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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 64 (1954)

Artikel: Recherches cytotaxinomiques sur le genre Cerastium

Autor: Sölllner, Roland

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-45159

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: 08.08.2025

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

Recherches cytotaxinomiques sur le genre Cerastium

Par *Roland Söllner*

Institut de botanique de l'Université de Neuchâtel

Manuscrit reçu le 5 juin 1954

Table des matières

		Page
Introduction		221
Chapitre I:	Matériel et méthode	224
Chapitre II:	Etude cytologique du genre *Cerastium*	229
	Cerastium arvense L. sens lat.	236
	1. Considérations taxinomiques	238
	2. Etude cytologique	242
	3. Recherches cytogéographiques	257
	4. Partie expérimentale	264
Chapitre III:	Considérations générales	328
Résumé		339
Bibliographie		341
Explications des figures		346

Introduction

Au cours de ces dernières décennies, la caryologie est devenue de plus en plus fréquemment une branche auxiliaire de la taxinomie, à tel point qu'un systématicien moderne ne saurait plus envisager l'étude détaillée d'un groupe de plantes vasculaires sans recourir à l'étude des chromosomes. La taxinomie végétale est en train d'être renouvelée de fond en comble. Les esprits les plus avertis se sont rendu compte que la distinction des espèces et l'étude de leurs affinités avec d'autres espèces ne sauraient plus être raisonnablement fondées sur la simple morphologie d'échantillons d'herbier plus ou moins bien conservés. L'espèce doit être traitée comme un être vivant et non comme une pièce de collection. Or l'être vivant détaché de son milieu est une abstraction. C'est pourquoi la phytogéographie, l'écologie, la phytosociologie ont leur mot à dire dans la définition et la délimitation des espèces.

D'autre part, une espèce est une collection d'individus séparée d'une autre collection semblable par une barrière plus ou moins nette. Parmi les facteurs qui contribuent à créer cette barrière, les mieux connus sont ceux qui dépendent du caryotype. Le caryotype fait donc partie de la

définition de l'espèce au même titre que les critères morphologiques. Beaucoup de taxinomistes contemporains ont fort bien compris cette vérité, et un des plus éminents, W.-B. Turrill (1950), s'exprimait comme suit à ce sujet: "Many modern trends in plant taxinomy are towards synthesis between the older methods and outlooks and more recent developments in our knowledge of plants."

Si les méthodes cytologiques n'ont pas encore entraîné la conviction de tous les systématiciens, ce n'est pas toujours parce que ceux-ci montrent un attachement excessif aux méthodes traditionnelles. C'est parfois un peu — il faut le reconnaître — la faute des cytologistes qui, dans des travaux trop hâtifs et fondés sur une connaissance insuffisante de la taxinomie, ont lancé des affirmations erronées qui ont fait sourire les meilleurs spécialistes des groupes qu'ils étudiaient. C'est pourquoi nous pensons qu'à l'avenir, il importe de plus en plus qu'un étroit contact s'établisse entre les deux disciplines et que dans toute la mesure du possible les cytologistes soient assez au courant de la systématique pour éviter des errements de nature à discréditer leur propre discipline aux yeux de ceux-là mêmes qu'ils prétendent servir. De magistrales études modernes peuvent être prises en exemple par les chercheurs. Citons parmi les plus classiques celles de Babcock et de ses collaborateurs sur le genre *Crepis,* et celles de Fernandes et de ses élèves sur *Narcissus, Ornithogalum,* etc. Nous nous sommes inspiré également des études récentes de notre maître, le professeur C. Favarger, qui a consacré diverses publications aux *Gentianacées,* puis aux *Mélastomacées.*

Le genre *Cerastium* est un genre dont la systématique et l'enchaînement des espèces sont particulièrement difficiles. De l'aveu de divers spécialistes, par exemple Möschl, Lonsing, Gartner, les critères qui ont servi jusqu'ici à le diviser en sections sont artificiels. Le genre tout entier aurait besoin d'une solide revision. D'importants travaux partiels ont été publiés au cours de ces dernières années par l'école du professeur F. Widder à Graz. Ces études, inspirées par la méthode géographico-morphologique de R. von Wettstein, ont apporté d'utiles et importants résultats. Cependant aucune étude cytologique d'ensemble n'a encore été consacrée à ce genre.

Il nous a paru intéressant de voir si les caractères cytologiques permettraient d'étayer les résultats obtenus par les systématiciens autrichiens, en leur donnant une base plus solide encore. D'autre part, nous savons que le Dr W. Möschl (Bruck an der Mur) travaille actuellement à une monographie des *Cerastium* du monde entier. Fournir à ce savant des documents cytologiques impartiaux fut également notre objectif.

Parmi les études cytotaxinomiques de ces dernières années, celles qui ont eu la portée la plus grande avaient pour objectif un groupe restreint d'espèces affines. Les vastes travaux portant sur un genre entier

ou sur une famille, malgré leur utilité incontestable, ne fournissent qu'une première approximation. Aussi, en cherchant à déterminer le nombre chromosomique du plus grand nombre possible d'espèces de *Cerastium,* savions-nous que ce travail ne constituerait en définitive qu'un premier «débroussage». Nous avons alors tenté d'approfondir nos connaissances sur l'évolution cytologique du genre en soumettant à un examen plus détaillé un petit groupe d'espèces: celui du *Cerastium arvense* L. C'est pourquoi l'étude cytogéographique du *Cerastium arvense,* doublée de recherches expérimentales sur ses races chromosomiques, occupe dans notre travail une place disproportionnée avec celle des autres espèces.

Pour atteindre notre but, notre principal souci fut d'obtenir des matériaux dont l'*identité spécifique ne pourrait à aucun moment être mise en doute.* C'est pourquoi tous les échantillons ayant servi à une numération chromosomique ont été conservés sous forme d'exsiccata. Nous avons ainsi constitué une collection de 270 pièces d'herbier numérotées. Toutes nos déterminations, à l'exception de deux ou trois, sont donc basées sur des échantillons témoins.

Nous avons aussi jugé indispensable d'étudier nos espèces «in vivo». La plupart d'entre elles ont été cultivées au jardin botanique de l'Université, ce qui nous a permis de fixer les boutons floraux de celles que nous n'avions pu voir en nature, et en outre de faire beaucoup d'observations intéressantes.

Nous n'avons ainsi jamais perdu de vue que les objets d'une étude systématique sont des végétaux vivants et non des cadavres.

Le présent sujet d'étude nous a été proposé en 1947 par le professeur C. Favarger, directeur de l'Institut de botanique de l'Université. Pendant les sept années qu'ont duré nos recherches, poursuivies en marge de notre activité professionnelle, notre maître n'a cessé de s'intéresser à notre travail de la manière la plus directe, en nous prodiguant les conseils de son expérience. Qu'il nous soit permis de lui exprimer ici notre reconnaissance la plus vive et la plus sincère pour les encouragements qu'il nous a donnés et pour l'atmosphère amicale que nous avons toujours rencontrée dans son laboratoire.

Si l'extension d'un travail de ce genre sur un certain nombre d'années présente quelques inconvénients dont nous sommes parfaitement conscient, elle offre aussi des avantages. Nous n'avons pas d'emblée été en mesure de constituer une collection de plus de 40 espèces du genre *Cerastium,* comprenant des plantes de quelque 200 provenances différentes. Cet important matériel n'a pu être rassemblé qu'avec le temps. En outre, la culture de nos espèces demandait elle aussi une assez longue période, sans compter les expériences de croisement et de polyploïdisation artificielle. Enfin, dans bien des cas, il nous a fallu recommencer des fixations de boutons floraux qui n'avaient pas donné les résultats

escomptés. Aussi pouvons-nous dire que tout compte fait, la prolongation de nos recherches au-delà du terme que nous nous étions fixé s'est révélée plus favorable que désavantageuse.

CHAPITRE PREMIER

Matériel et méthode

Pour les recherches cytotaxinomiques, le matériel de jardins botaniques est de peu d'utilité. Nous y avons fait appel lorsque nous ne pouvions faire autrement. Dans un genre dont la taxinomie n'est bien connue que d'un petit nombre de botanistes, la quantité des erreurs est forcément très grande parmi les plantes en culture dans les jardins. C'est pourquoi, avant de les étudier, avons-nous toujours fait germer les graines reçues, de façon à pouvoir vérifier leur identité. Que de fois nous avons été déçu! Sous combien de noms différents, par exemple, nous avons reçu des graines qui, en germant, produisaient des plantes du banal *C. tomentosum.* Les erreurs parmi les espèces annuelles (même récoltées dans la nature!) sont tout aussi fréquentes. A la place de *C. silvaticum* ou de *C. semidecandrum,* il germait du vulgaire *C. triviale!* etc.

Lorsqu'on songe que certains cytologistes travaillent uniquement sur des graines de jardins botaniques qu'ils font germer en boîte de Pétri pour en sectionner les racines, on comprendra que les taxinomistes accueillent leurs résultats avec un peu de réserve.

Cependant, certains jardins botaniques nous ont fait parvenir des matériaux précieux et très bien déterminés. Nous citerons surtout ceux de Paris (Muséum), de Copenhague, de Stockholm, de Toulouse et de Strasbourg.

Mais la récolte de notre matériel n'eût pas été possible sans une série de voyages ou d'excursions que nous avons effectués seul ou en compagnie du professeur Favarger, et sans la collaboration précieuse de botanistes qui ont eu l'obligeance de nous procurer des graines accompagnées d'exsiccata.

Nous tenons à exprimer notre vive gratitude à toutes les personnes dont les noms suivent et nous nous excusons auprès de celles que bien involontairement nous aurions omises dans notre liste:

MM. R. Benoît (Chambéry), A.-U. Däniker (Zurich), Ch. Diapoulis (Athènes), A. Dubuis (Alger), F. Ehrendorfer (Vienne), C. Farron (Neuchâtel), L. Faurel (Alger), O. Hagerup (Copenhague), H. Kunz (Bâle), R. de Litardière (Grenoble), A. Lonsing (Linz), H. Maresquelle (Strasbourg), R.-D. Meikle (Kew), W. Möschl (Bruck an der Mur), R. Picchi Sermolli

(Florence), K.-H. Rechinger (Vienne), Th. Sörensen (Copenhague), F. Widder (Graz).

Nos plantes ont été soigneusement revues et déterminées en collaboration avec notre maître. Dans tous les cas douteux, nous avons fait appel aux compétences de M. le Dr W. Möschl (Bruck an der Mur), qui est sans contredit le meilleur spécialiste contemporain du genre *Cerastium*. Nous saisissons cette occasion pour exprimer à ce savant notre sincère reconnaissance pour la grande amabilité avec laquelle il a toujours répondu à nos demandes. Ses conseils et également ceux du professeur O. Hagerup (Copenhague) nous furent précieux. Monsieur Th. Sörensen (Copenhague) s'est dessaisi en notre faveur d'une collection de *Cerastium arvense* qu'il avait constituée au Danemark, ce dont nous lui sommes très obligé. Nous remercions également Sir E.-J. Salisbury d'avoir aimablement mis à notre disposition des exsiccata de l'Herbier des Royal Gardens de Kew. Enfin que le professeur E. Gäumann de Zurich reçoive l'expression de notre sincère gratitude pour avoir accepté notre travail dans son Bulletin.

La germination en laboratoire des graines de *Cerastium* est plus ou moins facile selon les espèces. Nous n'avons pas fait d'expériences précises sur les conditions de germination, ce qui impliquerait d'assez longues recherches, et ferons part seulement de quelques observations.

Certaines espèces germent facilement et en tout temps, sans avoir besoin apparemment d'une période de repos. Tels sont, par exemple, *C. arvense, C. holosteoides, C. cerastoides,* etc. Les espèces alpines du groupe *Physospermia,* au contraire, germent très difficilement. Nous avons cependant obtenu la germination totale du *C. pedunculatum* en soumettant les graines à une période de postmaturation selon la méthode préconisée par Favarger et utilisée avec succès par cet auteur (1953) pour les graines de *Gentiana.* Dans les mêmes conditions, les *C. uniflorum, carinthiacum* et *austroalpinum* germent aussi relativement bien. Par contre, jusqu'ici, aucune des techniques employées n'a permis d'obtenir plus de 1 à 2 % de germinations chez *C. latifolium.*

Contrairement à ce que l'on pourrait attendre, la germination des espèces annuelles n'est pas toujours très facile et fournit parfois des résultats capricieux, difficiles à expliquer. Souvent les graines fraîches ne germent pas et la germination ne se déclenche qu'après un temps plus ou moins long de conservation à sec au laboratoire (*C. anomalum, C. comatum:* matériel de Grèce). Il est probable que ces graines ont ce que Bünning (1948) appelle une période de repos endogène et que le moment où se fait le semis influence fortement le pourcentage de germinations. Ailleurs encore, par exemple chez *C. pumilum,* deux échantillons de graines récoltés la même année sur des souches différentes et mis à germer au même moment donnent l'un 100 % de plantules, l'autre 4 à 5 % seulement.

A part les espèces haut-alpines du *Grex Physospermia* Fenzl, les céraistes ne sont pas très difficiles à cultiver. Toutefois, chez la plupart des espèces, nous avons remarqué une certaine sensibilité au froid. Chez les espèces annuelles semées en automne et ayant passé l'hiver en couche froide, la floraison a lieu normalement en mars-avril, mais aucune capsule ne se forme. La fleur paraît se dessécher, le calice prend un aspect comme écrasé, l'ovaire avorte, et il ne se forme pas de graines. Tout se passe comme si la sève ne parvenait pas jusqu'à l'ovaire. Nos cultures nous ont bien souvent désespéré au mois d'avril par l'aspect maladif de toutes nos plantes; même celles qui dans la nature sont de véritables mauvaises herbes, comme *C. holosteoides,* présentaient ces symptômes et ne donnaient aucune capsule. Mais il suffisait d'attendre quelques semaines et, au début de mai, un rétablissement se faisait. Les mêmes plantes produisaient alors des capsules normales et de nombreuses graines. Les espèces vivaces qui ne commencent à fleurir qu'en mai au jardin botanique n'offraient qu'exceptionnellement les phénomènes décrits ci-dessus.

Si nous attribuons ceux-ci à l'effet du froid, c'est en raison des observations suivantes: Au printemps 1954, qui fut particulièrement froid, nous avions une importante collection de *C. arvense* dans une couche qui fut maintenue sous châssis pendant l'hiver. En mars, la couche fut découverte. Pendant le mois d'avril, aucune des plantes de cette collection ne parvint même à fleurir, les boutons prenaient de bonne heure l'aspect maladif et «écrasé» mentionné plus haut, et l'avortement atteignait non seulement l'ovaire mais la fleur tout entière. En mai, par contre, les boutons formés plus tard ont fleuri normalement. Le léger forçage dû à la protection du châssis pendant le début du printemps avait accéléré ces plantes par rapport à celles situées en rocaille; cependant le froid fut si vif pendant le mois d'avril que même des souches de *C. arvense* croissant dans la rocaille ont présenté des phénomènes d'avortement.

Nous voyons dans ces faits une preuve de l'origine méridionale de beaucoup de *Cerastium* (surtout parmi les espèces annuelles). D'autre part, même lorsqu'il s'agit de plantes de nos régions, les céraistes paraissent étroitement adaptés à un certain rythme de végétation qu'on ne peut modifier impunément.

Pour les comptages chromosomiques, l'étude de la méiose et celle du noyau au repos, nous avons utilisé la technique cytologique classique (méthode des coupes).

Les frottis au carmin acétique ont été employés parfois. Ils ne permettent de comptage précis, chez ces plantes à petits chromosomes, que dans les espèces à nombre gamétique bas (18 ou 19). Pour le noyau au repos, nous avons pratiqué des coupes longitudinales de racines fixées au Helly et colorées au Feulgen (abréviation: HF). Toutes les

espèces n'ont pas été examinées sous ce rapport, car les variations de structure nucléaire sont de faible amplitude dans le genre *Cerastium*.

