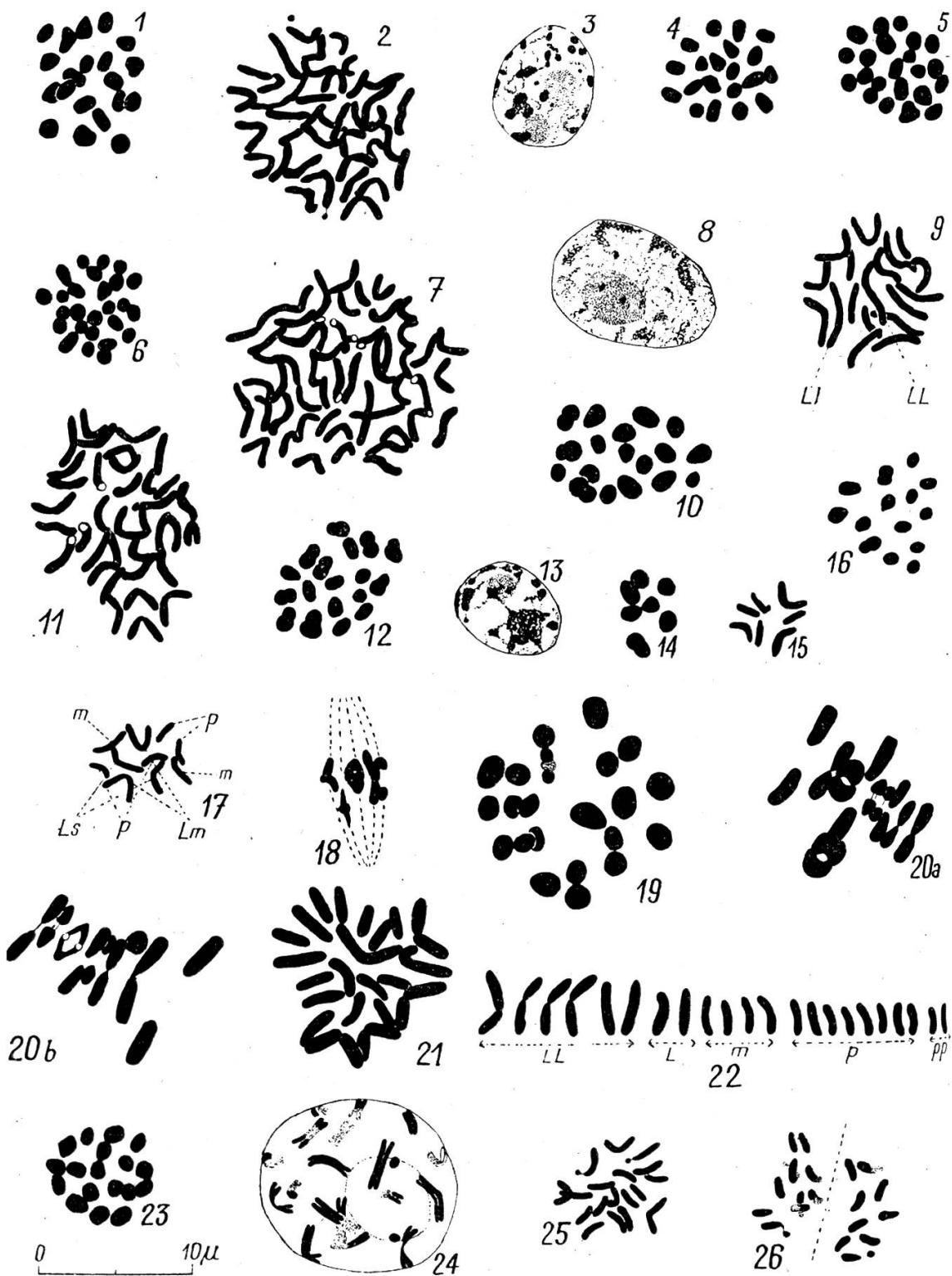
Matériel: Boutons floraux récoltés en 1948 entre 1800 et 2000 m. sur la montagne de l'Arpille.

Nombre de chromosomes inconnu.

Sur les plaques équatoriales des divisions hétérotypiques et homéotypiques on compte sans difficulté $n = 20$ (figure 4). Il y a environ huit chromosomes un peu plus petits et sphériques. Les autres sont allongés (grand diamètre $1,5$ à $1,7 \mu$). On distingue sur les plaques de profil au moins quatre bivalents à deux chiasmata. Le noyau interphasique présente la même structure que celui de *G. lutea*. Nous ne le décrirons pas.

Conclusions sur les espèces de la section *Coelanthe* Kusnezow

1^o L'étude caryologique confirme les étroites relations qui existent entre *G. lutea* et *G. purpurea* (nombre et taille des chromosomes méiotiques, structure du noyau). La suppression par K u s n e z o w de l'ancienne section *Asterias* Ren. et le rattachement de *G. lutea* (malgré certaines différences dans la morphologie florale) à la section *Coelanthe* paraissent pleinement justifiés.



2° La ressemblance des caryotypes et notamment l'identité du nombre des chromosomes permet de comprendre l'existence d'hybrides entre espèces de la section *Coelanthe*. L'étude cytologique de ceux-ci sera entreprise plus tard.

Explication des figures

Figure 1.	<i>Gentiana lutea</i>	Métaphase hétérotypique
Figure 2.	<i>Gentiana lutea</i>	Métaphase somatique (racine)
Figure 3.	<i>Gentiana lutea</i>	Noyau interphasique (racine)
Figure 4.	<i>Gentiana purpurea</i>	Métaphase hétérotypique
Figure 5.	<i>Gentiana asclepiadea</i>	Métaphase hétérotypique
Figure 6.	<i>Gentiana Crucifera</i>	Métaphase hétérotypique
Figure 7.	<i>Gentiana Crucifera</i>	Métaphase somatique (racine)
Figure 8.	<i>Gentiana Crucifera</i>	Noyau interphasique (racine)
Figure 9.	<i>Gentiana Clusii</i>	Métaphase pollinique
Figure 10.	<i>Gentiana Kochiana</i>	Métaphase hétérotypique
Figure 11.	<i>Gentiana Kochiana</i>	Métaphase somatique (racine)
Figure 12.	<i>Gentiana alpina</i>	Métaphase hétérotypique
Figure 13.	<i>Gentiana alpina</i>	Noyau interphasique (racine)
Figure 14.	<i>Gentiana nivalis</i>	Métaphase hétérotypique (ovule)
Figure 15.	<i>Gentiana nivalis</i>	Mitose pollinique
Figure 16.	<i>Gentiana verna</i>	Anaphase hétérotypique
Figure 17.	<i>Gentiana tenella</i>	Métaphase somatique (jeune ovule)
Figure 18.	<i>Gentiana tenella</i>	Métaphase hétérotypique (ovule)
Figure 19.	<i>Gentiana ciliata</i>	Métaphase hétérotypique (ovule)
Figure 20 a et b.	<i>Gentiana ciliata</i>	Idem, de profil
Figure 21.	<i>Gentiana ciliata</i>	Mitose pollinique
Figure 22.	<i>Gentiana ciliata</i>	Idiogramme
Figure 23.	<i>Gentiana campestris</i>	Métaphase homotypique
Figure 24.	<i>Gentiana campestris</i>	Prophase dans la microspore
Figure 25.	<i>Gentiana campestris</i>	Métaphase dans la microspore
Figure 26.	<i>Gentiana campestris</i>	Anaphase dans la microspore

3^o Le nombre $n = 20$ parle en faveur d'une polyplioïdie. Comme il nous a été possible de mettre en évidence dans une autre espèce de gentiane le nombre $n = 5$, il s'ensuit que *G. lutea* et *G. purpurea* peuvent être considérés comme octoploïdes.

4^o A la lumière de ces faits, la présence d'une seule paire de satellites dans *G. lutea* (du Jura), si elle se confirme (et nous entreprendrons prochainement des vérifications sur un matériel plus étendu) présente un intérêt considérable. Elle paraît prouver que le caryotype de cette espèce s'est modifié au cours des temps, puisque la présence de deux satellites à la mitose (au lieu de huit qu'on attendrait) est certainement postérieure à la polyplioïdisation (à moins que les satellites de six chromosomes aient disparu au cours des temps, ce qui n'est pas exclu). Ceci parle en faveur d'une polyplioïdie très ancienne dans *G. lutea* (voir cependant p. 81).

Section *Pneumonanthe* Neck.

3. *Gentiana asclepiadea* L.

Matériel: Graines du Jardin botanique de l'Université de Neuchâtel.

Boutons floraux récoltés en 1948 dans le vallon du Jorat sur St-Maurice (altitude 1700 m.).

Le nombre $n =$ environ 16 a été indiqué par W o y c i c k y en 1932 (21). Numérations faites à la diacénèse. Miss R o r k (loc. cit.) a compté $2n = 44$. Sur des métaphases hétérotypiques, nous avons compté sans difficulté $n = 22$. Les chromosomes sont pour la plupart sphériques (figure 5). Environ six à huit d'entre eux sont plus grands, allongés et paraissant formés de deux parties (grand diamètre $1,6 \mu$). La structure du noyau est la même que dans les espèces précédentes.

Conclusion: Nos observations confirment le nombre trouvé par Miss R o r k. Elles infirment celui donné par W o y c i c k y. Il convient d'observer que ce savant n'avait pas particulièrement en vue la détermination du nombre chromosomique et qu'une numération exacte à la diacénèse, lorsque le nombre dépasse la dizaine, est toujours très difficile.

Section *Aptera* Kusnez.

4. *Gentiana Crucifera* L.

Matériel: Graines et boutons floraux du Jardin botanique de l'Université de Neuchâtel.

Miss R o r k a compté dans cette espèce $2n = 52$.

A la métaphase hétérotypique, il y a 26 chromosomes. Ceux-ci sont comme dans les espèces précédentes de taille inégale. On peut distinguer trois tailles différentes, mais étant donné le nombre élevé des chromosomes qui sont très rapprochés, il est difficile de dire combien d'éléments il y a dans chaque catégorie. On peut affirmer cependant que la taille la plus grande comprend deux chromosomes allongés (figure 6) dont le grand axe mesure environ $1,7 \mu$. Sur une plaque équatoriale somatique (dans la racine) nous avons compté $2n = 51-52$ chromosomes. Ceux-ci sont (figure 7) semblables à ceux du *G. lutea*. Entre les plus grands qui mesurent environ 4μ et les plus petits (2μ), il semble bien que l'on ait toutes les tailles intermédiaires.

La structure du noyau, examinée surtout sur des coupes longitudinales de racines fixées au Helly et colorées au Feulgen, diffère quelque peu de celle des espèces précédentes. Le réseau, plus développé, est aussi plus chromatique, d'où il résulte que les chromocentres sont en général moins distincts. Dans d'autres noyaux, les chromocentres se voient mieux, mais ils sont moins compacts que dans les gentianes étudiées jusqu'ici et ont un aspect plus ou moins nettement réticulé qui vient sans doute d'un degré plus poussé de despiralisation et de catachromase (figure 8). Beaucoup d'entre eux paraissent collectifs et deux noyaux en

début d'interphase ont souvent une polarité chromatique bien visible. Nous pensons qu'un tel noyau, tout en se rattachant encore au type semi-réticulé tend vers le type réticulé.

Section *Thylacites Ren.*

Le nombre $2n = 36$ a été donné par Miss C. R o r k pour *G. acaulis L.* (quelle espèce?)

5. *Gentiana Clusii* Perr. et Song.

Matériel: Boutons floraux récoltés le 25 septembre 1948 (voir chap. II) sur les rochers du Chasseron (altitude environ 1580 m.).

Graines récoltées au Chasseron en 1947.

Les boutons fixés trop tard au printemps ne nous ayant pas permis de compter les chromosomes, nous avons refait des fixations parmi les quelques pieds qui refleurissent en automne.

Nous n'avons pu étudier la méiose qui était déjà achevée, mais en revanche, les mitoses polliniques nous ont donné d'excellents résultats. Le nombre haploïde est $n = 18$. La taille des chromosomes varie de $2,5 \mu$ pour les plus petits à $4,3 \mu$ pour les plus grands LL (figure 9). Par leur longueur, ces éléments se rapprochent donc de ceux des espèces précédentes.

6. *Gentiana Kochiana* Perr. et Song.

Matériel: Boutons récoltés en avril 1948 sur les pelouses culminales du Chasseron (altitude environ 1600 m.).

Graines: récoltées en 1947 dans le Nardetum des pelouses culminales du Creux-du-Van (altitude environ 1450 m.).

Bien que le nombre des plaques équatoriales convenables ne fût pas très élevé dans notre matériel, nous avons pu cependant compter avec certitude $n = 18$ chromosomes à la métaphase hétérotypique. Les chromosomes présentent de nouveau des tailles différentes. Les plus petits (6 à 9) sont sphériques (diamètre 1μ). Les plus grands sont allongés et paraissent formés de deux parties (grand axe environ 2μ) (figure 10). Les rares plaques somatiques des racines se prêtant à une étude des chromosomes nous ont donné $2n =$ environ 36. Les différences de taille sont difficiles à apprécier avec précision (figure 11), mais l'ordre de grandeur est le même que dans *G. Clusii*.

7. *G. Alpina* Vill.

Matériel: Boutons récoltés en juillet 1948, en dessous du col d'Emaney (versant de Salanfe), à 2200 m.

Graines récoltées en 1947 au col d'Emaney (pelouse recouvrant les gneiss du Luisin), 2430 m.

Une dizaine de très bonnes plaques hétérotypiques et homéotypiques ont donné constamment $n = 18$ (figure 12). Les chromosomes ont des

tailles différentes allant de $1\ \mu$ (éléments à peu près sphériques) à $2\ \mu$ (grand axe des éléments les plus grands, qui sont allongés et paraissent formés pour la plupart de deux parties).

La structure du noyau au repos, examinée sur des préparations de racines (Helly-Feulgen), ressemble beaucoup à celle des *G. lutea*, *purpurea* et *asclepiadea*. Il faut noter toutefois une plus forte tendance à la constitution de gros amas chromatiques (chromocentres collectifs, figure 13).

Conclusion sur les espèces de la section *Thylacites* Ren.

Nos numérasions confirment celle de Miss Rork effectuée sur *G. acaulis* L. sens. lat., mais elles apportent des précisions supplémentaires. En effet, nous avons pu étudier, sur du matériel récolté dans la nature, trois espèces appartenant à l'espèce collective de Linne. Ces espèces sont, comme l'a démontré Jakowitz (11) des espèces vicariantes. Chacune a une distribution géographique bien définie et les exigences écologiques des *G. Clusii* et *Kochiana* sont fort différentes comme nous l'avons souvent observé nous-même. Or, il est extrêmement intéressant que des espèces vicariantes aient le même caryotype, ainsi qu'il ressort de notre étude. On en peut déduire que la différenciation de ces espèces est relativement récente, puisque dans le genre *Gentiana*, des espèces plus éloignées les unes des autres et appartenant à des sections différentes ont des nombres chromosomiques différents. Ceci vient à l'appui de la conception de R. von Wettstein (20), suivant laquelle des espèces qui s'excluent mutuellement de leurs aires géographiques sont parmi les plus récentes.