Pour l'étude de la méiose et des chromosomes, nous avons essayé divers fixateurs. Les meilleurs résultats ayant été obtenus avec un fixateur du type Nawaschin[1], c'est ce dernier que nous avons utilisé presque exclusivement.

Les extrémités des racines ont été fixées sans traitement préalable. L'orientation dans la paraffine des racines venant de graines germées offre d'assez grandes difficultés parce que beaucoup d'entre elles sont très fines. Toutefois, avec un peu d'habitude, on y arrive fort bien.

Les boutons floraux ont été soumis à un traitement préalable de quelques minutes au liquide de Carnoy. Après égouttage, ils ont été mis dans le fixateur et soumis à un bref passage à la trompe à eau pour enlever l'air et faciliter la pénétration du fixateur.

Tous nos dessins ont été exécutés à l'aide d'un oculaire compensé 25× muni d'une chambre claire du type d'Abbe.

Dans la description de nos résultats, nous avons fréquemment employé des termes comme première assise corticale ou dernière assise corticale, etc. Une coupe transversale dans la racine d'un *Cerastium* quelconque, à la hauteur du méristème, montre invariablement la disposition suivante, illustrée par la figure I. Une assise de cellules petites et souvent vides (dernière assise de la coiffe), une assise de cellules vivantes allongées radialement (première assise corticale), une assise de très grandes cellules allongées tangentiellement (deuxième assise corticale), une ou deux assises de plus petites cellules également allongées dans le sens tangentiel. Enfin, le massif des petites cellules du futur cylindre central (plérome). Cette organisation est la même que Favarger a décrite (1946) chez les *Silénoidées*.

Quelques réflexions méthodologiques ne nous paraissent pas superflues, bien que la plupart des cytologistes ne se soucient guère de cet aspect des problèmes.

Lorsqu'une espèce possède un nombre chromosomique bas, il est en général facile de le déterminer en toute sûreté après avoir vu et dessiné quelques plaques équatoriales. Lorsqu'on est en présence d'un polyploïde élevé, les choses se compliquent, surtout si les chromosomes sont de taille inégale. Rares sont alors les plaques équatoriales donnant l'impression d'être parfaites. D'une plaque à l'autre, ou d'un matériel à l'autre, on trouvera de petites différences et le problème de l'interprétation se pose. De deux choses l'une: ou bien on renonce à toute interprétation et on conclut que d'un matériel à l'autre, le nombre chromosomique varie, ce qui est contraire à la règle de la constance du nombre

[1] Il s'agit d'une formule mise au point par Müntzing (Hereditas, XVII, 1932/1933) et employée avec succès par Favarger (1949—1952) dans ses études sur les Gentianacées.

des chromosomes. Bien que celle-ci présente nombre d'exceptions, des variations portant sur quelques chromosomes, même sur des polyploïdes élevés de la même espèce, nous paraissent difficilement compatibles avec le rôle qu'on attribue à ces organites dans la théorie chromosomique de l'hérédité. De plus, nous nous demandons si les auteurs qui les ont signalées ont suffisamment songé à la limite de sensibilité de leur méthode.

Ou bien, se basant sur la plaque la meilleure, on en déduira le nombre gamétique ou somatique, et les variations observées seront mises

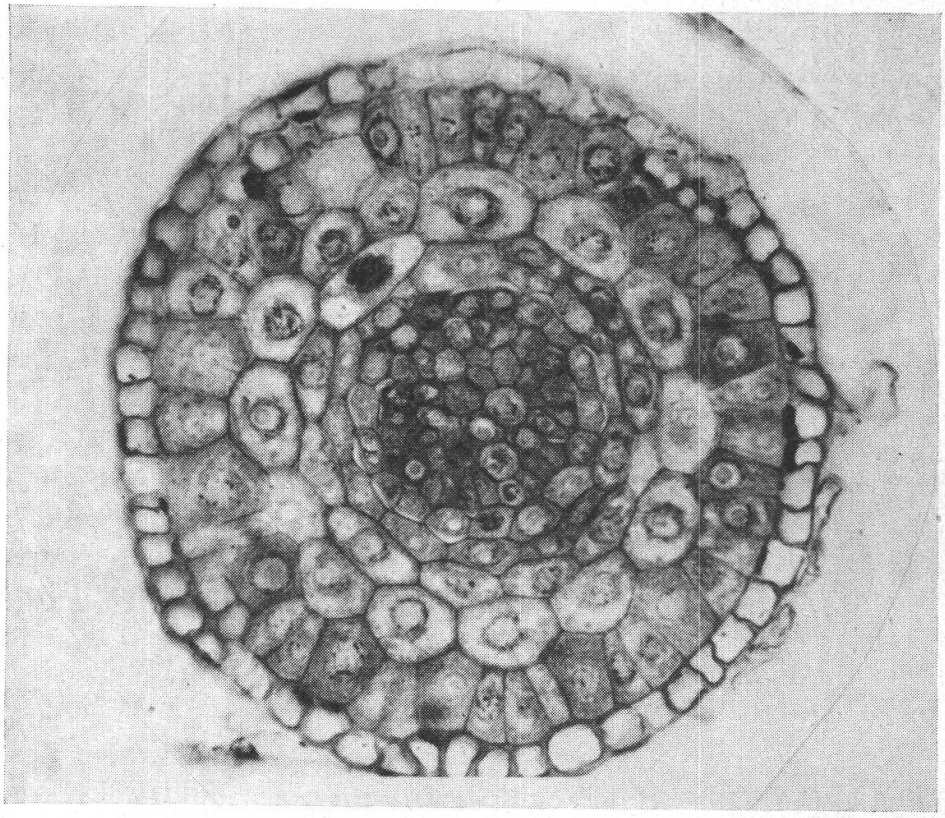


Figure I
Coupe transversale d'une jeune racine de *Cerastium alpinum* L.

sur le compte des difficultés techniques. C'est surtout en étudiant les espèces 16-ploïdes du genre *Cerastium (C. holosteoides, macrocarpum* et *fontanum)* que nous nous sommes posé ces questions. On ne peut évidemment éliminer l'équation personnelle du chercheur. Celui-ci doit bien entendu dessiner scrupuleusement ce qu'il voit, mais renoncer à toute interprétation et admettre que toute plaque équatoriale représente un nombre réel de chromosomes, nous paraît donner trop de confiance aux méthodes que l'on emploie et dont aucune n'est à l'abri des causes d'erreur. Il faut d'ailleurs distinguer entre les nombres approchés par défaut ou par excès. Si l'on a déterminé une première fois $n = 72$, et

qu'on trouve sur un autre matériel 67 ou 69, il nous paraît évident que quelques chromosomes ou bien sont cachés par d'autres, ou bien ont été enlevés par le rasoir. Si l'on trouve par contre $n = 81$, il est bien sûr que l'on est en présence d'une race chromosomique distincte.

Un autre danger des numérations chromosomiques réside dans l'opinion préconçue qu'on est en présence d'une série polyploïde régulière. Nous nous en sommes aperçu plus d'une fois à nos dépens, au cours de ce travail. La nature ne suit pas nos schémas. C'est ainsi par exemple qu'ayant déterminé une première fois pour *C. ramosissimum* $2n = 36$ (Söllner, 1953), nous avons vu par la suite que cette espèce avait en réalité davantage de chromosomes, soit $2n =$ environ 44—46. *Cerastium pumilum* ($n =$ environ 50) nous avait d'abord paru décaploïde ($n = 45$. cf. Söllner, 1952). Les nombres gamétiques du genre *Cerastium* ne sont donc pas tous des multiples de 9 et il y a de curieux faits d'aneuploïdie (abstraction faite de la série à $n = 19$).

Au moment où nous avons commencé nos recherches (1947), seuls quelques nombres chromosomiques avaient été déterminés dans le genre *Cerastium,* principalement par Rohweder (1939): huit espèces, et par Hagerup (1944): trois espèces. Nous étions déjà fort engagé dans notre travail et avions publié deux notes, lorsque nous apprîmes qu'un chercheur anglais, Miss O. Brett, poursuivait le même but que nous. Il nous fut malheureusement impossible de nous entendre pour nous partager le travail.

Mais en présence des nombreuses difficultés hérissant le sujet, nous n'avons pas la prétention de l'avoir épuisé et nous savons qu'il reste pas mal d'énigmes à résoudre. Nous serons satisfait si notre étude apporte une contribution à la compréhension de quelques-uns des problèmes cytologiques et taxinomiques que pose le genre *Cerastium.*

CHAPITRE II

Etude cytologique du genre Cerastium

Notre étude a porté sur 43 espèces de ce genre qui en comprendrait plus de 170 d'après Pax et Hoffmann (1934). Comme la systématique en est encore très confuse, nous présentons nos résultats en suivant l'ordre alphabétique des espèces, ce qui facilite les recherches et évite de prendre prématurément position sur les relations qui existent entre les différents groupes.

Cerastium alpinum L. (sens. lat.)

Le nombre chromosomique de cette espèce a été déterminé pour la première fois par Böcher (1938) sur du matériel récolté par lui dans

l'est du Groenland (Angmagssalik). L'auteur a compté sur plusieurs mitoses environ 72 chromosomes et signale que la numération est rendue difficile par le fait que les petits chromosomes en bâtonnets tendent à former des chaînes. Löve et Löve (1944) confirment ce nombre sur du matériel suédois (Abisko), mais sans publier de dessin. Les mêmes auteurs, dans leur liste de 1948, font état d'une numération inédite de Sörensen et Westergaard qui ont compté $2n = 108$ sur une plante du NE du Groenland. Böcher et Larsen (1950), également sur du matériel du Groenland (W et SW), publient deux nombres zygotiques, à savoir $2n = 54$ et $2n = 72$. Ils signalent que la plante à $2n = 54$ est difficile à cultiver et possède de larges feuilles, mais ne paraît pas différer beaucoup morphologiquement des plantes à $2n = 72$ et font remarquer qu'une étude taxinomique de ces races chromosomiques du Groenland est souhaitable. La même année, Miss Brett (1950) compte $2n = 72$ sur du matériel d'Ecosse (Auchlean, Inverness-shire) et publie en outre pour une forme *lanatum* de provenance inconnue les nombres $2n = 72$ et $2n = 108$. Elle précise à ce propos qu'une seule plantule présentait le nombre $2n = 108$ et elle attribue la présence accidentelle de plantes possédant ce dernier nombre dans un matériel à $2n = 72$ à un «doublement chromosomique dans des plantes à $2n = 72$». En 1951, le même auteur compte approximativement $2n = 144$ sur une plante d'Abisko (Suède) et conclut que l'espèce *C. alpinum* comprend une série de formes polyploïdes. En 1952, Miss Brett résume à nouveau les nombres déterminés jusqu'ici chez *C. alpinum,* en omettant toutefois le nombre $2n = 54$ déterminé par Böcher et Larsen. Enfin, K. Holmen (1952) compte $n = 54$ dans une plante du nord du Groenland (Peary Land) et y découvre à la méiose deux chromosomes à «satellites».

Si nombreuses que fussent ces numérations, elles nous ont cependant paru insuffisantes. En effet, aucune population d'Europe centrale n'avait été prise en considération. D'autre part, les comptages mentionnés plus haut portaient presque tous sur des plaques somatiques et n'avaient pas été confirmés par l'étude de la méiose. En 1952, nous avons publié plusieurs comptages portant sur des plantes des Alpes suisses, du Massif central français et des Pyrénées. Cette étude n'a pas révélé d'autre nombre que $n = 36$ ou $2n = 72$ (voir ci-dessous l'interprétation des comptages approximatifs).

En 1953, nous avons complété nos résultats par l'étude de matériels venant d'Ecosse, de Norvège, du Groenland et du Canada, et là encore il nous fut impossible de déceler de races chromosomiques possédant un autre degré de polyploïdie, et nous avons émis l'hypothèse (op. cit. p. 123) que les nombres autres que $2n = 72$ (par exemple 108 ou 144) étaient plus ou moins accidentels et liés à des phénomènes de non réduction.

Etant donné la difficulté et l'incertitude des numérations chromosomiques sur les plaques équatoriales des racines, nous nous sommes efforcé, le plus souvent, de faire aussi des comptages à la méiose, et c'est pourquoi nous avons gardé en culture au jardin botanique la plupart des souches sur lesquelles nous avons travaillé. Certaines plantes cependant ont péri avant que nous puissions faire des fixations satisfaisantes.

Considérations taxinomiques

Après examen de notre matériel (exsiccata et plantes en culture), nous sommes parvenu à la conclusion qu'une distinction entre le type de l'espèce et la ssp. *lanatum,* possible lorsqu'on est en présence de formes extrêmes, est souvent très difficile, sinon impraticable, parce qu'il existe, sous le rapport de la pubescence, une série d'intermédiaires. D'autre part, il ne semble pas que la ssp. *lanatum* possède une répartition géographique propre. C'est pourquoi nous nous sommes rallié à l'opinion de Schinz et Keller (1914) qui font de cette dernière une simple forme du *C. alpinum.* C'est d'ailleurs la conviction de plusieurs auteurs récents (par exemple Fernald, dans la 8e éd. du Gray's Manual of Botany, parle de var. *lanatum*). Parmi les individus étudiés ci-dessous, les uns appartiennent au type de l'espèce; ce sont les numéros 3 et 10. D'autres sont des «*lanatum*» typiques, à savoir: 1, 5, 6, 7, 8 et 9; d'autres enfin nous semblent intermédiaires, comme 2 et 4.

Observations personnelles

La cytologie de cette espèce est difficile, non seulement à cause de son nombre chromosomique élevé, mais parce que les chromosomes, aussi bien à la mitose qu'à la méiose, tendent à rester agglomérés. C'est pourquoi nous n'avons pas pu compter les chromosomes avec une entière précision dans toutes les souches à notre disposition. La description qui suit est empruntée à nos meilleurs matériels, où les nombres $n = 36$ et $2n = 72$ ont pu être établis sans discussion. Les comptages réalisés sur les autres souches comportent une certaine marge d'imprécision, trop faible cependant pour qu'on puisse songer soit à un autre degré de polyploïdie, soit à une aneuploïdie. Nous donnerons d'ailleurs toujours le nombre minimum de chromosomes qu'il nous a été possible de discerner sur nos plaques.

L'étude de la mitose a été faite surtout sur le matériel du Mont-Dore [1]. Une métaphase appartenant à une cellule corticale de la racine, à la limite du cylindre central, est représentée par la figure 1. Les

[1] Graines récoltées par les soins du Jardin botanique de Toulouse. Malheureusement nous n'avons pas d'échantillon témoin de ces plantes qui n'ont pas prospéré au jardin botanique.

72 chromosomes sont ici nettement séparés. La plupart ont une constriction (peu prononcée!) médiane ou submédiane. Leur longueur oscille entre 1,9 et 2,4 microns. De bonnes métaphases sont visibles aussi dans le matériel du Groenland (n° 8). Dans les individus d'autres provenances que nous avons examinés, le comptage est plus difficile, pour les raisons indiquées ci-dessus. Cependant, le minimum de chromosomes discernables n'est jamais inférieur à 67, ni supérieur à 72. La taille des chromosomes varie un peu d'un matériel à l'autre (par exemple 1,5 à 2 microns dans celui de Norvège). D'une manière générale, on peut admettre pour *Cerastium alpinum* 1,5 à 2 microns pour les petits chromosomes et 2,5 à 3 microns pour les plus grands.

Le noyau au repos (figure 2) observé sur des préparations au Helly-Feulgen est semi-réticulé avec des chromocentres tantôt punctiformes (stades suivant de près la télophase), tantôt mal délimités vis-à-vis du réseau. Le nombre en est variable, en général assez élevé (une trentaine). Des chromocentres collectifs se voient souvent, par exemple dans les noyaux allongés du plérome.