A un autre point de vue, on peut penser que les espèces de la section *Thylacites* que nous avons étudiées diffèrent entre elles par des mutations factorielles, à moins que ce soit par des caractères du cytoplasme. Seule l'étude expérimentale des hybrides peut permettre de trancher ce dernier point. Ajoutons à ce propos qu'un hybride *G. Clusii* \times *Kochiana* a été signalé, tandis qu'on ne connaît pas d'hybrides entre espèces du groupe *Thylacites* et espèces des autres sections (différence de nombre chromosomique !).

Section *Cyclostigma* Griseb.

8. *Gentiana nivalis* L.

Matériel: Boutons floraux récoltés en août 1948 sur le plateau de Salanfe (altitude 1900 m.).

Nombre chromosomique inconnu.

Cette espèce est très difficile à fixer au bon moment. De taille réduite, elle passe généralement inaperçue avant la floraison. Les boutons récoltés étaient trop avancés pour l'étude de la méiose dans les

anthères. En revanche, les mitoses polliniques et la méiose dans les ovules ont pu être étudiées.

A la division hétérotypique, dans la cellule mère des mégaspores, on peut compter nettement $n = 7$ chromosomes, dont deux allongés à grand axe mesurant environ 2μ (figure 14). Toutefois, cette taille n'est pas immédiatement comparable à celle des chromosomes méiotiques des autres espèces, car, dans les ovules, les chromosomes sont toujours plus volumineux. Dans les microspores et dans la mégaspore, lors de la première division du noyau du sac embryonnaire, il y a 7 chromosomes, dont 2 plus grands en forme de V. La longueur du plus grand élément atteint 4 microns, celle du plus petit en bâtonnet est de 2μ (figure 15).

Conclusion: *G. nivalis* est un des rares *Thérophytes* de l'étage alpin. Cette espèce est diploïde et son nombre chromosomique est plus bas que celui de toutes les espèces vivaces envisagées jusqu'ici.

9. *Gentiana verna* L.

Matériel: Boutons floraux récoltés en avril 1948

- a) sur les pelouses culminales du Creux-du-Van (altitude environ 1400 m.),
- b) dans le pâturage des Preisettes sur Fleurier (altitude environ 1200 m.).

Nombre chromosomique inconnu.

Des numérasions ont été faites sur des plaques hétérotypiques et homéotypiques du matériel a) et du matériel b). Elles ont donné constamment $n = 14$ (figure 16). Il y a environ 4 chromosomes allongés (grand axe $1,7 \mu$), 2 chromosomes un peu plus petits et 8 éléments à peu près sphériques (diamètre 1μ). Sur les métaphases de profil, on aperçoit au moins deux bivalents en anneau à deux chiasmata.

La structure du noyau des *G. verna* et *nivalis* n'a pu être étudiée sur du matériel de racines, mais uniquement sur des coupes de boutons floraux fixés au Nawaschin¹, colorées par la méthode de Feulgen. Le noyau de la première espèce ressemble tout à fait à celui du *G. purpurea*. Celui du *G. nivalis* est également semi-réticulé. Dans les régions méristématiques, la plupart des noyaux ont un très faible réseau et une douzaine de chromocentres compacts et assez gros. Le nombre des chromocentres est donc ici très voisin de celui des chromosomes.

Conclusions sur les espèces de la section *Cyclostigma*

1. Le nombre de base $x = 7$ paraît caractériser cette section et en souligner l'unité systématique.

¹ Formule utilisée à Lund (cf. *Hereditas* XVII, 1932/33).

2. Il est intéressant que *G. nivalis*, espèce annuelle, soit diploïde, tandis que *G. verna*, vivace, est tétraploïde. Si l'évolution s'est faite dans le sens d'une augmentation du nombre des chromosomes (et le contraire paraît bien peu probable), les espèces pérennantes seraient dans cette section dérivées d'espèces annuelles.
3. *G. nivalis* est une espèce arctico-alpine qui monte plus haut vers le nord que *G. verna* dont l'aire de distribution s'étend davantage vers l'est (Mongolie-Sibérie orientale). En revanche, *G. nivalis* est répandue dans la partie arctique de l'Amérique du Nord. Toute conclusion apparaît prématurée tant que les autres espèces de la section n'auront pas été étudiées. Constatons cependant que l'espèce annuelle à nombre chromosomique bas s'avance le plus loin vers le Nord.

Section *Comastoma* Wettstein

10. *Gentiana tenella* Rottb.

Matériel: Quelques boutons floraux récoltés en août 1948 sur l'arête schisteuse des Pointes-à-Boillon, au-dessus du col d'Emaney (altitude environ 2500 m.).

Nombre de chromosomes inconnu.

Cette espèce est encore plus difficile à fixer à temps que *G. nivalis*. Les 4 à 5 boutons que nous avons récoltés étaient trop avancés pour l'étude de la microsporogénèse. En revanche, grâce au fait que le nombre chromosomique est très bas, plusieurs plaques somatiques dans les jeunes ovules et dans la paroi de l'ovaire nous ont permis de compter en toute sûreté $2n = 10$. On peut même établir l'idiogramme: 1 paire de grands chromosomes à courbure médiane Lm (figure 17), 1 paire de grands chromosomes à courbure submédiane (Ls), 1 paire de chromosomes moyens (m), 2 paires de petits faiblement arqués (p).

La longueur de ces éléments va de $2\ \mu$ (p) à environ $4\ \mu$ (Lm). Ce nombre est confirmé par la présence d'une plaque équatoriale hétérotypique vue de profil dans un ovule (figure 18).

La structure du noyau ressemble à celle du *G. nivalis*: noyau semi-réticulé à très faible réseau portant environ 10 chromocentres sphériques. Parfois, certains chromocentres s'unissent en chromocentres collectifs plus volumineux.

Conclusion: Cette espèce annuelle, arctico-alpine, possédant une aire de distribution très vaste, est diploïde et possède le nombre chromosomique le plus bas qui ait été observé dans le genre *Gentiana* et dans toute la famille des *Gentianacées*. C'est en nous basant sur ce résultat que nous avons admis plus haut que les espèces à $2n = 20$ étaient octoploïdes.

Section *Crossopetalum* Fröelich

11. *Gentiana ciliata* L.

Matériel: Boutons floraux récoltés à fin septembre 1948 sur l'arête et au pied de la paroi nord du Chasseron (altitude 1600 et 1500 m.)¹.

Trop avancés pour l'étude de la microsporogénèse, ces boutons nous ont permis d'étudier la méiose dans la cellule mère des mégaspores et nous ont fourni de nombreuses et admirables mitoses polliniques.

Sur les plaques équatoriales de la division hétérotypique, on compte facilement $n = 22$ chromosomes (figure 19), dont deux éléments plus grands que tous les autres et ellipsoïdaux ($3 \times 2 \mu$). Il y a en outre quatre chromosomes un peu moins grands et ovoïdes. Les autres sont à peu près sphériques (diamètre des plus petits: $1,5 \mu$). Un bivalent se distingue par son allure tripartite. C'est sans doute que le chiasma n'est pas « terminalisé » (D a r l i n g t o n , 1937).