La méiose a été étudiée surtout sur le matériel du val d'Avers (n° 1), dans lequel de fort belles métaphases I ont été observées (figure 3). Les chromosomes sphériques présentent des différences de taille frappantes (1 micron pour les petits, 1,7 micron pour les grands sur des préparations au violet de gentiane). On compte environ 12 chromosomes «grands», 18 «petits» et le reste de taille intermédiaire. On comprend dès lors pourquoi la détermination du nombre gamétique est difficile dans cette espèce: les petits chromosomes ayant tendance à former des chaînes, ou quelques-uns d'entre eux étant cachés par les plus grands.

De fort belles diacinèses sont visibles sur la même préparation. L'appariement est tout à fait régulier. Certains bivalents sont en anneau, d'autres à un chiasma (figure 4). Les tétrades sont normales. Aucun phénomène d'attraction entre un filament chromatique et le nucléole n'a été constaté, et au stade synizesis, le nucléole est souvent situé en dehors du peloton de chromatine.

Un petit nombre d'anomalies méiotiques ont été relevées dans le matériel de la baie d'Hudson (gemini non compris dans la plaque équatoriale sur des vues de profil). Elles se limitent à quelques sacs polliniques et ne nous ont point paru importantes. D'autres matériels ont été étudiés. Pour éviter des redites, nous présenterons nos résultats sous forme d'un tableau, puisqu'à part la précision du comptage, il n'existe pas entre eux de différence cytologique, à part le matériel de Chesterfield Inlet.

Dans le matériel de Chesterfield Inlet (Canada), le nombre somatique paraît être $2n = 108$. Il est difficile à compter exactement, mais certainement supérieur à 72. Les noyaux sont un peu plus grands dans

Tableau 1

N° de l'échantillon	Caractères morphologiques	Localité	Auteur de la récolte	N.	2 N.	Nombre minimum de chromosomes discernables
1	*f. lanatum*	Thäli ob. Cresta (Avers)	E. Senaud. Det. C. Favarger	36		
2	intermédiaire entre type et *f. lanatum*	Greppon-Blanc (Valais) 2600 m	C. Favarger	env. 36	72	33
3	type	Mont-Dore (Puy-de-Dôme), France	Jardin bot. de Strasbourg	env. 36		33–34
4	Intermédiaire	Pic-du-Midi-de-Bigorre (Pyrénées), 2700 m	Jardin bot. de Toulouse		env. 72	67
5	*f. lanatum*	Norvège	Jardin bot. de Copenhague	env. 36	env. 72	34; 67
6	*f. lanatum*	Halleberg (Västergötland, Suède), alt. 100 m	Jardin bot. de Stockholm	env. 36		32
7	*f. lanatum*	Ben Lawers (Perthshire, Ecosse)	R.-D. Meikle		env. 72	70
8	*f. lanatum*	Groenland	Muséum. Paris		72	
9	*f. lanatum*	Bord de la baie d'Hudson	Montréal, jardin bot.	36		
10	type ? (témoin incomplet)	Chesterfield Inlet (Keewatin Distr. Canada, 63°, 21′ N)	D.-B.-O. Savile, Ottawa		env. 108	88–91
—	(pas de témoin)	Mt-Dore	Jardin bot. de Toulouse	—	72	

ces racines que dans celles d'autres provenances. Ainsi, pour les noyaux de la première assise corticale (future assise pilifère), le diamètre est de 10,3 microns au lieu de 9,2 dans *C. alpinum* d'Avers et du Greppon-Blanc. Le rapport, en volumes $\frac{\text{Chesterfield}}{\text{Avers}} = 1{,}37$. Le rapport des nombres chromosomiques $= \frac{108}{72} = 1{,}5$. L'échantillon témoin des porte-graines consistait uniquement en pédoncules fructifères et ne nous a pas permis une détermination de la variété, car malheureusement la culture au jardin botanique de ce matériel n'a pas réussi jusqu'ici. Nous relèverons cependant la longueur et l'étroitesse des bractées, la teinte rougeâtre des pédoncules et des calices couverts d'une forte pubescence glanduleuse. Les capsules sont plus longues que dans la plupart de nos échantillons, sauf toutefois celles de l'échantillon 9 (baie d'Hudson), récolté d'ailleurs dans une région avoisinante.

Considérations sur C. alpinum L.

Nos recherches ont montré que les populations d'Europe centrale et occidentale de cette espèce étaient toutes octoploïdes et offraient une méiose normale à 36 bivalents. Ceci contraste avec l'instabilité caryologique que la plante paraît avoir dans la région arctique. En effet, on a vu plus haut que les nombres zygotiques suivants ont été déterminés sur des plantes nordiques: $2n = 54$, 72, 108 et 144.

De l'avis de tous les floristes, le *C. alpinum* se signale, tant au nord de l'Europe que de l'Amérique, par une très grande variabilité morphologique, sans que jusqu'ici il ait été possible d'établir une corrélation précise entre telle race chromosomique et l'un quelconque des échelons de la série polyploïde. La variabilité morphologique n'est d'ailleurs pas négligeable en Europe centrale. Mais aucune variété ne paraît avoir d'importance géographique, pas plus dans les Alpes que dans le Nord. Aucune corrélation n'apparaît non plus pour le moment entre le nombre chromosomique et le degré de latitude atteint vers le Nord. En effet, Böcher et Larsen (op. cit.) ont trouvé la forme à $n = 27$, à 70° 47′ de latitude nord au Groenland, et Miss Brett (op. cit.) a compté $2n = 144$ sur une plante d'Abisko, station située un peu au-delà du 68°.

La stabilité du nombre chromosomique dans les montagnes d'Europe centrale et occidentale, son instabilité accompagnée de races à très haut degré de polyploïdie dans le Nord, suggèrent que l'origine de cette espèce arctico-alpine (une de celles s'avançant le plus loin au Nord) est à rechercher dans les montagnes d'Europe centrale ou méridionale, comme l'avait supposé Kulczynski (1923) [1]. A l'appui de cette

[1] D'après ce savant, *Cerastium alpinum* est un élément tertiaire dont l'aire arctique provient exclusivement des refuges d'Europe centrale.

hypothèse, on pourrait avancer le faible pouvoir d'expansion de cette plante dans nos Alpes, où elle est peu fréquente, et au contraire son aptitude dans le Nord à coloniser des stations très diverses (cf. Böcher, 1938).

Quant à la formation, à partir du type à $n = 36$, des races à $2n = 108$ et 144, elle nous paraît liée à des phénomènes de non-réduction, que personne, il est vrai, n'a observés jusqu'à maintenant dans cette espèce.

Il y a cependant une autre possibilité pour les plantes à $2n = 108$, c'est qu'elles dérivent par autopolyploïdie d'individus à $n = 27$. La présence de deux «satellites» à la méiose du matériel du Peary Land ($n = 54$), étudié par Holmen (op. cit.), serait une présomption en faveur de cette hypothèse. Quant à l'origine des individus à $n = 27$ découverts par Böcher et Larsen, elle reste très obscure.

Cerastium anomalum Waldst. et Kit.

La première étude cytologique consacrée à cette espèce fut celle de Favarger et Söllner (1949). Ces auteurs ont compté sur des mitoses de racines appartenant à un matériel du Jardin botanique de Copenhague: $2n = 38$. Ce nombre fut confirmé depuis par Miss Brett (1952). Malgré la certitude de nos numérations, il nous a paru souhaitable d'étudier aussi la méiose sur des individus en culture au jardin botanique et d'étendre nos investigations à des plantes spontanées.

Observations personnelles

A. Matériel du Jardin botanique de Copenhague

D'après une indication de F.-W. Schultz, reproduite par Hegi (p. 363), les graines de cette espèce ne germent qu'après un long séjour préalable dans l'eau. Effectivement, nous avons observé sur le matériel d'Alsace que les graines ne germaient presque pas quatre mois après la récolte. Mais le séjour dans l'eau ne paraît nullement indispensable. Ainsi, après conservation à sec au laboratoire, pendant neuf mois, le pour-cent de germination s'élève de 5 % à 20 %. Les graines de Copenhague ont germé à 100 %, après 17 mois de conservation à sec à la température du laboratoire. Sur les plaques équatoriales de racines, on compte facilement $2n = 38$. La figure 5 se rapporte à une cellule de la 3e assise du périblème. Les chromosomes sont courts et ne présentent pas entre eux de grandes différences de taille. Leur longueur est comprise entre 1,1 micron et 1,5 micron. Leur forme est celle de bâtonnets droits ou légèrement arqués. Le noyau au repos est semi-réticulé, avec 20 à 30 chromocentres sphériques (figure 6). Il se rapproche du type aréticulé à euchromocentres. Il y a cependant des stades où les chromocentres disparaissent (despiralisation), ne laissant qu'un très fin réseau à la limite de la visibilité.

Nous avons semé à plusieurs reprises les graines de Copenhague au jardin botanique. La plante paraît mieux réussir si on la sème en automne ou à la fin de l'été. Elle lève alors aussitôt et passe l'hiver à l'état stérile, fleurissant en avril de l'année suivante. C'est probablement comme cela qu'elle se comporte dans la nature, du moins sous un climat semblable au nôtre. Sur les individus cultivés, nous avons d'abord procédé à une vérification soigneuse du matériel de Copenhague, qui se rapporte bien à *C. anomalum*. Des exemplaires séchés figurent dans notre herbier sous les n°s 11 et 12. Sur des métaphases II, on compte $n = 19$ (figure 7). Des phénomènes d'association secondaire (secondary pairing) ont été observés souvent. Sur la figure ci-dessus, par exemple, on note un groupe de 4 chromosomes, un groupe de 3, quatre groupes de 2 et quatre éléments isolés. Ces phénomènes, qui sont peut-être l'indice d'une polyploïdie, seront discutés plus tard. La taille des chromosomes est sensiblement égale (diamètre 1 micron). Il est vrai qu'à la métaphase II, les différences de taille sont moins sensibles qu'à la métaphase I. La méiose est parfaitement normale et aboutit à des tétrades régulières. Au pachytène, il nous a semblé qu'un filament chromatique adhérait au nucléole et qu'au point de contact se trouvait un corpuscule plus chromatique (chromocentre paranucléolaire). Le phénomène cependant est assez discret et nous ne pouvons affirmer en toute sûreté qu'il ne s'agissait pas d'une simple superposition.

B. Matériel d'Alsace

Les graines qui nous ont servi de point de départ ont été récoltées en Alsace (Bollwiler) par H. Kunz et M. Moor le 5 mai 1953. La localité en question fut découverte récemment par E. Tschopp, et la présence du *C. anomalum* dans le Haut-Rhin a donné lieu à un article de H. Heine (1953).

Sur des racines appartenant à de jeunes germinations obtenues en février 1954, nous avons compté $2n = 38$. On peut en conclure que le *C. anomalum,* espèce peu variable, ne possède qu'un nombre chromosomique.

Cerastium arvense L. (sens. lat.)

La première numération chromosomique portant sur cette espèce collective fut publiée par Rohweder (1939) sur une plante du Schleswig, appartenant à la sous-espèce *arvense* Schur. = *commune* Gaudin. L'auteur considère la plante comme octoploïde, avec $n = 36$, et fait remarquer à ce propos que ce haut degré de polyploïdie va de pair avec une aire de distribution étendue, allant des Alpes comme centre probable de rayonnement (Ausstrahlungszentrum) à la plus grande partie de l'Europe. En outre, on la rencontre en Asie tempérée et en

Amérique du Nord. Dix ans plus tard, ce nombre fut confirmé par Mme Mattick-Ehrensberger (in litt. ds Tischler, 1950) sur un matériel dont elle ne précise pas la position systématique et récolté par elle dans le Gschnitztal (Tyrol) à environ 1200 m d'altitude. Le 9 septembre 1950, Miss Brett publie une numération faite sur du matériel de l'Oetztal (Tyrol), dont elle ne précise pas non plus la ssp. L'auteur trouve $2n = 38$ et conclut que *Cerastium arvense* possède les deux nombres de base qu'elle reconnaît au genre *Cerastium,* à savoir $x = 9$ et 19. Presque en même temps, ignorant le travail de l'auteur anglais, nous faisions connaître une série de comptages effectués sur des matériaux de 14 provenances différentes et appartenant à cette espèce. De notre étude, il résultait qu'en Suisse le *Cerastium arvense* était représenté par deux races chromosomiques: l'une à $n = 18$, correspondant plus ou moins au point de vue morphologique à la ssp. *strictum* (Haenke) Gaudin, l'autre à $n = 36$ et plus ou moins superposable à la ssp. *commune.* D'autre part, dans le Midi de la France, la forme à feuilles très étroites appelée *Cerastium laricifolium* Vill. possédait aussi le nombre $n = 18$.

De notre travail de 1950 se dégageaient des conclusions cytogéographiques précises, à savoir que les plantes à $n = 18$ que nous appelions alors diploïdes, en l'absence d'une preuve absolue qu'un *Cerastium* à $n = 9$ existait, occupaient une aire étroite allant de la Provence aux Grisons, tandis que les formes à $n = 36$ couvraient un territoire beaucoup plus vaste, s'étendant du Jura au Schleswig et même en Roumanie. Nous faisions observer en même temps qu'à cette différence de distribution correspondait une différence écologique, les plantes à $n = 18$ étant localisées sur les rochers, les graviers, les éboulis ou les gazons alpins, tandis que les formes à $n = 36$ habitaient principalement les prairies sèches du type *Bromion.* Nous fournissions d'autre part la preuve que dans la phylogénie du groupe, la ssp. *strictum,* dont l'habitat est alpin, était plus ancienne que la ssp. *commune.* Nous avons ensuite étendu nos investigations à d'autres populations de *C. arvense* en particulier à celles de la vallée du Rhône, et Favarger (1951) résumait nos conclusions provisoires en constatant que les formes à $n = 18$ et celles à $n = 36$ paraissaient s'exclure de leurs domaines respectifs. Miss Brett (1951), en déterminant $n = 36$ sur une plante de l'île de Man, apportait une confirmation à notre hypothèse, concernant les îles Britanniques. Dans un article, paru le 15 mars 1952, nous avons publié plusieurs comptages nouveaux portant sur des matériaux de Suisse et des Pyrénées, d'où il résultait que la situation réciproque des deux races chromosomiques était un peu plus compliquée que nous l'avions envisagée jusqu'alors (présence des deux races dans la région du Monte Generoso [Tessin méridional]), et quelques mois plus tard, Miss Brett (1952) fournissait un autre témoignage de cette complexité en déterminant $2n = 36$ sur une plante du Canada.

Nos études cytogéographiques sur *Cerastium arvense* furent complétées ensuite (1953 b) par des comptages effectués surtout sur des matériaux étrangers (Danemark, France, Hollande et Italie) et des conclusions taxinomiques provisoires sur ce groupe furent émises dans ce travail (op. cit, p. 128 et 129).

Dès 1950, nous avons pensé qu'une étude expérimentale de la polyploïdie chez *Cerastium arvense* fournirait d'utiles indications et compléterait les recherches sur le terrain. Des polyploïdes artificiels furent obtenus par la colchicine, la même année; les premiers résultats de leur étude furent consignés dans une note à l'Académie des sciences (Söllner, 1953 a).

Bien que nous ayons publié déjà plusieurs articles sur *Cerastium arvense,* nous insistons sur le fait qu'il s'agissait de notes préliminaires très brèves. La question doit donc être reprise dans son ensemble, d'autant plus que d'importants compléments ont été obtenus depuis.

Nous diviserons l'exposé de nos recherches en quatre parties:

1. Considérations taxinomiques.
2. Recherches de caryo-systématique sur *Cerastium arvense* L. *sens. lat.*
3. Recherches cytogéographiques.
4. Partie expérimentale.

1. Considérations taxinomiques

La systématique de ce groupe est parmi les plus confuses qui soient et le synopsis d'Ascherson et Græbner ne consacre pas moins de 16 pages à la description des sous-espèces et races d'Europe centrale. Depuis lors, les systématiciens de l'école de Widder, à Graz, en ont détaché, avec beaucoup de raison, semble-t-il, trois espèces, à savoir: *Cerastium alsinifolium* Tausch qui fut placé par Gartner (1938) au voisinage de son *Cerastium subciliatum; Cerastium Scarani* Ten., placé par Buschmann (1938) près du *Cerastium banaticum,* et *Cerastium Soleirolii* Seringe, réuni par Buschmann avec les deux précédents dans son groupe *Scarani.* Même après ces éliminations, l'espèce collective *Cerastium arvense* reste d'un abord difficile, et Rohweder (1939) fait à ce sujet la constatation suivante: «Sie ist in eine verwirrende Fülle von Formen zerlegt worden, die zum Teil modifikativ, zum Teil wohl aber durch verschiedene Erbmasse bedingt sind.» Il n'entrait pas dans nos intentions d'étudier à fond la systématique de ce groupe, travail qui eût nécessité l'examen de très nombreux échantillons d'herbier. Toutefois, il nous a été possible de faire sur l'important matériel que nous avons récolté et sur nos cultures un certain nombre d'observations qui serviront de prélude à l'étude cytologique qui suit.

La première question qui se pose est celle de la distinction des sous-espèces *commune* et *strictum.* Existe-t-il des critères précis pour

les séparer? Gaudin, auteur auquel on rapporte généralement la ssp. *strictum* [1], insiste déjà sur la difficulté de distinguer celle-ci de la ssp. *commune*. Il la reconnaît entre autres à ses feuilles plus aiguës et presque glabres («glabriusculis», à ses tiges dressées et à ses fleurs plus petites.

Dans son «Synopsis» de 1843, Koch donne comme caractère de la ssp. *strictum:* les feuilles glabres ou ciliées à la base seulement. Ce critère est repris par Hegi (Bd. III): «Laubblätter meist kahl oder am Grunde bewimpert.» Mais cet auteur, comme l'avait fait Gaudin, en ajoute d'autres relatifs à la taille de la plante, à la hauteur des pousses stériles, à la grandeur des fleurs. Ascherson et Græbner, sans renoncer complètement au caractère de la glabréité des feuilles (Blätter... fast kahl, nur am Grunde bewimpert), insistent également sur les critères de dimension. Enfin, les récentes flores de la Suisse (Schinz et Keller, I. Teil; Binz et Thommen) ne parlent plus de l'absence d'indument sur les feuilles et ne retiennent dans la définition de la ssp. *strictum* que son port moins élevé, ses fleurs plus petites, ses pousses stériles plus courtes, enfin sa distribution géographique alpine. On a l'impression que, peu à peu, les floristes ont glissé d'un concept purement morphologique vers une diagnose où l'écologie joue un rôle au moins aussi important que la morphologie. Mais en même temps, la définition devient plus lâche et le problème des formes intermédiaires (Übergangsformen) se pose avec plus d'acuité. En fait, il n'est pas difficile au botaniste herborisant en Suisse de distinguer un «*strictum*» croissant dans un éboulis entre 2000 m et 3000 m d'altitude dans les Alpes et un «*commune*» habitant une prairie maigre au pied du Jura ou sur le Plateau. Il observera en outre que la plante alpine est basse, offre des pousses stériles à entre-nœuds courts et des fleurs relativement petites, tandis que l'exemplaire de plaine se distingue par des caractères opposés. L'habitude s'installe bien vite de tenir compte en premier lieu de la distribution géographique et l'on baptisera volontiers «*strictum*» tous les exemplaires croissant en montagne, quelle que soit leur morphologie. Mais une telle manière de faire conduit aussi à des difficultés. Comment apprécier les formes qu'on trouve à des altitudes moyennes dans les vallées alpines? Que faire des plantes du Jura dont la morphologie est celle de la ssp. *commune,* mais qui peuvent croître entre 1400 et 1500 m dans des habitats où, dans les Alpes, on trouve en général la ssp. *strictum*?

---

[1] Il résulte d'une étude de Ronniger (1944) que Linné est bien l'auteur du *Cerastium strictum.* Sous cette dénomination, il ne comprenait que des plantes à feuilles glabres. Haenke, par la suite, a élargi quelque peu la définition en y faisant rentrer des types à feuilles légèrement pubescentes. D'après Ronniger, le nom correct de la ssp. serait *C. arvense* L. ssp. *strictum* (L.) Gaud.

Nous avons pensé que l'étude cytologique pourrait contribuer à éclairer cette situation embrouillée. Mais pour que cette méthode rende le service qu'on attend d'elle, il est indispensable de l'utiliser sans idée préconçue. Nous avons donc tenté de déterminer nos échantillons de *C. arvense sens. lat.* sur la base des critères morphologiques, sans attribuer une part trop grande à la provenance géographique. L'ennui est évidemment que les caractères morphologiques sont vagues et quantitatifs, la limite entre les deux ssp. étant quelque peu arbitraire. Nous nous sommes basé avant tout sur les caractères indiqués par Schinz et Keller (Exkursionsflora der Schweiz), en les complétant par certaines indications numériques trouvées dans Hegi et dans Binz et Thommen. Nous avons entièrement *renoncé* à utiliser pour distinguer la ssp. *strictum,* le caractère des *feuilles glabres ou ciliées à la base seulement,* bien que ce critère soit pris en considération par Schellmann, le monographe le plus récent du groupe de *C. arvense.* Cet auteur, en effet, remarque dans sa thèse[1] «que la ssp. *strictum* n'est réellement typique que dans les Alpes occidentales. Dans les Alpes orientales, le bord des feuilles est le plus souvent entièrement poilu et on observe de nombreuses formes de passage à la ssp. *commune*». On peut déduire de ce texte que les plantes à feuilles poilues sont considérées par Schellmann comme des formes intermédiaires entre ssp. *strictum* et ssp. *commune.* Nous ne pouvons nous rallier à l'opinion de cet auteur pour les raisons suivantes:

1. Si l'on exclut de la ssp. *strictum* les populations à feuilles entièrement poilues (sur le bord et sur les faces), on va à l'encontre de l'usage établi par la plupart des floristes depuis cinquante ans et on établit une barrière artificielle entre des types alpins dont l'aspect général et l'écologie concordent entièrement. D'ailleurs, les observations qui suivent la diagnose de Gaudin (op. cit., p. 246) montrent que cet auteur déjà considérait comme appartenant à la ssp. *strictum* les individus de montagne à fleurs plus petites et à port érigé; il précise que les feuilles des plantes sauvages sont quelque peu pubescentes («subpubescentibus»).

2. Parmi nos échantillons appartenant d'une matière indiscutable à la ssp. *commune,* nous avons rencontré plusieurs types à feuilles glabres, sur les faces, à peine ciliées à la base et au sommet (par exemple Andelfingen n° 43, côte de Rosières n° 54, Danemark n°s 68 et 69, etc.).

3. Il n'est pas rare de rencontrer dans une même station et parfois dans un espace de quelques mètres carrés, des micromorphes de la ssp. *strictum* dont les uns ont des feuilles glabres et des pédoncules glanduleux (ssp. *strictum* typique), les autres des feuilles pubescentes et des pédoncules sans glandes (ssp. *strictum* f. *molle*), d'autres encore à

[1] La thèse Schellmann n'a pas été publiée, mais nous devons à l'obligeance de M. le Dr Möschl d'en connaître certains passages.

feuilles glabres et pédoncules non glanduleux et enfin des formes à feuilles pubescentes et à pédoncules glanduleux (par exemple Grand-St-Bernard nº 22). Ces observations nous ont convaincu que les caractères de pubescence, la présence ou l'absence de glandes n'avaient pas ici une haute importance systématique et se présentaient sous toutes les combinaisons possibles dans une population donnée. Nous sommes probablement en présence de génotypes distincts et l'existence dans un territoire restreint, de diverses combinaisons de caractères peut, selon toute vraisemblance, être attribuée à des croisements entre ces formes dont l'interfertilité ne paraît pas douteuse. C'est une situation comparable à celle qui se présente dans l'espèce collective *C. holosteoides* (voir p. 308). Des observations semblables ont été faites par d'autres. Par exemple Vierhapper (1923) a trouvé côte à côte sur le versant sud du Grand-St-Bernard une forme à feuilles glabres sur les faces et à pédoncules glanduleux, et un représentant de la forme *molle*. L'auteur insiste sur l'absence d'intermédiaires. Il remarque cependant un peu plus loin que Handel-Mazzetti a récolté dans la région de la Bernina une forme à feuilles glabres et pédoncules sans glandes et une autre à feuilles densément poilues et à pédoncules glanduleux, c'est-à-dire les formes complémentaires des précédentes.

Tout se passe comme s'il y avait eu échanges de gènes entre des formes voisines, ce qui ne peut s'expliquer que par des croisements, et nos récoltes du Grand-St-Bernard, où les quatre types ont été décelés ensemble dans un espace restreint, sont encore plus démonstratives à ce sujet. L'absence d'intermédiaires, dont fait état Vierhapper, nous paraît donc illusoire, car les plantes trouvées par Handel-Mazzetti à la Bernina constituent des intermédiaires entre les deux types de Vierhapper (Grand-St-Bernard), ou si l'on place la question sur le plan de la génétique, elles présentent une autre combinaison de caractères.

Des considérations semblables nous paraissent applicables, *mutatis mutandis,* à la forme *viscidulum* Gremli. Elle est représentée, il est vrai, dans notre collection par des plantes bien typiques, très glanduleuses et fortement glutineuses à l'état frais (par exemple Follaterres nº 19, Buitonnaz nº 21). Vierhapper (loc. cit.) constate que ce micromorphe occupe dans les Alpes de la Suisse méridionale et les chaînes italiennes limitrophes une position relativement isolée. Cependant Chenevard (1910) a décrit sous le nom de f. *alpestre* une plante moins glanduleuse qui semble intermédiaire entre la f. *molle* et la f. *viscidulum*. Ici encore, on pourrait songer au résultat de croisements. En tous cas, la f. *alpestre* Chen. n'est nullement isolée géographiquement. Elle croît mélangée à d'autres types dans une même population, par exemple sur Praspöl (nº 40), val d'Avers (nºs 36 et 37). On trouve même des intermédiaires entre le type à feuilles glabres, de la ssp. *strictum,* et la f. *alpestre* (par exemple Saas-Fee nº 25).

Aucune des formes citées plus haut n'a d'importance géographique comme l'a fait remarquer Vierhapper (op. cit.) et comme le prouvent nos observations. Il n'en est pas de même des types à feuilles étroites et raides qu'on distingue sous le nom de ssp. *suffruticosum* (L.) Koch. Celles-ci ont une distribution nettement méridionale, comme l'a démontré Schellmann[1]. Elles ne se distinguent pas seulement de la ssp. *strictum* par leurs feuilles très étroites et raides, leur port rappelant celui d'*Arenaria grandiflora,* mais par leurs bractées très largement scarieuses, ciliées au bord tout au plus jusqu'au milieu, et par leurs feuilles bordées de cils raides, non ou à peine poilues sur les faces. Les quelques formes à feuilles étroites que nous avons récoltées dans les Alpes de Suisse et qui, au premier abord, se rapprochent de cette sous-espèce (par exemple Gantrisch n° 29, Saas n° 90), ne possèdent pas ces caractères. Leurs feuilles sont fortement pubescentes, leurs bractées ciliées jusqu'à la pointe. C'est pourquoi nous les avons classées comme ssp. *strictum* f. *molle.*

Nous développerons plus loin les raisons pour lesquelles nous pensons que les formes méridionales à feuilles étroites du *C. arvense* nous paraissent mériter un rang plus élevé que celui de simple variété.

Nous basant sur les arguments que nous venons d'indiquer, nous n'avons plus éprouvé de grandes difficultés à répartir notre matériel entre les trois sous-espèces: *commune, strictum* et *suffruticosum.* Certaines formes des vallées alpines, par exemple Grenoble n° 77, Soazza n° 76, Buitonnaz n° 21, qui ont un port robuste et de grandes fleurs, nous ont paru tout de même appartenir à la ssp. *strictum,* parce que leurs pousses stériles étaient glanduleuses. Enfin, il nous est resté un petit nombre de plantes pour lesquelles un diagnostic basé sur la seule morphologie s'est avéré très difficile, par exemple certaines formes de la région du Monte Generoso.

2. Etude cytologique du C. arvense L. sens. lat.

a) Formes à $n = 18$

La mitose a été étudiée surtout sur le matériel du col du Klausen (n° 36). La figure 8 reproduit une métaphase où les 36 chromosomes sont parfaitement détachés les uns des autres comme cela se présente souvent dans les formes à $n = 18$. Les chromosomes, assez courts, sont les uns, courbés en V avec «constriction» médiane ou submédiane, les autres à peu près droits avec une «constriction» subterminale qui apparaît plutôt comme un brusque changement de direction du bâtonnet. La longueur des chromosomes varie entre 1,5 et 2,5 microns. D'un matériel à l'autre, nous n'avons pas observé de différence. Dans plusieurs souches (par exemple Gemmi n° 28, Airolo n° 75) nous avons pu compter avec

[1] Voir note infrapaginale page 240.

précision $2n = 36$. Ailleurs, si le comptage n'a pas été aussi satisfaisant, le résultat, comportant une approximation d'une ou deux unités, ne peut être interprété en faveur d'un autre nombre, car il est dû aux seules imperfections de plaques équatoriales moins lisibles. D'ailleurs, dans notre tableau 2, figure toujours le nombre minimum de chromosomes observés.

Le noyau au repos est semi-réticulé et porte de vingt à trente chromocentres de petite taille. Dans certains noyaux, les chromocentres se despiralisent au profit du réseau qui devient plus visible, ou bien il reste deux à trois chromocentres collectifs.

La méiose a été observée surtout sur des plantes du Gornergrat (n° 24) (figure 9), où on compte exactement 18 chromosomes. Leur diamètre à la métaphase I varie entre 1 et 1,5 micron. D'une manière générale, on ne trouve pas de différences d'un matériel à l'autre et le comptage se fait facilement dans cette espèce, dont les métaphases I et II sont d'une grande clarté. A la diacinèse (figure 10), on n'observe que des bivalents. Sur des métaphases de profil (figure 11), la terminalisation est complète. La plupart des chromosomes ont un centromère subterminal et un seul chiasma; un ou deux paraissent avoir leur centromère submédian et deux chiasmata, mais ce détail est difficile à voir, étant donné la brièveté des éléments.

Le matériel de Capolago (n° 59) se signale par une particularité intéressante. A la métaphase I, à côté des 18 chromosomes habituels, on voit deux corpuscules chromatiques de taille très petite qui sont probablement des satellites (figure 12). Ils ressemblent aux satellites décrits par Holmen (1952) dans *Cerastium alpinum* (race à $n = 54$), mais le filament d'attache n'est pas toujours visible. La présence de deux satellites est d'autant plus remarquable ici qu'aucune autre plante de *Cerastium arvense* à $n = 18$ ne présentait ce phénomène. D'autre part, il est assez rare que des satellites apparaissent à la méiose sur des plaques en vue polaire.

En résumé, le matériel à $n = 18$ est caractérisé par une méiose et une tétradogénèse tout à fait régulières. Les 18 chromosomes sont relativement égaux et à la métaphase II apparaissent souvent groupés par deux (par exemple quatre à cinq groupes de deux dans le matériel du plan de Canjuers, figure 13). Ce phénomène d'association secondaire, la présence dans une plante de Capolago de deux chromosomes satellitifères à la méiose sont des présomptions en faveur d'une polyploïdie et permettent d'envisager $x = 9$ comme un nombre de base probable dans le genre *Cerastium*.

b) Formes à $n = 36$

Dans le matériel côte de Rosières (n° 54), nous avons observé de bonnes métaphases somatiques, sur lesquelles on compte $2n = 72$

(figure 14). Les chromosomes paraissent un peu plus petits que dans les formes diploïdes (1,5 à 2 microns), mais la différence est faible [1]. Les plantes de Gavarnie permettent également de faire une numération précise. La structure du noyau au repos ressemble à celle des plantes à $n = 18$, mais, comme on pouvait s'y attendre, le nombre maximum des chromocentres est plus élevé.