Sur des métaphases hétérotypiques de profil, on distingue deux grands bivalents en anneau à deux chiasmata. Ce sont eux, sans doute, qui, en vue polaire, apparaissent sous forme de deux grosses ellipses. Quatre autres bivalents se signalent par leur taille élevée mais n'ont qu'un chiasma. La figure 20 reproduit une de ces métaphases où 20 bivalents sont visibles, répartis sur deux coupes successives.

Nous avons pu étudier et dessiner une quinzaine de plaques équatoriales de mitoses polliniques (figure 21). Elles nous ont permis d'établir l'idiogramme reproduit sur la figure 22.

Les chromosomes, dans l'ensemble, sont plus grands que ceux de toutes les espèces précédentes. La longueur des plus petits varie entre 2 et $2,5 \mu$, celle des plus grands entre $5,3$ et $6,3 \mu$. La formule chromosomique du *G. ciliata* est d'après l'idiogramme:

$$N = 6 LL + 2 L + 4 m + 8 p + 2 pp$$

Parmi les chromosomes les plus grands LL, il y a une paire à constrictions nette et submédiane, une paire à constrictions nette aussi, mais médiane, et une paire dont la constrictions est très peu visible et probablement subterminale.

La structure du noyau quiescent n'a pu être étudiée sur des coupes de racines, mais seulement sur des boutons fixés au Nawaschin et colorés au Feulgen. A première vue, le noyau diffère de celui des autres gentianes par sa chromaticité beaucoup plus élevée et l'absence de chromocentres nets. Lorsqu'on examine les choses de près, on se rend compte que le réseau très chromophile n'est pas en général réparti uniformément.

¹ Dans ces stations, le type et la variété *multiflora* Gaudin croissent ensemble. Nous ne les avons pas fixés séparément.

ment, mais qu'il existe le plus souvent des plages moins chromophiles. Tôt après la télophase, les noyaux frères ont une polarité chromatique bien visible. Il s'agit donc de noyaux à calotte (« Kappenkerne »). Dans la région proximale, on observe des empâtements de chromatine, causés sans doute par des reliquats de substance matricielle. Pendant l'interphase, il arrive que le réseau occupe tout l'espace nucléaire, mais le plus souvent, il subsiste de grandes plages réticulées beaucoup plus chromatiques qui ont la valeur de chromocentres collectifs mais d'aspect très réticulé.

Le noyau du *G. ciliata* est donc un *noyau réticulé à chromocentres collectifs*, et dans la classification de M^{lle} D e l a y (loc. cit.) il se place au voisinage de celui d'*Hordeum*.

Conclusions sur *G. ciliata*

1. Si le nombre chromosomique de *G. ciliata* ($n = 22$) rapproche cette espèce de *G. asclepiadea*, la taille des chromosomes et la structure du noyau l'en éloignent et l'éloignent en même temps de toutes les espèces étudiées jusqu'ici.
2. La polyplioïdie de cette espèce est non seulement suggérée par son nombre haploïde élevé, mais par le fait que dans l'idiogramme chaque type de chromosome se trouve au moins en double exemplaire. Ce fait équivaut à notre avis à une véritable démonstration de tétraploïdie.
3. L'existence, dans une espèce du genre G., d'un noyau réticulé à polarité chromatique, alors que toutes les autres espèces ont un noyau semi-réticulé, à chromocentres souvent simples et parfois collectifs, confirme entièrement la place donnée par M^{lle} D e l a y aux noyaux à calotte et leur rôle d'intermédiaires entre les noyaux euréticulés et semi-réticulés. Elle apporte d'autre part une confirmation nouvelle au parallélisme étroit qui existe entre la taille des chromosomes et la structure du noyau quiescent¹.

Section *Endotricha* Frölich

12. *Gentiana campestris* L. subsp. *campestris* L.

Matériel: boutons floraux récoltés

- a) le 4 août 1948 sur les pelouses culminales du Creux-du-Van (altitude 1400 m.) et dans les pâturages de la vallée des Ponts à l'ouest de Combe-Varin (altitude env. 1020 m., Jura neuchâtelois);

¹ Nous avons décrit un noyau très semblable dans *Cucubalus baccifer*. Or, les chromosomes de cette espèce, mesurés dans les racines, sont du même ordre de grandeur que ceux du *G. ciliata*.

- b) le 7 août 1948 à Van-d'en-Haut (altitude 1400 m.) et au fond du val d'Emaney (altitude 1950 m., Alpes valaisannes);
 - c) le 25 septembre 1948 dans les pâtures du Chasseron, au-dessus de Ste-Croix (altitude env. 1200 m., Jura vaudois).
- Nombre chromosomique inconnu.

Seul le matériel valaisan *b*) n'était pas trop avancé pour l'étude de la méiose. Nous n'avons trouvé cependant que des métaphases homotypiques. Celles-ci nous ont permis de compter $n = 18$ (figure 23). La taille des chromosomes n'est pas directement comparable à celle trouvée dans les autres espèces, puisque nos mesures concernaient toujours la division hétérotypique. Il n'est pas non plus possible de préciser d'après nos préparations s'il y a des différences de taille entre chromosomes d'une même plaque. Le matériel *c*) nous a fourni de belles mitoses polliniques. A la métaphase, on compte sans peine $n = 18$. La taille des chromosomes va de $1,7 \mu$ pour le plus petit à $3,3 \mu$ pour le plus long. *Deux chromosomes sont pourvus d'un satellite* (figure 25). Les deux satellites ne sont évidemment pas visibles sur toutes les plaques. Sur plusieurs d'entre elles, on n'en voit qu'un ou même point du tout. Mais ceci n'est pas surprenant. Les satellites d'*Allium Cepa* ne sont pas non plus visibles sur toutes les plaques et il faut, dans *G. campestris*, des conditions exceptionnelles pour que les 18 chromosomes et leurs deux satellites soient exactement dans un plan et ne se recouvrent pas. Bien que nous ayons examiné plusieurs milliers de mitoses polliniques, nous n'avons pas trouvé d'autre plaque où les deux satellites se détachent avec une netteté parfaite. En revanche, sur deux prophases, nous avons pu discerner les 18 chromosomes et en outre, *deux corpuscules chromatiques* (Feulgen-positifs) paraissant accolés au nucléole. Une de ces prophases est reproduite sur la figure 24 où l'on remarque le clivage très apparent des chromosomes. Enfin, la figure 26 reproduit une anaphase où l'on distingue fort bien un élément à satellite dans chaque groupe de chromosomes fils. Le second n'apparaît pas, ce qui n'est pas surprenant, puisque tous les chromosomes ne sont pas visibles.

Dans le matériel *b*), une métaphase pollinique nous a permis de compter $n = 18$. Un chromosome à satellite était visible.

Le noyau du *G. campestris* est semi-réticulé et ressemble beaucoup à celui des *G. purpurea*, *lutea* et *asclepiadea*.

Conclusion sur G. campestris L.

1. Le nombre chromosomique du *G. campestris*, déterminé sur 3 matériaux différents, provenant des Alpes et du Jura est $n = 18$.
2. Ce nombre élevé suggère la tétraploïdie. Cette hypothèse est rendue beaucoup plus vraisemblable par la présence dans le stock

haploïde de deux chromosomes à satellites. Nous admettrons donc que le nombre $2n = 36$, lorsqu'il se rencontre (par exemple dans la section *Thylacites*), est un nombre polyploïde bien que l'on ne connaissance jusqu'ici aucune espèce de *G.* où $n = 9$.