La méiose a été étudiée principalement sur le matériel de Worb (n° 42). A la métaphase I, on compte sans difficulté $n = 36$ (figure 15). Les chromosomes ne sont pas sensiblement plus petits que dans les formes à $n = 18$, mais sont plus rapprochés (diamètre 1 à 1,5 micron). D'une manière générale, la numération est plus difficile à effectuer sur le matériel à $n = 36$ que dans les plantes à $n = 18$. Pourtant l'examen d'une quinzaine de populations d'origine différente n'a révélé aucun autre degré de polyploïdie, et tous les comptages approximatifs (voir tableau 2) peuvent être interprétés comme représentant $n = 36$. Une autre constatation importante est *que la méiose et la tétradogénèse des formes octoploïdes sont entièrement normales*. Les quelques anomalies observées ici ou là sont rares, paraissent limitées à une anthère ou deux et ne semblent pas entraîner de conséquences importantes. Les images de diacinèse ont été étudiées avec soin, dans l'espoir d'y découvrir des multivalents. Cet examen s'est révélé négatif. Dans presque tous les cas où, à un faible grossissement, on inclinerait à croire à la présence d'un ou deux multivalents par noyau, une étude plus attentive au moyen d'un grossissement plus fort montre qu'il s'agit selon toute vraisemblance de phénomènes de superposition ou de juxtaposition. Il est évidemment très difficile de donner la preuve d'un fait négatif. Nous nous croyons cependant autorisé à conclure que, dans le matériel à $n = 36$ comme dans celui à $n = 18$, l'appariement est normal et que le noyau en diacinèse ne comporte que des bivalents (figure 16).

Enfin, le matériel Danemark II/6, qui représente d'après M. Th. Sörensen, qui nous l'a envoyé, un des rares clones femelles qui existent au Danemark, montre un avortement des cellules mères des microspores survenant au stade pachytène. Les premières phases du développement des anthères sont normales, mais au stade indiqué, les noyaux des cellules mères subissent des phénomènes de fragmentation ou de pycnose (figure 17). Puis, la cavité de l'anthère semble obstruée par des substances d'aspect mucilagineux qui s'introduisent entre les cellules mères. Il résulte de cet avortement des fleurs fonctionnellement femelles avec étamines rudimentaires, comme il en existe chez beaucoup de *Caryophyllacées*. Le nombre chromosomique de cette forme n'a pu être établi avec précision, mais il est très probablement octoploïde.

---

[1] Il va sans dire que la comparaison n'est possible qu'entre cellules appartenant à une même assise de la racine.

Notons en passant que les individus femelles de *Cerastium arvense* sont également très rares en Suisse. Nous n'en avons jamais rencontré. Lorsqu'ils se présentent, c'est dans la ssp. *commune;* la ssp. *strictum* n'en offre pas à notre connaissance.

Voyons maintenant dans quelle mesure nos recherches cytologiques peuvent contribuer à éclairer les rapports entre les trois ssp. du *Cerastium arvense* L. *sens. lat.*

Dans le tableau 2 (p. 246), nous avons reporté en premier lieu les échantillons appartenant indiscutablement à la ssp. *strictum,* en second ceux de la ssp. *commune;* sous chiffre III figurent les formes intermédiaires par leur morphologie, entre ces deux sous-espèces et sous chiffre IV les formes de la ssp. *suffruticosum.* Nos investigations ont porté en tout sur 48 plantes différentes.

Tous les individus examinés de la ssp. strictum ont n = 18 et sont donc tétraploïdes. La grande majorité de ceux qui appartiennent à la ssp. commune ont n = 36 et sont octoploïdes. Enfin, la ssp. suffruticosum comprend deux races morphologiques et géographiques: la première tétraploïde, comprenant des plantes à tiges grêles et pauciflores qui habitent le Midi de la France; la deuxième, à tiges robustes et multiflores que nous avons rencontrée en Italie est octoploïde. Ces conclusions confirment dans leurs grandes lignes nos résultats antérieurs (Sö11ner, 1950, 1952 et 1953) en leur apportant toutefois quelques modifications. En effet, nous n'avions pas étudié jusqu'ici de formes intermédiaires; de plus, les plantes de la région du Monte Generoso n'avaient pas été soumises encore à un examen morphologique détaillé. Parmi les formes intermédiaires, habitant comme on pouvait le prévoir les vallées alpines ou le pied des montagnes (par exemple Soazza n° 76, Grenoble n° 77, Airolo n° 75), la plupart ont $n = 18$ et doivent «cytologiquement» être rattachées à la ssp. *strictum.* Il s'agit probablement d'accomodats ou d'écotypes de basse altitude dont l'aspect robuste et les entre-nœuds allongés rappellent les caractères de la ssp. *commune.* Cependant celles que nous avons récoltées nous-même dans la nature avaient plutôt l'écologie de la ssp. *strictum,* c'est-à-dire croissaient sur des rochers ou dans des éboulis, loin des cultures.

Le problème des formes intermédiaires entre ssp. *strictum* et ssp. *commune* que nous posions dans notre introduction taxinomique, se précise donc dans le sens suivant: les plantes à morphologie intermédiaire n'ont pas un nombre chromosomique intermédiaire (par exemple $2n = 54$), comme on aurait pu le supposer. Elles ne sont pas d'origine hybridogène, c'est-à-dire résultant d'un croisement entre ssp. *strictum* et ssp. *commune.* Ce sont bien plutôt des «Annäherungsformen», comme disent les auteurs allemands; qu'il s'agisse de simples accomodats ou d'écotypes (ce qui suppose une mutation) de la ssp. *strictum,* est un point que nous n'avons pas encore éclairci. Des formes intermédiaires

Tableau 2

Echantillon No	Morphologie [1]	Localité	Auteur de la récolte	N.	2 N.	Nombre minimum de chromosomes discernables
	I. ssp. *strictum*					
16bis	Population mélangée: a, b, c	Col du Jorat: 2300 m (cultivé au jardin bot.)	C. Favarger	18	—	
17	c	Valsorey, 2000 à 2500 m	C. Favarger et R. Söllner	18	—	
18	b, e	Ottans près Martigny	idem	18	—	
19	e	Follaterres, graviers du Rhône	idem	18	—	
19bis ter et quater	a, b, e	Rochers des Follaterres	idem	18	—	
20	e	Buitonnaz (cultivé au jardin botanique)	M. Maillard	18	—	
22	c	Grand-St-Bernard (cultivé au jardin botanique)	R. Söllner	18	—	
24	tendant vers e	Gornergrat 3136 m	R. Söllner	18	—	
27	d	Gorges de Gondo	E. Senaud	—	env. 36	35
28	détermination de la variété impossible	Col de la Gemmi	E. Senaud	—	36	
29	b, tendant vers *suffruticosum*	Gantrisch	E. Senaud	—	36–37	
30	d	entre Andermatt et Hospental (cultivé au jardin botanique)	C. Favarger et R. Söllner	18	—	
31	c	Col du Gothard	C. Favarger et R. Söllner	env. 18		16–17
32	a	Col du Klausen	R. Söllner	—	36	
33	tendant vers e	San Bernardino	E. Senaud	—	env. 36	34
34	a	Val d'Avers	E. Senaud	—	36	
38	a	Col de l'Albula	E. Senaud	—	36	
	II. ssp. *commune*					
42	type	Worb	C. Favarger et R. Söllner	36		
43	feuilles glabres	Andelfingen	R. Söllner	35–36		

	II. ssp. *commune* (suite)					
44	type	Glattfelden	R. Söllner	env. 36		29–30
45	type	Neuchâtel, 550 m	C. Favarger	36		
46	*f. eglandulosum*	St-Blaise, 550 m	C. Favarger	env. 36		35
50	type	Creux-du-Van, 1450 m	C. Favarger	35–36		
51	type	Vallée des Ponts (tourbières), 1020 m	C. Favarger	36		
53	type	Côte de Rosières, 1030 m	C. Favarger	36		
54	feuilles glabres	Côte de Rosières (cultivé au jardin botanique)	C. Favarger	—	72	
55	type	Chasseron	Mlle M. Henriod	—	env. 72	65
57	type	Champagnole	C. Favarger	36		
58	type	St-Laurent-du-Jura	C. Favarger	env. 36		29–30
65	type	Scheweningen (Hollande)	R. Söllner	34–36		
68	feuilles glabres	Danemark I/25	Th. Sörensen	env. 36		33–34
69	feuilles glabres	Danemark II/18	Th. Sörensen	env. 36		29–30
73	*f. eglandulosum*	Jardin botanique de Cluj sub nomine: *C. calcicola*			env. 72	
—	?	Cirque de Gavarnie	R. de Litardière	—	72	
58	*f. eglandulosum*	Sur Capolago, 700 m	E. Senaud	—	36	
59	*f. eglandulosum*	Voie ferrée à Capolago, 350 m	C. Favarger et R. Söllner	18+2		(2 satellites)
61	*f. eglandulosum*	Scudellate, 900–1000 m	E. Senaud	—	env. 72	67
62	*f. eglandulosum*	Sur Mendrisio, 650 m	C. Favarger et R. Söllner	18	—	
63	type	Au-dessus de Bellavista, 1300 m	C. Favarger et R. Söllner	env. 36	—	33
74bis	type	En dessous de Bellavista, 900 m	C. Favarger et R. Söllner	35–36		
82	type	Sommet du Monte Generoso, 1704 m	C. Favarger et R. Söllner	36		

Suite page 248

Tableau 2 (suite)

Echantillon N°	Morphologie[1]	Localité	Auteur de la récolte	N.	2 N.	Nombre minimum de chromosomes discernables
	III. Formes intermédiaires					
75	ssp. *strictum:* d tendant vers *commune*	Airolo	R. Söllner	—	36	
76	ssp. *strictum* tendant vers e. Forme très robuste	Soazza	R. Söllner	env. 18		16
77	ssp. *strictum* tendant vers e. Forme robuste	Grenoble	R. de Litardière	17–18		
80	ssp. *strictum:* b. Forme très robuste	Mellig près Adelboden, 1350 m	R. Söllner	—	35–36	
	IV. ssp. *suffruticosum* (L) Koch					
87	plante grêle, tiges pauciflores	Plan de Canjuers (Var)	C. Favarger	18		
88	plante grêle, tiges pauciflores	Vauvenargues (Bouches-du-Rhône), 600 m	P. Le Brun	18		
89	plante robuste, tiges multiflores	Monte Carpegna (sud de Rimini), 1200 m	R. Söllner	36		

[1] La signification des lettres est la suivante:

a = ssp. *strictum* type: feuilles glabres et pédoncules glanduleux
b = ssp. *strictum* f. *molle*: feuilles poilues et pédoncules sans glandes
c = ssp. *strictum*: feuilles glabres et pédoncules sans glandes
d = ssp. *strictum*: feuilles poilues et pédoncules glanduleux
e = ssp. *strictum* f. *viscidulum*

Note. Larsen (1954) a compté $n = 18$ sur une plante (ssp. *strictum*) de la Schynige Platte (2000 m).

entre les deux sous-espèces ont été signalées aussi dans le Jura (par exemple Schinz et Keller, «Kritische Flora der Schweiz», p. 105). Celles-ci nous paraissent devoir être appréciées différemment. En effet, toutes les plantes du Jura que nous avons étudiées ont $n = 36$. Ce sont donc probablement des formes de la ssp. *commune* qui, croissant à des altitudes élevées, offrent par convergence l'habitus de la ssp. *strictum*.

Par contre, les plantes récoltées par Favarger et Söllner à Capolago (nº 59) et sur Mendrisio (nº 62) avaient les caractères morphologiques de la ssp. *commune*. Nous ne pouvons dire grand-chose de leur écologie, car nous les avons trouvées, la première entre les cailloux de la voie ferrée du Monte Generoso, la seconde au bord de la route de Mendrisio à Bellavista. A moins de renoncer à l'emploi des caractères morphologiques, nous devons conclure qu'il existe des *Cerastium arvense* ssp. *commune* à $n = 18$, c'est-à-dire possédant le nombre chromosomique de la ssp. *strictum,* ou *autrement dit le critère cytologique ne coïncide pas absolument avec les critères morphologiques.* Cette réserve ne doit cependant pas faire oublier que dans la très grande majorité des cas étudiés, la correspondance entre le nombre chromosomique et l'écologie d'une part, la morphologie de l'autre, est remarquablement bonne dans l'espèce collective *C. arvense* L.

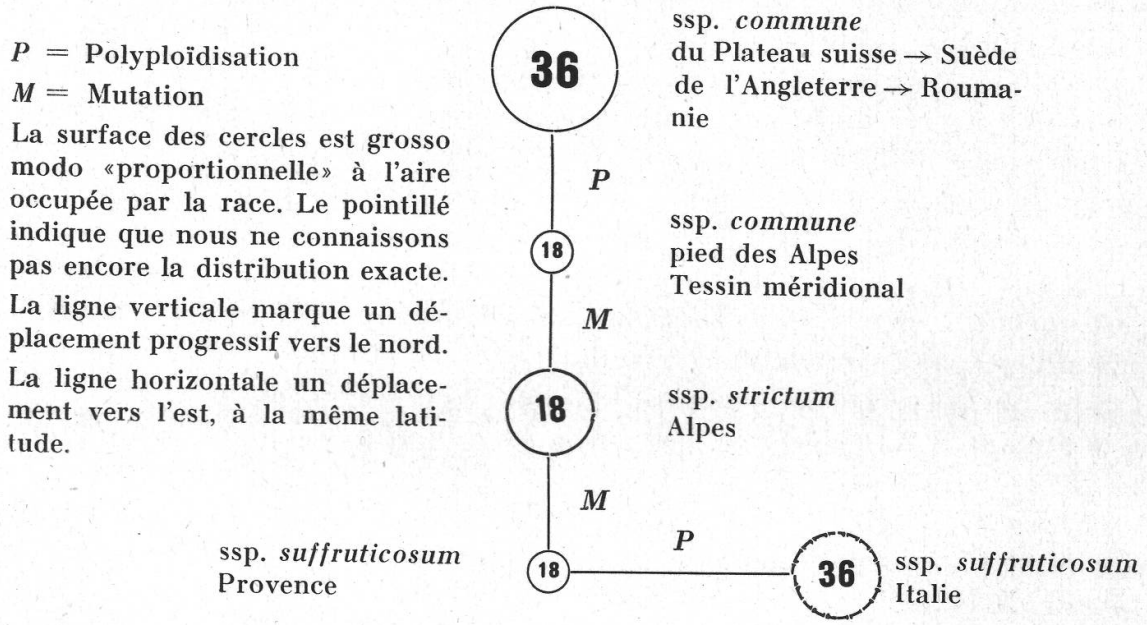
La ssp. *strictum* nous a paru d'emblée (cf. Söllner, 1950) plus ancienne phylogénétiquement que la ssp. *commune*. On peut avancer en faveur de cette hypothèse plusieurs arguments: *l'écologie tout d'abord.* La ssp. *strictum* se rencontre dans des associations alpines et subalpines très variées, avec une préférence marquée pour les pelouses sèches, les éboulis et les rochers (*Potentilletum caulescentis* d'après Rübel [1930] et certainement encore dans d'autres associations rupicoles sur silice). Elle donne l'impression dans nos Alpes d'être un élément spontané, autochtone et indépendant de l'homme. La ssp. *commune* par contre se rencontre le plus souvent dans des groupements végétaux plus ou moins influencés par l'homme. De plus, l'extension de cette sous-espèce vers le nord paraît se poursuivre encore de nos jours (cf. Hegi, p. 370).