Chapitre II

L'époque de la méiose dans quelques espèces de *Gentiana*

Lorsque le 20 avril 1948, nous voulûmes fixer des boutons de gentianes, au sommet du Creux-du-Van (1400 m.), nous fûmes étonné de voir que ceux des *G. verna* et *Kochiana*, dans le pâturage du Soliat étaient pour la plupart trop avancés. *G. Clusii*, sur les rochers, était encore plus développé et plusieurs pieds avaient déjà des fleurs. Le 22 avril, sur les pentes du Chasseron, il y avait encore de grandes plaques de neige. Sur le sol du pâturage, détrempe et brun, de nombreux boutons de *G. Kochiana* avaient dépassé la longueur qui, d'après un examen préliminaire fait au laboratoire, correspondait à la méiose. Nous avons alors déblayé la neige sur le bord des taches et récolté des boutons qui, auparavant, étaient recouverts d'une croûte glacée. L'examen au laboratoire a montré que beaucoup d'entre eux étaient trop âgés. Parfois, des boutons plus petits semblaient favorables, mais l'intérieur et en particulier les étamines étaient abîmés et paraissaient avoir pourri. *G. verna* était également fort avancé et nous n'avons pu étudier la méiose qu'en prélevant des boutons sur une pente exposée au nord (aux Preisettes) dont la neige recouvrait la plus grande partie.

Cette extrême précocité du développement floral et le fait que celui-ci semblait se dérouler en partie sous la neige nous a surpris et nous nous sommes demandé si la méiose n'avait pas lieu en automne et si la plupart des boutons ne passaient pas l'hiver avec les microspores déjà toutes formées dans les anthères.

Pour vérifier ce point, nous sommes monté au Chasseron, le 25 septembre. *Toutes les plantes de G. Clusii sur les rochers étaient en boutons*. Deux ou trois pieds avaient même des fleurs. Mais si quelques boutons étaient assez grands pour qu'on pût escompter une floraison avant l'hiver¹, le fait paraissait exceptionnel, et dans la grande majorité des cas, leur taille était plus réduite et leurs anthères ne dépassaient pas 3,5 à 4 mm. de long, taille qui, d'après nos observations du printemps, devait à peu près correspondre au moment de la méiose.

L'étude cytologique nous a montré que dans ces anthères la méiose n'avait pas encore eu lieu. Tantôt le tissu sporogène montrait une intense activité mitotique, tantôt les noyaux des cellules mères étaient au

¹ C'est sur ce matériel qu'il nous a été possible de compter les chromosomes dans les mitoses polliniques (videte supra).

repos et offraient par leur aspect un vif contraste avec les noyaux de la paroi de l'anthère. Leur taille très élevée, leur gros nucléole, leur réseau presque dépourvu de chromocentres et d'aspect filamenteux les signalaient à l'attention. S'agissait-il d'un début de leptonéma? Nous ne le pensons pas, car les filaments étaient plus courts et plus zigzagants que d'ordinaire dans ce stade. Mais un tel aspect préméiotique est évidemment fort voisin du stade leptotène.

Pour voir si la méiose ne se produirait pas plus tard dans la saison, nous sommes retourné au Chasseron le 23 octobre et avons étendu nos observations aux *G. Kochiana* et *verna*. Les boutons du *G. Clusii* n'avaient pas grandi sensiblement depuis un mois. Dans la plupart d'entre eux, les anthères mesuraient 3 à 4 mm. de long. L'examen cytologique nous a montré un ralentissement considérable de l'activité mitotique. La presque totalité des noyaux des cellules mères étaient au repos et présentaient le même aspect qu'un mois plus tôt.

Dans le « Nardetum » où il croît de préférence, le *G. Kochiana* présentait également de nombreux boutons floraux dont les anthères avaient environ 4,5 mm. de long. L'aspect cytologique était semblable à celui de *G. Clusii*: l'activité mitotique était faible dans le tissu sporogène et les noyaux des cellules mères avaient un aspect légèrement filamenteux, annonciateur du leptonéma.

Le *G. verna*, lui, fleurit assez abondamment en automne. Mais tous les pieds qui n'étaient pas en fleur présentaient de petits boutons dont l'aspect cytologique concordait avec celui des espèces précédentes. Dans certaines anthères toutefois, nous avons observé un aspect très curieux. Les noyaux d'apparence normale présentaient de gros chromocentres sphériques dont le centre était creusé d'une cavité plus ou moins grande. Ce phénomène nous paraît semblable à celui que M^{lle} D e l a y (4) a décrit récemment dans les noyaux de l'assise pilifère de *Ricinus communis*, mais dans *G. verna*, il nous paraît dû à la cavulation des chromocentres. Sur des préparations au Feulgen, les chromocentres ressemblent (si l'on fait abstraction de la différence de teinte) aux images que l'on obtient lorsqu'on colore à l'hématoxyline des mitochondries ayant élaboré de l'amidon. Après coloration au violet de gentiane, les chromocentres offrent un ou deux granules intensément colorés en violet et résistant longtemps à la différenciation, alors que leur « masse fondamentale » a pâli.

En résumé, les *G. Clusii*, *Kochiana* et *verna* « préparent » leurs boutons dès le mois de septembre. Leurs anthères ont alors à peu près la taille qu'elles ont au printemps, quand la méiose se produit. Toutefois, aucun phénomène méiotique ne se déroule en automne et à fin octobre, les noyaux des cellules mères des microspores sont toujours au repos. Leur réseau a toutefois un aspect filamenteux qui tend vers un leptotène.

néma. Tout porte à croire que les étamines passent l'hiver dans un état prémöiotique et, qu'en avril, la méiose se déclenche d'autant plus rapidement que la croissance des anthères paraît complètement achevée en automne. Nous tenons à préciser ici qu'il ne s'agit pas d'un phénomène exceptionnel atteignant quelques individus seulement. Pour nous en assurer, nous avons compté, en octobre 1948, les boutons floraux que présentaient les touffes de *G. Clusii*. Le nombre correspond parfaitement à celui des hampes florales desséchées. Par exemple sur l'arête du Chasseron, nous avons compté sur 18 touffes de *G. Clusii*: 41 boutons floraux pour 45 hampes desséchées. Il s'agit donc de la floraison normale de 1949 qui se prépare ainsi durant l'automne de l'année précédente.

Nous discuterons la signification biologique de ce fait au paragraphe suivant.

Considérations générales

Nos études sont beaucoup trop fragmentaires encore pour permettre des conclusions de portée générale. Il s'en dégage cependant un certain nombre de faits intéressants au quadruple point de vue de la caryologie, de la caryosystématique, de la cytogeographie et de la biologie. Nous traiterons séparément ces différents points.

Caryologie. — Les *G.* fournissent un nouvel exemple de genre dont les espèces diffèrent par leur nombre de chromosomes. Non seulement il existe des espèces diploïdes et polyploïdes, mais le nombre de base x varie d'une section à l'autre. Les *G.* appartiennent donc au type *Viola* ou *Carex* de Tischbirek. Ayant donné plus haut les raisons que nous avons de considérer les nombres $2n = 36$ et $2n = 44$ comme des nombres tétraploïdes, il ressort de notre étude que les *G.* ont les nombres de base suivants:

$$x = 5, 7, 9, 11$$

Si l'on ajoute que le nombre $n = 13$ a été trouvé par Scheerer (14) dans *G. Pneumonanthe* et par Miss Rork dans dix espèces des sections *Pneumonanthe* et *Aptera*, qu'enfin *G. Crucifera* possède $n = 26$, comme l'ont montré les recherches de Miss Rork et les nôtres, on en peut déduire que les *G.* ont comme valeur de x toute la série des nombres impairs de 5 à 13. Le fait nous paraît assez curieux pour être mentionné.

La taille des chromosomes somatiques est susceptible aussi de varier d'une espèce à l'autre (*G. ciliata* par exemple a des chromosomes à la fois plus longs et plus larges que ceux des autres espèces). Dans toutes les espèces étudiées, les chromosomes d'une même plaque équatoriale montrent des différences de taille allant du simple au double. Entre ces deux extrêmes, on observe tous les intermédiaires. Il s'agit sans doute d'un fait très général dont nous avons donné des exemples dans un travail antérieur (8).

Jusqu'ici nous n'avons observé de satellites que dans les *G. lutea* et *campestris*. Dans certaines espèces (*G. ciliata*, *tenella* et *Clusii*), nous croyons pouvoir affirmer qu'il n'y en a pas, sur la base de nombreuses plaques équatoriales, mais nous ne pouvons étendre cette conclusion négative aux *G.* dont nous n'avons pu observer que quelques métaphases somatiques.

A la méiose, les chromosomes d'un même stock présentent des différences de taille sensibles et allant à peu près du simple au double. Ces différences sont dues en partie au fait que certains chromosomes ont deux chiasmata et d'autres un seul, comme le révèlent les métaphases de profil. Elles peuvent être conditionnées aussi par le genre d'insertion. Les chromosomes, paraissant formés de deux parties (en vue polaire), sont sans doute ceux qui ont une insertion médiane ou submédiane (cf. *Darlington*, 1937).

La structure du noyau quiescent n'est pas la même dans toutes les espèces de *G.* Mais les noyaux *semi-réticulés à chromocentres simples ou collectifs* sont de beaucoup les plus fréquents (11 sur 12 espèces examinées). Dans ces onze espèces, il existe des variations de faible amplitude, portant sur la densité du réseau ou la tendance à former des chromocentres collectifs. Par contre, *G. ciliata* possède un type nucléaire différent, *réticulé à polarité chromatique*. Notre étude fournit donc un exemple nouveau de genre dont les espèces diffèrent par leur structure nucléaire. Il s'ajoute à la liste que *M^{lle} Delaix* a publiée récemment. Cette différence est d'ailleurs en rapport avec la longueur des chromosomes et, une fois de plus, il est permis de constater qu'aux noyaux semi-réticulés à chromocentres correspondent des chromosomes plus courts (et aussi moins épais) qu'aux noyaux réticulés. Notre étude apporte aussi une confirmation au point de vue soutenu par *M^{lle} Delaix*, qui place les noyaux à polarité chromatique au voisinage des noyaux semi-réticulés.

Caryosystématique. — Notre travail, dont les résultats confirment et étendent à d'autres sections ceux de *Miss Rork*, achève de prouver combien, dans le genre *G.*, les différences spécifiques sont profondes et probablement anciennes. Ainsi, les résultats cytologiques cadrent avec ceux de la morphologie et de l'anatomie. Mais cette correspondance générale ayant été mentionnée, il convient de se demander dans quelle mesure les données caryologiques correspondent aux divisions établies par les systématiciens.

L'unité des sections *Coelanthe* et *Cyclostigma* est soulignée par le fait que les espèces qui en font partie ont le même nombre de base. Il ne faut pas perdre de vue cependant que peu d'espèces ont pu être étudiées jusqu'ici (deux dans chacune de ces sections, mais il s'agit dans les deux cas d'espèces assez éloignées). Trois espèces du groupe *Thylacites* ont le même nombre de chromosomes. Il est vrai qu'il s'agit d'espèces assez rap-

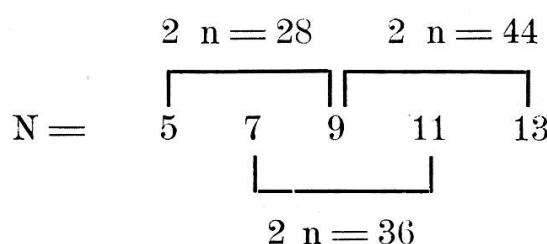
prochées les unes des autres pour que divers auteurs les considèrent comme de simples sous-espèces. La section *Pneumonanthe* paraît homogène aussi au point de vue caryologique, ainsi qu'il ressort des études de Miss Rork, de Scheerer et de Sokolovskaja et Strelkova ($n=13$ dans dix espèces). *G. asclepiadea* seule fait exception avec $n=22$. Dans la section *Aptera*, cinq espèces ont $x=13$ et une espèce $n=21$ (Miss Rork). Enfin, dans la section *Crossopetalum*, le *G. ciliata* d'Europe avec $n=22$ diffère par son nombre de base du *G. crinita* d'Amérique ($n=39$, Miss Rork). Des investigations plus étendues seront indispensables avant qu'on puisse se prononcer sur la valeur phylogénétique des sections admises jusqu'ici. Certains remaniements dans la classification seront peut-être nécessaires.

Au point de vue phylogénétique, il convient d'observer une grande réserve, tant que l'on ne saura pas par quel mécanisme un nombre de base peut donner naissance à un autre qui ne diffère de lui que de quelques unités. Seuls les cas de polyploïdie peuvent donner lieu à une interprétation univoque. C'est ainsi que dans la section *Cyclostigma*, l'espèce annuelle diploïde à petites fleurs *G. nivalis* serait plus près de l'ancêtre commun que *G. verna*, vivace, tétraploïde et à grandes fleurs.

Quant à la façon dont les espèces qui diffèrent par leur nombre de base sont issues les unes des autres, elle est encore très peu claire. Constatons cependant que les deux sous-genres *Eugentiana* et *Gentianella* paraissent avoir évolué parallèlement, puisqu'on y trouve les mêmes nombres de base, à savoir 5, 9 et 11.

Peut-être ces deux sous-genres ont-ils un ancêtre commun à $n=5$ et l'évolution du caryotype s'est-elle faite indépendamment, mais de la même façon, dans les deux troncs.

A partir du nombre diploïde 10, on peut avoir aussi bien 9 par une fusion de deux chromosomes que 11 par une fragmentation, phénomènes suivis aussitôt de polyploïdisation. Le nombre 13 dérive peut-être de la même façon de $x=7$. Mais on peut aussi songer à une allopolypliodie. Ainsi, par croisement entre une espèce à 5 et une espèce à 9 suivie de polyploïdisation, on aurait une espèce à 28 chromosomes, etc.



Mais si ces processus rendent compte de la présence d'espèces à $2n=28$, 36 ou 44, ils n'expliquent pas l'origine des formes à $2n=14$, 18 et 22. Or *G. verna* a précisément $2n=14$. Quant aux nombres

haploïdes 18 et 22, nous avons indiqué plus haut les raisons que nous avons de les considérer comme dus à une autotétraploïdie ou tout au plus au croisement d'espèces à caryotypes très voisins (présence de deux satellites dans le stock haploïde de *G. campestris*, idiogramme de *G. ciliata*).

En outre, dans le genre voisin *Swertia*, une espèce possède $n = 9$ (Sakai dans Miss Rork). On voit que, pour le moment, nous tournons dans un cercle vicieux et qu'il est impossible de dire si les espèces à nombre de base différent sont nées par aneuploïdie ou par allopolyplioïdie. L'autopolyploïdie n'est certainement pas exclue et paraît avoir joué un rôle dans la section *Coelanthe*¹.