La ssp. strictum est certainement voisine de la ssp. suffruticosum telle qu'elle se présente dans le Midi de la France. Or cette dernière, avec ses fleurs relativement petites, ses hampes pauciflores, nous paraît la plus primitive du groupe.

Nous avions admis précédemment que la ssp. *strictum* avait donné naissance directement par doublement de son nombre chromosomique à la ssp. *commune*. Depuis que nous avons découvert dans le Tessin méridional des individus de la ssp. *commune* à $n = 18$, nous devons modifier notre point de vue dans le sens suivant: la ssp. *strictum,* par mutation, a produit la forme tétraploïde de la ssp. *commune* (celle-ci actuellement très localisée), et cette dernière, par polyploïdisation, a donné naissance à la forme habituelle à $n = 36$ de la ssp. *commune*.

Cela revient à diminuer l'importance de la polyploïdie comme facteur d'évolution au profit de la mutation génique. La polyploïdie garde d'ailleurs son influence comme facteur d'isolement; peut-être a-t-elle aussi joué un rôle dans le grand pouvoir d'expansion de la ssp. *commune*.

La façon dont nous envisageons actuellement la phylogénie de l'espèce collective *C. arvense* L. peut être représentée par le schéma suivant:



Il est intéressant de souligner une fois de plus qu'*une forme alpine (ssp. strictum) est l'ancêtre d'une ssp. répandue dans les plaines d'Europe centrale,* et non l'inverse, comme paraissent l'avoir admis implicitement plusieurs auteurs qui voient dans la ssp. *strictum* une collection de races montagnardes (Hochgebirgssippen), sans doute issues des formes de basse altitude. *La forme alpine est d'ailleurs étroitement liée à une souche provençale méditerranéenne.* Cet exemple n'est pas isolé. Nous en reparlerons dans nos conclusions générales.

Au point de vue taxinomique, il nous paraîtrait opportun, comme nous l'avons déjà proposé (Söllner, 1952), de grouper en une espèce particulière toutes les formes méridionales à feuilles étroites, à fascicules de feuilles axillaires en aiguilles (*juniperus*-artige Beblätterung der Achselsprosse) à bractées largement scarieuses, non ciliées jusqu'à la pointe; puisque cette espèce comprend deux races chromosomiques différant également par la distribution géographique [1].

Quant au reste de l'espèce collective, on pourrait continuer à le diviser en ssp. *strictum* et ssp. *commune*. Bien que chacune de ces sous-

[1] La forme à $n = 36$ du Monte Carpegna, c'est-à-dire notre ssp. *orientale* nous paraît correspondre au *Cerastium rigidum* (Scop) Vitm. Cf. Handel Mazzetti, 1905.

espèces comprenne d'assez nombreux micromorphes, elles ne sont pas aussi artificielles que le pense Vierhapper (1924), puisqu'elles représentent des unités sur le triple plan caryologique, géographique et écologique. Les caractères morphologiques qui servent à les distinguer sont, ainsi que nous le disions plus haut, plutôt quantitatifs et parfois difficiles à apprécier. Ceci n'a rien d'étonnant, puisqu'ils sont, en partie tout au moins, liés à la polyploïdie [1].

Comme les taxinomistes répugnent en général à utiliser comme critère le nombre chromosomique, nous avons tenté de voir si l'analyse

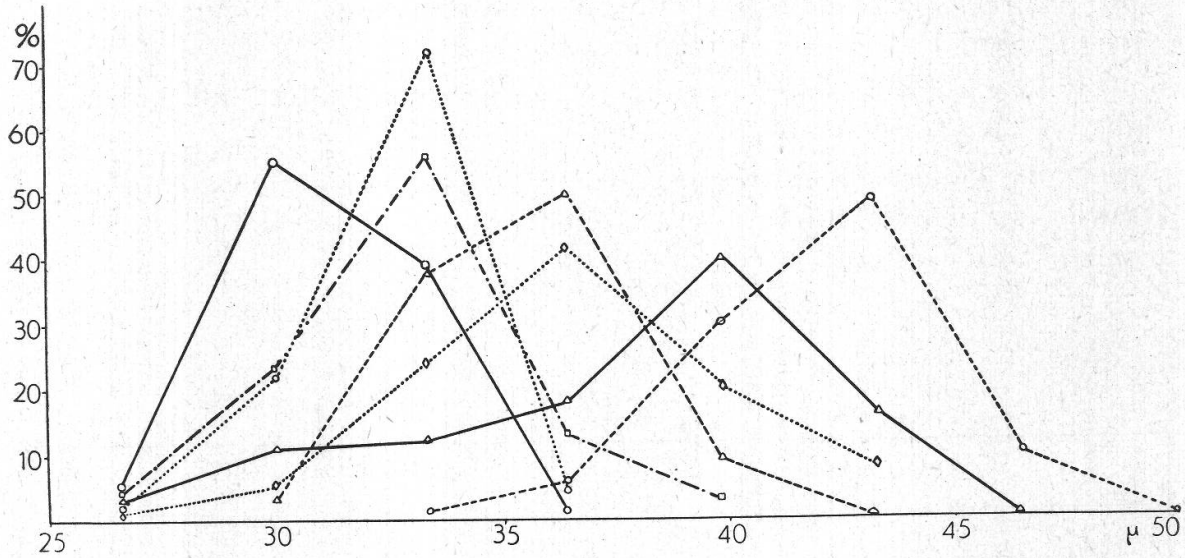


Figure II
Courbes de fréquence du pollen chez *Cerastium arvense* L. *sens. lat.*

Formes à $n = 18$	Plan de Canjuers	○———○
	Grenoble	□—·—·—·—·□
	Gemmi 1286	○·····○
Formes à $n = 36$	Côte de Rosières	◊·····◊
	Danemark I/25	△— — — —△
Octoploïdes artif. (Colchicine)	Gemmi 1288	△———△
	Col du Jorat 503	○— — — —○

biométrique serait d'un certain secours dans la distinction des deux sous-espèces *strictum* et *commune*. Nous nous sommes adressé avant tout aux grains de pollen dont la taille est souvent sous la dépendance du génome. Le résultat de notre étude apparaît dans le tableau 3 et sur la figure II. La récolte du pollen chez les *Cerastium* n'est pas particulièrement facile, celui-ci n'étant jamais produit simultanément par toutes les étamines. En règle générale, les étamines épisépales sont mûres

[1] Plus exactement liés à une combinaison de gènes que la polyploïdie a maintenue ou exaltée, puisqu'il existe des formes de la ssp. *commune* à $n = 18$.

avant les autres. Pour éviter d'entraîner des grains non mûrs, nous avons procédé comme suit: une vingtaine de fleurs de chaque plante à étudier ont été récoltées et placées sur des lames de verre, le pédoncule étant tourné vers le haut. Au bout de trois jours de séjour dans un local sec et chaud, on peut penser que la plupart des grains mûrs sont sortis des anthères. Nous avons fait alors sur chaque lame un montage du pollen dans la glycérine-gélatine au vert de méthyle selon la méthode de Wodehouse (1935). Cette méthode colore parfaitement les grains de pollen et le montage en préparations persistantes permet de faire des mesures à n'importe quel moment. De telles récoltes de pollen ont été faites en 1951, 1952 et 1953. Toutes nos mesures chez *Cerastium arvense* ont porté sur les récoltes de l'année 1953.

Pour chaque souche, nous avons mesuré 500 grains (300 seulement dans: col du Jorat, n° 16ter).

Dans le tableau ci-dessous, à côté des ssp. *strictum* et *commune,* figurent également un représentant tétraploïde et un octoploïde de la ssp. *suffruticosum* (n°s 87 et 89).

Tableau 3

Dimension des grains de pollen de *Cerastium arvense* L. *sens. lat.*

Plante étudiée	N° échantillon	σ	Moyenne
A. Formes à n = 18			
Gemmi	28bis	3,3	32,6 ± 0,10
Col du Jorat	16ter	1,5	33,0 ± 0,06
Grenoble	77	7,0	32,8 ± 0,21
Buitonnaz	20	4,6	33,4 ± 0,14
Plan de Canjuers	87	3,6	31,2 ± 0,11
B. Formes à n = 36			
Côte de Rosières	54	11,3	36,6 ± 0,34
Soliat	50	6,1	36,1 ± 0,18
Danemark	68	5,2	35,5 ± 0,16
Danemark	69	8,8	37,5 ± 0,27
Monte Carpegna	89	3,5	34,3 ± 0,11

Nos mensurations montrent clairement que les formes à $n = 36$ ont des grains de pollen un peu plus grands que celles à $n = 18$, la différence entre les plantes les plus voisines sous ce rapport (n°s 20 et 89) étant supérieure à l'erreur probable de la moyenne. Les courbes de la figure II conduisent à la même conclusion: le mode pour les formes tétraploïdes correspondant en général au diamètre 33,3 microns, celui des formes octoploïdes au diamètre 36,6 microns.

Dans la ssp. *suffruticosum,* la forme à $n = 18$ a des grains un peu plus petits que ceux de la ssp. *strictum* (mode à 30 microns) et la forme à $n = 36$ a des grains plus petits que ceux de la ssp. *commune* (mode à 33,3 microns). La différence de taille entre les deux races chromosomiques de la ssp. *suffruticosum* est à peu près la même qu'entre les ssp. *strictum* et *commune.*

La déviation standard (σ) est, d'une manière générale, un peu plus grande dans les formes à $n = 36$ que dans celles à $n = 18$ [1], ce qui indique une variabilité de taille du pollen légèrement supérieure chez les plantes octoploïdes.

Dans presque toutes nos préparations de pollen, à côté des grains normaux et turgescents, nous avons remarqué une certaine proportion de grains plus petits que la moyenne, à membrane proportionnellement plus épaisse et d'aspect ratatiné (figure 18). La proportion de ces grains anormaux varie d'une souche à l'autre. Certains individus n'en présentent qu'un nombre réduit, inférieur à 10 % (par exemple Grenoble n° 77, Monte Carpegna n° 89). Ailleurs, la proportion de grains avortés n'est pas loin d'atteindre le 50 % de tous les grains (par exemple plan de Canjuers n° 87, Buitonnaz n° 20, côte de Rosières n° 54). Ces grains anormaux n'ont pas été pris en considération dans les mesures biométriques exposées plus haut. La faculté de produire une forte proportion de grains avortés paraît constante dans un individu donné; du moins, l'avons-nous observée régulièrement au cours des trois années où nous avons étudié le pollen de *C. arvense.* Elle n'est pas en rapport avec le degré de polyploïdie, puisqu'on la trouve aussi bien dans les formes à $n = 18$ que dans celles à $n = 36$. Enfin, elle n'est pas non plus déterminée par un trouble visible de la méiose, car la méiose et la tétradogénèse des plantes qui présentent cette particularité sont normales, ainsi que nous l'avons dit ci-dessus. Les grains de pollen avortés paraissent des grains qui, pour une raison inconnue, n'achèvent pas leur croissance.

Dans le matériel côte de Rosières, nous avons mesuré cinquante de ces grains. La taille la plus fréquente (70 %) est 26,7 microns, alors que le mode des grains normaux est 36,6 microns. En général, la même anthère livre à la fois des grains normaux et avortés, comme le révèlent les préparations de pollen sur lesquelles quelques anthères étaient restées.

La propriété en question nous paraît en rapport avec une tendance plus ou moins prononcée chez *Cerastium arvense* à l'unisexualité par avortement des anthères, tendance qui atteint son maximum dans les

---

[1] Dans un travail antérieur (Söllner, 1952), nous avions admis que la courbe de fréquence des formes octoploïdes était bimodale, celle des formes tétraploïdes étant unimodale. Ce point de vue doit être révisé. En effet, nos premières courbes portaient sur 100 grains seulement, de plus, nous avions essayé d'apprécier la demi-division de notre micromètre oculaire, ce qui s'est révélé par la suite inadéquat. Il n'en reste pas moins vrai que la variabilité de taille des grains de pollen est un peu plus forte dans les plantes octoploïdes.

clones fonctionnellement femelles (comme par exemple Danemark n° 70). En effet, F a v a r g e r (communication orale) a observé dans la plante de Buitonnaz n° 20, où précisément le pollen avorté est très abondant, un certain nombre de fleurs à étamines avortées rappelant celles de la plante n° 70 du Danemark. Le *Cerastium arvense* ssp. *suffruticosum* du plan de Canjuers en offrait aussi quelques-unes.

Un autre caractère que nous avons tenté d'apprécier par la méthode biométrique est la taille des graines. Cependant, les graines de *Cerastium* ayant une forme assez peu régulière, se prêtent mal à des mensurations. Aussi avons-nous essayé de comparer indirectement leurs volumes en les pesant. Comme il est peu vraisemblable que la densité des graines diffère d'une race chromosomique à l'autre, nous avons admis qu'à des poids plus élevés correspondaient des volumes plus grands.

De chaque clone nous avons pesé avec précision 200 graines [1] soigneusement débarrassées de toute impureté. Toutes les graines venaient de la récolte de 1952. Voici les résultats de ces mesures:

Tableau 4

Plante étudiée	N° échantillon	Poids de 100 graines en grammes	
A. Plantes à n = 18			
Vauvernargues	88	0,0228	Moyenne 0,0237 Ecart entre les extrêmes: 0,0132
Plan de Canjuers	87	0,0253	
Col du Jorat	16ter	0,0190	
Andermatt	30bis	0,0234	
Buitonnaz	20	0,0220	
Buitonnaz	21	0,0215	
Ottans	18bis	0,0234	
Grenoble	77	0,0322	
B. Plantes à n = 36			
Côte de Rosières	54	0,0294	Moyenne 0,0306 Ecart entre les extrêmes: 0,0172
Worb	42	0,0275	
Andelfingen	43	0,0384	
St-Laurent-du-Jura	78	0,0283	
Soliat	50	0,0302	
Hollande	65	0,0378	
Monte Carpegna	89	0,0319	
Danemark	68	0,0212	

D'une manière générale, les formes à $n = 36$ ont des graines plus lourdes que celles à $n = 18$; cependant, ce critère ne peut être pris en considération pour différencier par exemple la ssp. *strictum* de la ssp. *commune,* car il y a des transgressions. C'est ainsi que la plante Gre-

[1] Sauf pour les nos 88, 30bis et 65, pour lesquelles cent graines seulement étaient à notre disposition.

noble n° 77, qui est un «*strictum*» de plaine morphologiquement assez près de la ssp. *commune,* a des graines aussi lourdes que la plupart des formes à $n = 36$, plus lourdes même que la moyenne de celles-ci. Inversement, la forme Danemark n° 68 a des graines dont le poids est inférieur à la moyenne des plantes à $n = 18$.

De telles transgressions n'existent pas pour le pollen. Il est vrai que notre analyse du pollen a porté sur un nombre plus restreint d'individus. Il n'est pas surprenant d'ailleurs que le poids des graines, qui dépend de tant de facteurs, se montre un moins bon indice de la polyploïdie que la taille d'une cellule pollinique. Il va sans dire que les graines pesées par nous venaient toutes d'individus cultivés au jardin botanique dans des conditions très voisines. La variabilité de la taille, enfin, paraît de nouveau un peu plus forte chez les octoploïdes.

En résumé, l'étude biométrique des grains de pollen et dans une moindre mesure celle des graines, permet en général de déceler une différence entre les formes de *C. arvense* à $n = 18$ et à $n = 36$. Elle peut servir de méthode auxiliaire pour apprécier taxinomiquement certaines formes intermédiaires, par exemple celles des vallées alpines qui ont une morphologie de «*commune*», mais une écologie de «*strictum*», et cela sans recourir à un comptage chromosomique. Nous relèverons cependant qu'une numération au moins approximative des chromosomes, par la méthode au carmin acétique, est sensiblement plus rapide que la mesure de 500 grains de pollen!

Il nous a paru intéressant aussi de comparer la fertilité des plantes tétraploïdes et octoploïdes. Nous avons utilisé pour cela la méthode simple préconisée par Peterson (1936) dans son étude sur *Stellaria.* De chaque individu nous avons prélevé vingt capsules à peu près mûres, mais avant l'ouverture, pour éviter toute perte de graines, et avons établi un indice de fertilité F en divisant le nombre total des graines par celui des capsules. L'opération a été répétée deux ans de suite, soit en 1952 et 1953. Les résultats sont consignés dans le tableau 5.

On remarquera tout d'abord que le nombre moyen de graines par capsule reste à peu près constant dans un même clone d'une année à l'autre. L'indice de fertilité varie beaucoup d'un clone à l'autre et cela aussi bien chez les tétraploïdes (écart maximum en 1953: 20) que chez les octoploïdes (écart maximum en 1953: 23). Il y a des clones peu fertiles, par exemple Buitonnaz et côte de Rosières. C'est précisément dans ces derniers que nous avons relevé les plus fortes proportions de pollen avorté. La fertilité est peut-être en moyenne légèrement abaissée dans les octoploïdes (moyenne des deux années pour tous les clones étudiés: 17 graines) par rapport aux tétraploïdes (moyenne des deux années pour tous les clones étudiés: 22 graines). Cela n'empêche pas que certaines plantes à $n = 36$ soient presque aussi fertiles que les plus fertiles des individus à $n = 18$.

Tableau 5

Plante étudiée	N° échantillon	F	
		1952	1953
Formes à n = 18			
Andermatt	30bis	17	18
Soazza	76	38	34
Gemmi	28bis	33	28
Col du Jorat	16ter	22	26
Buitonnaz	20	11	14
Buitonnaz	21	9	14
Formes à n = 36			
Côte de Rosières	54	6	6
Danemark	69	31	29
Soliat	50	25	17
Glattfelden	44	14	9
Andelfingen	43	23	19
Danemark	66	10	9

Enfin, la culture au Jardin botanique de Neuchâtel d'une quarantaine de clones de provenance différente et comprenant un nombre sensiblement égal de formes à $n = 18$ et à $n = 36$, nous a permis de faire quelques observations utiles. Les formes tétraploïdes sont d'une manière générale un peu plus délicates; parmi nos «*strictum*» de provenance alpine, plusieurs souches ont péri au cours de nos recherches (1947 à 1954), par exemple Valsorey n° 17bis, St-Gothard n° 31. Il s'agissait probablement d'écotypes étroitement adaptés au climat de l'étage alpin. Celles qui ont prospéré ont formé des touffes qui ne tendaient pas beaucoup à s'accroître. Par contre, les octoploïdes sont bien plus faciles à cultiver. Non seulement, aucune de nos souches à $n = 36$ n'a péri, mais la plupart montrent un pouvoir d'expansion fort remarquable. Par la production de stolons souterrains, les touffes s'agrandissent chaque année et envahissent de nouveaux territoires. Le pouvoir de multiplication végétative compense ainsi largement une fertilité un peu plus faible.

Remarquons à ce sujet que certains clones à $n = 18$ sont aussi doués d'une «agressivité» non négligeable. Tel est par exemple Buitonnaz n° 20. Or, précisément cette souche est parmi les moins fertiles qui soient.

Ces observations cadrent avec ce que l'on sait en général de l'aptitude à la multiplication végétative des polyploïdes, par exemple avec les études de Rohweder (1937) sur les différentes espèces du genre *Dianthus,* pour ne citer qu'un exemple ayant trait à des *Caryophyllacées.*

3. Recherches cytogéographiques sur l'espèce collective C. arvense L. sens. lat.

Dès le début de nos recherches, nous avons été frappé par le fait que les formes à $n = 18$ de *C. arvense* habitaient les Alpes, tandis que les formes à $n = 36$ étaient répandues dans les plaines d'Europe centrale et occidentale ainsi que dans le Jura. Depuis lors, nos premières observations ont été sans cesse confirmées, en ce sens que dans le domaine des Alpes de Suisse (de la vallée du Trient à l'Engadine), y compris les vallées alpines, nous n'avons jamais trouvé que des plantes tétraploïdes. Par contre, en dehors d'un territoire allant approximativement de la Provence au Tyrol, et limité au nord par les Préalpes, toutes les plantes que nous avons étudiées étaient octoploïdes. *Les deux races chromosomiques s'excluent donc de leurs domaines respectifs* ainsi que nous l'admettions déjà en 1950.

Sur les figures III et IV nous avons représenté à l'échelle de la Suisse (figure III), puis de l'Europe centrale et occidentale (figure IV), la répartition des deux races telle qu'elle apparaît à la suite de nos recherches et des quelques numérations d'autres auteurs signalées dans notre introduction (cf. p. 236—237).

Si l'on excepte le Tessin méridional où les domaines des deux races s'intriquent légèrement, la situation, au moins sur le territoire helvétique, est claire. En dehors des limites de la Suisse, nos investigations sont encore trop peu nombreuses pour permettre de tirer des conclusions très solides. Nous manquons par exemple de documents sur la cytologie des plantes de l'Italie du Nord (Piémont, Lombardie). Malgré ces lacunes que nous espérons combler par la suite, nous pouvons tenter dès maintenant d'expliquer les faits de répartition que montrent nos cartes en les rattachant à des circonstances historiques.

Le berceau de l'espèce collective *Cerastium arvense* nous paraît être le domaine méditerranéen, plus particulièrement les montagnes de Provence où se trouve la forme à $n = 18$ de la ssp. *suffruticosum*. D'après la carte, non publiée, de Schellmann, le territoire de la ssp. *strictum*, également à $n = 18$, jouxte au sud-ouest, celui de la ssp. *suffruticosum*. Il est donc légitime de penser que ces deux formes ont eu un ancêtre commun ou que la première est issue de la deuxième. La ssp. *strictum* était probablement répandue dans les Alpes à la fin du Tertiaire. Pendant les glaciations, cette plante s'est repliée sur les territoires refuges du sud-ouest ou du sud-est des Alpes, mais elle a dû se maintenir aussi sur les «nunataks», par exemple dans les Préalpes. Enfin, l'extension des glaciers a sans doute entraîné l'espèce sur le front des moraines alpines, par exemple au nord-ouest et au nord du Jura. Dans ce territoire, soumis vraisemblablement à des conditions climatiques assez sévères, la forme octoploïde (ssp. *commune*) ayant pris naissance, a dû éliminer assez rapidement la race à $n = 18$. Après la dernière glaciation,

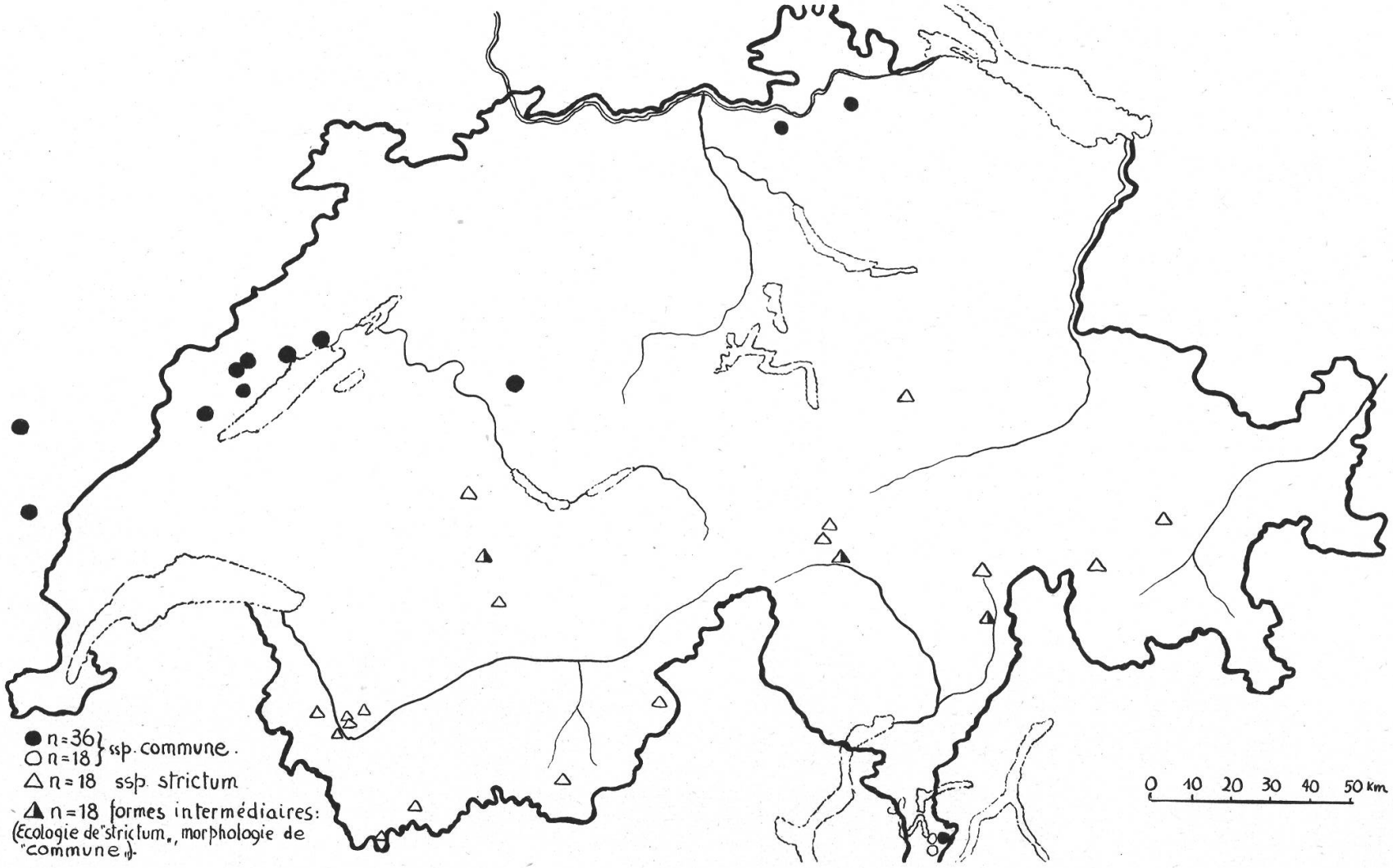


Figure III. Distribution en Suisse des formes à $n = 18$ et des formes à $n = 36$ du *Cerastium arvense* L.

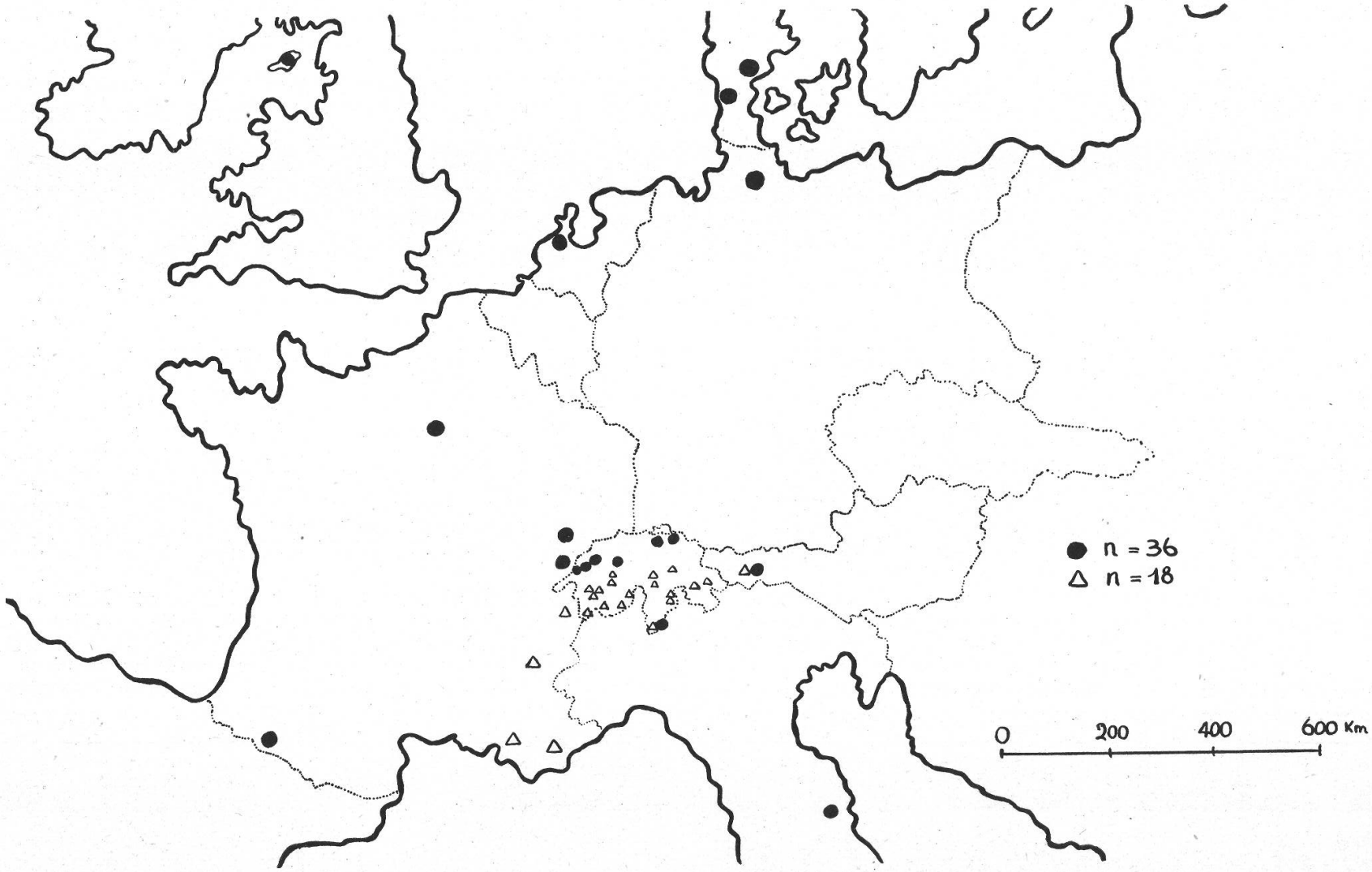


Figure IV. Distribution en Europe des formes à $n = 18$ et des formes à $n = 36$ du *Cerastium arvense* L.

la race à $n = 36$ s'est répandue dans le Jura, où actuellement encore elle abonde, et a commencé à la fois vers le nord et vers le sud un mouvement d'immigration qui n'est sans doute pas encore achevé à l'heure actuelle. En effet, Hegi (t. III, p. 376) rapporte qu'au temps de Linné on ne connaissait qu'une localité de cette espèce en Suède méridionale (Scanie). Actuellement, il en existe environ 70 dans ce pays, et cela même dans les provinces du centre et du nord (Dalécarlie, Nordland).

Etant donné le caractère plus ou moins anthropophile du *C. arvense* ssp. *commune,* il est probable qu'une grande partie du territoire que cette ssp. occupe de nos jours a été gagnée à l'époque historique.

Un fait curieux dans la distribution en Suisse de la ssp. *commune* est sa rareté relative sur le Plateau, contrastant avec sa fréquence dans le Jura. Par exemple, les flores régionales de Berne, Fribourg, des environs de Winterthour indiquent le détail des localités du *C. arvense* qui, dans ces contrées, est une plante relativement rare. Nous avons parcouru nous-même de vastes régions du Plateau dans les cantons d'Argovie, de Lucerne et de Berne sans en rencontrer un seul exemplaire. Dans le canton de Zurich, nous ne l'avons trouvé qu'à Andelfingen et à Glattfelden [1], c'est-à-dire dans la partie septentrionale du canton.