Quoi qu'il en soit, il paraît légitime de considérer comme primitives les espèces dont le nombre x est le plus bas ($x = 5$). Si ce n'était pas le cas, il faudrait supposer que les espèces à nombres de base différents sont issues à la même époque d'ancêtres différents (polyphylétisme), ce qui n'est pas complètement exclu, mais recule singulièrement la solution du problème et le rend presque insoluble.

Or le nombre $x = 5$ se rencontre à la fois dans le groupe *Coelanthe*, considéré en général comme très ancien (on songe particulièrement au *G. lutea* avec sa corolle à peine gamopétale) et dans *G. tenella*. La position systématique de cette dernière espèce est discutée. Von Wettstein (19) a donné de sérieuses raisons pour placer cette petite espèce très près de *Pleurogyne*, et par conséquent de *Swertia*. Le genre *Swertia* paraît à bien des égards plus primitif que le genre *G.* Il y a là sans doute plus qu'une coïncidence.

Cytogéographie. — Notre travail a porté sur un matériel beaucoup trop réduit pour permettre d'établir une relation entre la distribution géographique et le nombre des chromosomes. Deux faits cependant méritent d'être soulignés.

1. Plus du 80 % des espèces étudiées (10 sur 12) doivent être considérées comme polyploïdes. Miss Rork, sur du matériel en grande partie américain, avait trouvé le chiffre de 53 %. Nos résultats contrastent vivement avec les observations de Sokolovskaia et Strelkova, étudiant les végétaux des hautes montagnes du Pamir et de l'Altaï, n'ont observé que des *G.* diploïdes ($n = 13$; trois espèces seulement). Pour expliquer ce fait à la lumière de la théorie d'Herup-Tischleir, les auteurs russes (16) supposent que les espèces qui sont nées avant ou pendant la formation des montagnes, se sont adaptées progressivement aux nouvelles conditions du milieu et cela sans avoir besoin de la polyploïdie.

¹ Toutefois, on peut aussi supposer que $2n = 40$ dans la section *Coelanthe* vient d'une allopolyplioïdie entre une espèce à 9 et une espèce à 11. La présence de 2 satellites dans *G. lutea* s'éclaircirait peut-être ainsi.

Mais, parmi les espèces polyploïdes de *G.* propres aux montagnes d'Europe, se trouvent les plus primitives (groupe *Coelanthe*) et la plupart des auteurs (von Wettsstein et Jakowatz, par exemple) admettent que des espèces des groupes *Thylacites*, *Cyclostigma* et *Endotricha* figuraient dans la flore tertiaire d'Europe. Il est plus probable que l'on se trouve ici en face d'une sensibilité différente aux causes provoquant la polyploïdie, comme l'admettent d'ailleurs Sokolovskaja et Strelkova à titre d'hypothèse accessoire.

2. Remarquons à ce propos que les deux seules espèces diploïdes que nous ayons trouvées possèdent une aire de distribution très vaste dans le Nord et dans les montagnes de l'Eurasie. Avant de conclure à une origine alpine ou arctique des *G. nivalis* et *tenella*, il conviendrait d'étudier le matériel nordique. Quoi qu'il en soit, ces deux espèces prouvent que la réponse à des conditions climatiques plus rudes n'a pas toujours été la polyploïdie chez les *G.* Tout en restant diploïdes, certaines se sont adaptées aux conditions difficiles du climat arctique et de hautes montagnes en réduisant leurs organes végétatifs à l'extrême, en sorte que tout le cycle de ces *Thérophytes* peut s'accomplir vraisemblablement en deux mois. Il est suggestif de relever à ce propos que la polyploïdie, entraînant une division cellulaire plus lente, ne serait pas favorable à l'accomplissement d'un pareil tour de force.

Biologie. — Les observations rapportées au chapitre II suggèrent quelques réflexions et tout d'abord on peut admirer la très remarquable adaptation des *G. vernalis* (*G. Clusii*, *Kochiana* et *verna*) à une floraison précoce. *Non seulement les boutons floraux sont ébauchés dès le mois de septembre, mais la préparation des anthères paraît complètement achevée à fin octobre, au point que les noyaux des cellules mères des microspores ont un aspect préméiotique incontestable.* Aussi, avant même que la neige soit entièrement fondue, la méiose peut-elle se déclencher sans perte de temps. On comprend qu'il soit difficile au printemps d'en saisir les premiers stades. Le noisetier (et sans doute d'autres Amentifères) prépare aussi ses chatons à la fin de l'été, mais, comme nous avons pu nous en convaincre par un examen cytologique, la microsporogénèse est complètement achevée dans cette plante à fin octobre, en sorte que le noisetier peut fleurir en janvier, voire même en décembre s'il fait assez chaud. Les *G. vernalis* se conduisent donc d'une manière différente. *Nous ne croyons pas qu'un tel comportement ait jamais été signalé. Il présente un grand intérêt biologique.*

En effet, il faut constater que la préparation des boutons floraux tôt après la maturation des graines impose à la plante un gros effort physiologique. Il serait intéressant de rechercher si les boutons appa-

raissent sur les rejets des plantes mêmes qui ont fleuri dans l'année. Comme *G. Clusii* croît en touffes serrées, il est difficile de distinguer les uns des autres les divers individus. Si nos *G. vernalis* sont capables de supporter d'avril à octobre une telle dépense de matériaux, c'est sans doute que l'assimilation se fait pendant la plus grande partie de l'année. En tout cas, les feuilles coriaces de *G. Clusii* restent vertes pendant l'hiver et cette plante croît sur des vires rocheuses où la neige ne s'accumule guère. Les trois *G.* dont il est question ici sont bien plutôt des *Chaméphytes* que des *Hémicryptophytes*, comme on l'admet parfois.

A un autre point de vue, on peut se demander pour quelle raison la méiose, si bien préparée en automne, ne se produit pas à cette saison, comme dans le noisetier par exemple. Il ne semble pas que ce soit à cause du froid. En effet, certains pieds fleurissent tout de même en octobre. Ce qui est possible pour quelques individus devrait l'être aussi pour tous ! D'autre part, en octobre, la température, à 1600 m., même pendant la nuit, n'est pas en général plus basse qu'en avril, lorsque le sol est encore partiellement recouvert de neige. Nous avons trouvé de nombreux boutons qui, sous la neige, donc à une température d'environ 0°, présentaient une évolution normale vers le 20 avril. On pourrait penser aussi à la photopériode. Mais celle-ci peut induire la formation des boutons floraux. Nous ne savons pas si elle est capable de déclencher la méiose dans des boutons préformés.

Quoi qu'il en soit, nous comprenons mieux la signification du phénomène connu dans le public sous le nom de « deuxième floraison des gentianes ». Celle-ci n'est pas en réalité une seconde floraison, mais simplement une floraison précoce, si précoce qu'elle est en avance de près de six mois sur la floraison normale. Mais il est incontestable que les pieds qui ont ainsi fleuri en automne ne présenteront pas de nouvelles fleurs au printemps.

Nous pensons plutôt que si les boutons floraux s'ébauchent en automne et que la méiose débute au 15 avril, cela tient à des causes internes, à un rythme auquel la plante est adaptée depuis des siècles, et non à l'effet de quelque facteur externe. Nous aurions ici un nouvel exemple de désaccord entre la périodicité ancestrale et le rythme saisonnier actuel. La période de végétation des *G. vernalis* ne cadre pas avec la période de végétation récemment définie pour la Suisse par Gensler (10) sur la base d'observations phénologiques et climatiques¹. Ce désaccord que nous avons mis en évidence nous paraît du même ordre que le défaut d'adaptation aux conditions climatiques actuelles dont on trouve des exemples dans les ouvrages d'Emberger (7) et de Braun-Blanquet (1). Si la méiose des *G.*, au lieu de se déclencher au printemps, se passait comme à l'ordinaire immé-

¹ A 1500 m., au nord des Alpes: début: 3 juin; fin: 2 octobre.

diatement après le développement des anthères, nous aurions le cas du colchique. Mais dans cette plante, l'ovaire infère est hypogé et la fructification peut se faire pendant l'hiver.

A regarder les choses de près, on constate que l'adaptation à une floraison vernal très précoce n'est pas aussi favorable qu'elle le paraît au premier abord. En avril, les plantes sont soumises à de grands écarts de température, surtout *G. Clusii* sur les rochers dont l'échauffement est considérable pendant la journée, alors que la nuit, la température descend au voisinage de 0°. Or, c'est à ce moment que la méiose a lieu. Est-il étonnant dès lors que les *G. vernalis* soient toutes polyploïdes? A ce propos, nous signalerons que dans les anthères du *G. alpina*, récoltées au col d'Emaney, à 2200 m., en juillet, nous avons relevé de nombreuses anomalies de la méiose. Or, pendant le mois de juillet 1948, il y avait eu des périodes de froid très prononcé et il avait fréquemment gelé au-dessus de 2000 m. Jamais la neige ne s'était attardée aussi long-temps sur les pentes du col d'Emaney. Nous ne savons pas si le *G. alpina* « prépare » également ses boutons en automne.

Nous avons considéré plus haut le comportement des *G. Clusii*, *Kochiana* et *verna* comme témoignant de la fidélité à un rythme ancestral. Ce rythme saisonnier, différent de l'actuel, ne serait-il pas celui des montagnes de la Méditerranée dont seraient originaires les sections *Thylacites* et *Cyclostigma*? La reprise de la végétation en automne et la floraison vernal précoce sont des phénomènes habituels au climat méditerranéen. Mais le « climat méditerranéen de haute montagne », comme le définit si bien E m b e r g e r , détermine un raccourcissement de la période de végétation en obligeant les plantes à un second repos dû au froid, le premier étant le repos estival causé par la sécheresse. Celui-ci d'ailleurs est beaucoup moins accentué en montagne qu'en plaine. On conçoit, dans ces conditions, que la méiose et la floraison soient renvoyées de quelques mois et que le repos estival soit raccourci d'autant. Il serait très intéressant, pour vérifier cette hypothèse, d'étudier le comportement biologique des *G.* dans les montagnes méridionales (par exemple *G. alpina*, dans la Sierra Nevada).

Une dernière conclusion qui se dégage de notre étude biologique est que la microsporogénèse une fois amorcée ne peut s'arrêter en chemin. On pourrait penser à priori que les anthères des *G. vernalis* contiennent à l'arrière-automne des tétrades polliniques, ou de jeunes microspores dont le développement s'achèverait au printemps. Mais il n'en est rien. Ou bien, les cellules mères restent dans un état pré-méiotique (la presque totalité des boutons) ou bien, si le leptotène parvient à s'organiser en automne, les phénomènes se déroulent jusqu'au bout, c'est-à-dire jusqu'aux microspores adultes et alors la plante fleurit (les quelques pieds présentant la soi-disant deuxième floraison). Les conditions du milieu sont en général impuissantes à déclencher la méiose

en octobre. Toutefois, il nous a paru que le *G. verna* était plus sensible à leur action et moins bien « immunisé » que les autres espèces contre une floraison automnale forcément onéreuse pour la plante puisque ses fruits n'arriveront pas à maturité.

Résumé

1. Les nombres chromosomiques de 12 espèces de *Gentiana* des Alpes et du Jura, appartenant à huit sections différentes, ont été déterminés. Dix d'entre eux sont nouveaux.
2. La polyplioïdie a été constatée dans dix espèces sur douze.
3. Les deux espèces diploïdes sont des Thérophytes répandus à la fois dans le Nord et les montagnes d'Europe.
4. Deux nouveaux nombres de base ($x = 5$ et $x = 7$) ont été établis pour le genre *G.* Ce sont les nombres les plus bas qui aient été trouvés dans la famille des Gentianacées.
5. Des chromosomes à satellites ont été constatés dans deux espèces.
6. Un idiogramme a été établi pour *G. tenella* et pour *G. ciliata*.
7. Dans trois espèces : *G. Clusii*, *Kochiana* et *verna*, il a été démontré que les boutons floraux se développent en automne. Les anthères sont alors entièrement constituées et les cellules mères des microspores présentent un aspect nucléaire préméiotique. Mais aucun stade de méiose proprement dite n'est visible. La méiose se déroule au premier printemps, alors que les plantes sont souvent encore recouvertes de neige.

Bibliographie

1. Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie. Berlin, 1928.
2. Bridel, M. Recherches sur les hydrates de carbone et les glucosides des Gentianées. Thèse, Paris, 1913.
3. Darlington, C. D. Recent Advances in Cytology. London, 1937.
4. Delay, C. Revue Cytol. et cytophys. vég., tome 9, 1946/47.
5. — Revue Cytol. et cytophys. vég., tome 10, 1948.
6. Denniston, R. H. Science 37, 1913.
7. Embberger, L. Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris, 1944.
8. Favarger, C. Bull. Soc. bot. suisse, tome 56, 1946.
9. Fischer, E d. Die Uredineen der Schweiz. Berne, 1904.
10. Gensler, G. A. Der Begriff der Vegetationszeit. Thèse, Zurich, 1946.

11. Jakowatz, A. Sitzungsber. der Math.-Naturwiss. Klasse der k. Akad. der Wiss. Wien. Band **108**, Abt. 1, 1899.
12. Kusnezow, N. Article *Gentiana* dans Engler et Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV. Teil, Abt. 2.
13. Rork, C. L. Cornell University abstracts of Theses. Ithaca, 1946.
14. Scheerer, H. *Planta* **29**, 1939.
15. Schroeter, C. Das Pflanzenleben der Alpen. Zurich, 1926.
16. Sokolovskaja, A. P. et Strelkova, O. S. C. R. acad. sciences U. R. S. S. **21**, 1938.
17. — —, O. S. C. R. acad. sciences U. R. S. S. **29**, 1940.
18. Stolt, H. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handligar, Bd. **61**, n° 14, 1921.
19. von Wettstein, R. Österreich. Bot. Zeitschrift, Bd. **46**, 1896.
20. — Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzen-systematik. Jena, 1898.
21. Woycicki, Z. *Acta. Soc. Bot. Poloniae*. Vol. **9**, 1932.
22. — *Acta. Soc. Bot. Poloniae*. Vol. **10**, 1933.
23. — *Acta. Soc. Bot. Poloniae*. Vol. **12**, 1935.

Pendant l'impression de ce travail, nous avons appris par une communication écrite du professeur G. Tischler que Madame Mattick-Ehrenberger avait déterminé le nombre chromosomique de quelques *Gentiana* des Alpes du Tyrol. Pour procéder à une comparaison, nous attendons d'avoir sous les yeux le travail de cet auteur, dont nous ne savons pas s'il a été publié.