Nous pensons que la densité des populations de *C. arvense sens. lat.* dans le Jura et dans les Alpes tient au fait que ces régions sont proches des territoires où l'espèce a survécu pendant les glaciations (nunataks ou massifs refuges dans les Alpes, bordure occidentale et septentrionale des moraines alpines, à proximité immédiate du Jura). Malgré son grand pouvoir d'expansion, la forme octoploïde (ssp. *commune*) n'a pu que lentement envahir le territoire laissé libre par les glaciers, et cela aussi bien en direction du nord de l'Europe qu'à travers le Plateau suisse. Dans les vallées alpines, la forme octoploïde ne paraît pas avoir pénétré. Dans sa flore des Grisons, Braun-Blanquet (1932) indique pour la ssp. *commune:* «Sehr selten und zum Teil vielleicht nur verschleppt.» Une des localités que ce savant indique (Soazza) se rapporte selon nous à une forme morphologiquement intermédiaire; mais son nombre chromosomique ($n = 18$) et son écologie la rattachent à la ssp. *strictum.* En Valais, les formes de la vallée du Rhône que nous avons vues ont toutes $n = 18$ et l'écologie de la ssp. *strictum.* Les peuplements des vallées alpines représentent pour nous des stations abyssales de la ssp. *strictum* et n'ont rien à voir avec les formes du Plateau.

Quant à la distribution des races chromosomiques au sud des Alpes, nous n'avons pu encore l'étudier en détail, sauf dans le Tessin méridional. Le collecteur de graines du jardin botanique, E. Senaud, nous ayant rapporté des matériaux du Monte Generoso, nous avons observé que ceux-ci comprenaient à la fois des plantes à $n = 18$ et d'autres à

[1] Localités aimablement communiquées par le professeur A.-U. Däniker.

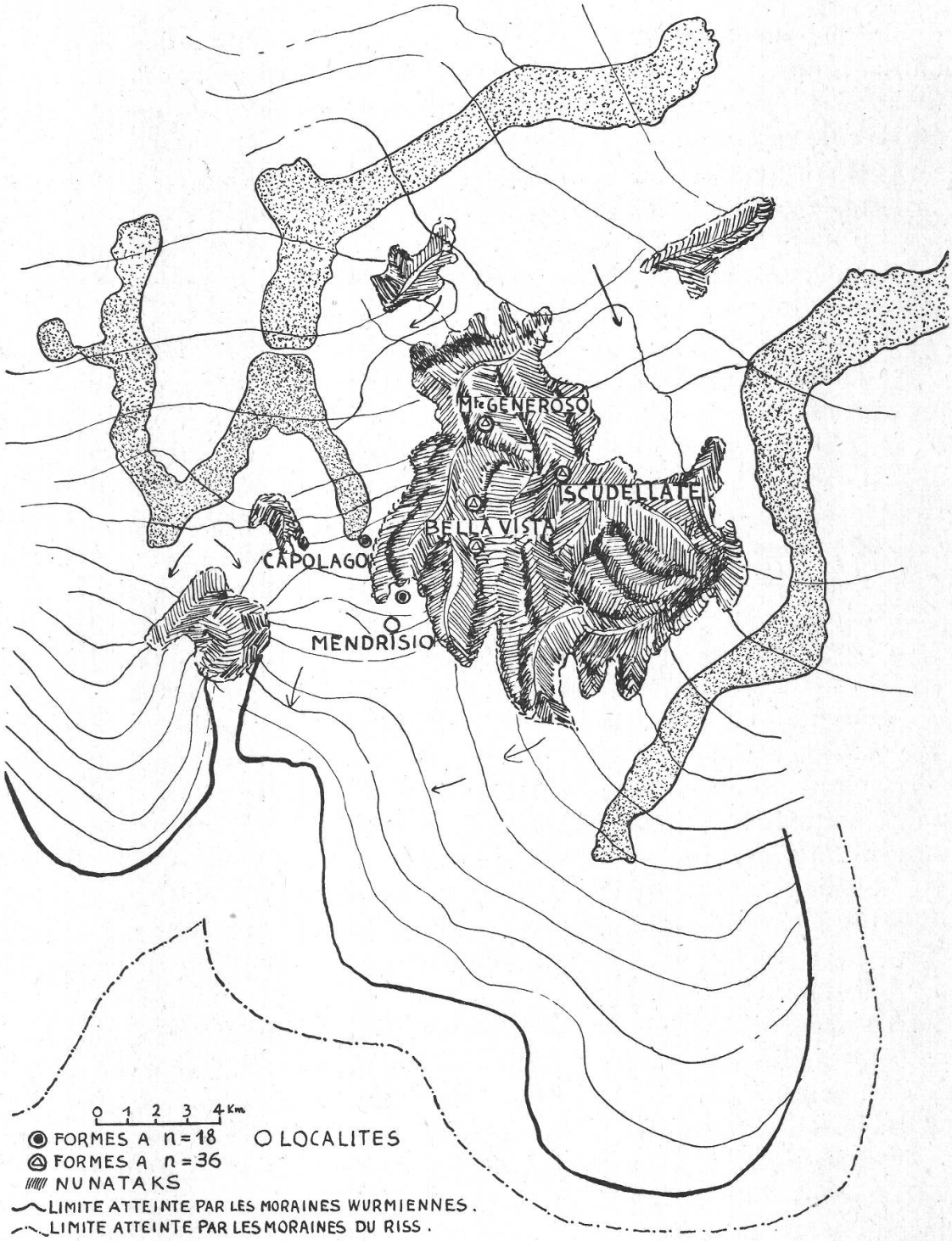


Figure V
Distribution des formes à $n = 18$ et $n = 36$ du *Cerastium arvense* L. dans la région du Monte Generoso (croquis géologique d'après Annaheim, 1935).

$n = 36$. Nous avons pensé que cette région méritait un examen détaillé. En mai 1952, en compagnie du professeur Favarger, nous avons parcouru le Monte Generoso et avons fixé des plantes de *Cerastium arvense* à diverses altitudes, de Capolago (350 m), et de Somazzo sur Men-

drisio (650 m) jusqu'au point culminant. La distribution des deux races chromosomiques au Monte Generoso est représentée sur la figure V. Cette distribution pose un certain nombre de problèmes que nous allons essayer de résoudre.

1. Il n'est certes pas étonnant qu'il existe une région en Europe centrale où les aires des deux races chromosomiques se touchent. Encore faudrait-il démontrer que le territoire de la forme octoploïde s'étend aussi au pied sud des Alpes, par exemple à proximité du front méridional des glaciers quaternaires. Faute de matériel de la Lombardie, nous ne pouvons considérer la chose comme démontrée. En effet, la forme à $n = 36$ que nous avons découverte au Monte Carpegna appartient à la ssp. *suffruticosum* et ne paraît pas directement apparentée à la ssp. *commune*.
2. Le fait le plus singulier dans la région du Monte Generoso est que la forme tétraploïde ne se rencontre que dans l'étage inférieur, à Capolago et sur Mendrisio, où elle n'est d'ailleurs pas abondante. Par contre, dès l'altitude de 700 m et jusqu'au sommet de la montagne, on ne trouve que des plantes octoploïdes. Celles-ci sont très fréquentes dans les parties non boisées: murs et rocailles des environs de l'hôtel, landes à *Sarothamnus, Calluna* et *Nardus* du flanc oriental, entre Bellavista et le terminus du funiculaire. Autrement dit, on assiste ici à un renversement de la situation que nous avons décrite dans le reste des Alpes. Cette distribution est d'autant plus singulière que, d'après les géologues, le massif du Monte Generoso, du moins dans sa plus grande partie, n'a pas été recouvert par les glaciers. On s'attendrait donc à une situation relative des deux races chromosomiques exactement inverse de celle que nous avons observée: la forme à $n = 18$ au sommet et la forme à $n = 36$ au pied de la montagne.

On pourrait supposer que pendant les glaciations, des plantes à $n = 18$ réfugiées au sommet du Monte Generoso soient devenues octoploïdes, comme cela c'est vraisemblablement passé sur le front nord et nord-ouest des moraines alpines. Mais on ne comprendrait pas pourquoi, à Capolago, à 350 m d'altitude, et sur Mendrisio, à 650 m, il serait resté des individus tétraploïdes, dans une région qui, d'après la carte des glaciations quaternaires, devait être recouverte par les glaces. En effet, d'après Annaheim (1935), on a trouvé de l'erratique à l'Alpe di Melano (920 m) et au-dessus de Somazzo sur Mendrisio (700 m). La carte des glaciations que donne cet auteur montre clairement que les deux stations où nous avons trouvé la forme à $n = 18$ étaient recouvertes par les glaces. Cette hypothèse nous paraît donc devoir être écartée.

Nous pensons plutôt que les formes à $n = 18$ rencontrées par nous à Capolago et au-dessus de Mendrisio ont atteint ces localités à une

époque plus récente. Ce seraient des formes abyssales issues de la ssp. *strictum* (voir pour la phylogénie p. 250) qui, d'après Chenevard (1910), est fort répandue dans le Haut-Tessin, et d'après Schröter (1926), «descend» même jusqu'à Chiasso (240 m) et au bord de la Maggia (340 m).

On sait combien sont fréquentes au Tessin ces stations abyssales de plantes alpines.

Ces formes à $n = 18$ «descendues» dans la plaine, comme d'ailleurs nous l'avons observé à Martigny et aux Follaterres et qui, dans le Tessin méridional, ont pris, à la suite peut-être d'une mutation de gène, l'habitus de la ssp. *commune,* ont pu donner naissance par doublement de leur génome aux plantes à $n = 36$ que l'on rencontre à partir de 700 m environ au Monte Generoso. L'extension de celles-ci dans le haut de la montagne nous paraît due avant tout à l'activité humaine. On sait combien la végétation du flanc oriental a été dégradée, entre Bellavista et le sommet: construction du funiculaire, destruction partielle de la forêt et son remplacement par une lande floristiquement pauvre, pâturage intensif. C'est précisément dans ces stations fortement modifiées par l'homme que la forme octoploïde est abondante.

Nous reviendrons sur ces faits dans nos considérations générales.

Concernant la distribution en Europe des deux races chromosomiques, le fait que jusqu'à présent seule la forme à $n = 36$ ait été décelée en dehors du domaine alpin, n'implique pas l'absence complète de la forme à $n = 18$ dans le reste de l'Europe. Il est même vraisemblable que les plantes des Carpathes ou du Tatra qui existent sous les noms de *C. Lerchenfeldianum* Schur. ou de *C. Raciborskyi* Zapal. et dont la morphologie est voisine de celle de la ssp. *strictum* soient tétraploïdes. Dans les Pyrénées, d'après Rouy et Foucaut (1896), il y aurait au moins deux variétés se rattachant à la ssp. *strictum* dont on pourrait présumer qu'elles ont $n = 18$. La seule plante de cette région que nous ayons fixée était un «*commune*» à $n = 36$. On voit qu'il reste encore bien des recherches à accomplir pour se faire une idée de la répartition actuelle en Europe de la forme à $n = 18$ que nous considérons comme un type tertiaire-alpin.

Enfin, rappelons que Miss Brett (1952) a compté $n = 18$ sur une plante du Canada, ce qui pose la question d'une éventuelle migration au Tertiaire de la forme primitive à $n = 18$ en Amérique du Nord. En effet, s'il s'agissait d'une introduction récente par l'homme, c'est bien plutôt la forme à $n = 36$ qui serait passée au Canada. Toutefois l'absence de la ssp. *strictum* en Scandinavie rend notre hypothèse assez fragile. Quoi qu'il en soit, le problème des rapports entre les populations de *Cerastium arvense* d'Europe et d'Amérique se pose et il sera intéressant de savoir si cette espèce doit être considérée comme bicontinentale, pour employer l'expression de Prat (1935), reprise par Raymond (1950).

Quant à la répartition européenne de la forme à $n = 36$, elle pose aussi quelques problèmes. C'est ainsi que sa présence aux îles Britanniques peut être due soit à une introduction par l'homme à l'époque historique, soit à une immigration au moment où existait encore une connexion entre ces îles et le continent. Dans ce dernier cas, il faudrait faire remonter la genèse de la ssp. *commune* à la première période glaciaire.

4. Partie expérimentale

Divers problèmes se posent lorsqu'on se trouve en présence d'un couple de plantes taxinomiquement très voisines et différant par le degré de polyploïdie. Certains peuvent être abordés par voie expérimentale. Par exemple, nous nous sommes demandé si la forme à $n = 36$ de *Cerastium arvense* était issue de la forme à $n = 18$ par auto- ou par allopolyploïdie. C'est pourquoi il nous a paru intéressant de produire artificiellement des octoploïdes à partir de souches tétraploïdes, afin de les comparer avec les octoploïdes naturels. D'autre part, nous avons été frappé par le fait que dans la nature, les formes octoploïdes et tétraploïdes ne se croisaient pas, les plantes intermédiaires par leur morphologie se rattachant par leur nombre chromosomique à l'une ou à l'autre de ces catégories. Sans doute, y a-t-il en général une barrière géographique et écologique. Mais nous avons vu que par exemple, dans le Tessin méridional, il pouvait y avoir une légère intrication des deux aires. Il devenait dès lors intéressant de voir quel était le degré de compatibilité des deux races et de réaliser des croisements.

Un tel croisement nous a paru d'autant plus intéressant à réaliser qu'il devait permettre, dans une certaine mesure tout ou moins, de résoudre la question du nombre de base du genre *Cerastium*. En effet, jusqu'ici aucune espèce à $n = 9$ (diploïde) n'a pu être mise en évidence, bien qu'il existe par exemple des espèces à $n = 45$ *(C. brachypetalum)*.

En croisant une plante à $n = 18$ avec une plante à $n = 36$, on devrait obtenir théoriquement des individus à $2n = 54$. Si à la méiose de ceux-ci il y avait 27 bivalents, on pourrait en conclure que le nombre de base du genre *Cerastium* est bien $x = 9$, puisque cela impliquerait une autosyndèse entre chromosomes d'un même lot de 18 (comportement d'un hexaploïde et non d'un triploïde).

Nous diviserons l'exposé de nos recherches expérimentales en deux parties:

A. Les octoploïdes expérimentaux

En juin 1950, nous avons traité par une solution de colchicine à 0,1 % deux lots de graines, à savoir col du Jorat 1286 (n° 16) et col de la Gemmi 1287 (n° 28) selon une des méthodes préconisées par Straub (1941). Témoins et plantules traitées germent en même temps; ces der-

nières ont une radicule d'apparence normale, par contre l'hypocotyle a l'aspect classique tuméfié. La croissance des cotylédons et de l'hypocotyle présente un retard considérable par rapport aux témoins. Le début de la germination a eu lieu en boîte de Pétri sur papier buvard humide, puis les plantules ont été repiquées dans la terre et placées d'abord en serre. La mortalité parmi les plantules traitées s'est élevée à environ 90 % et, en définitive, il nous est resté en tout huit plantes (une seule du n° 28 et sept du n° 16). Celles-ci ont été placées à l'automne au jardin botanique avec les témoins [1].

Nous avons attendu le printemps 1952 pour faire un contrôle cytologique, de façon que les plantes aient le temps de produire des pousses florifères nombreuses.

Contrôle cytologique: Cinq des individus traités avaient $n = 18$ et par conséquent ont résisté à l'action de la colchicine. L'un portant au jardin botanique le n° 741 était un mixoploïde présentant à la fois sur une même préparation des boutons tétraploïdes et octoploïdes. Cette plante, d'aspect chétif, a très mal supporté l'hiver 1952/53 et a péri par la suite. Par contre, les plantes portant les n°s 1288 (Gemmi) et 503 (col du Jorat) se sont révélées octoploïdes et ont prospéré.

La plante 503. Morphologiquement, elle représente un type intermédiaire et probablement que nous l'aurions classée ainsi si nous l'avions rencontrée dans la nature. Par rapport au témoin, elle a des feuilles plus grandes (longueur 15 à 20 mm au lieu de 10 à 12 mm), un port plus robuste, des pétales plus grands (13 mm au lieu de 11 mm). Les feuilles sont glabres, ciliées à la base seulement, et les pédoncules glanduleux. Elle dérive donc du type de la ssp. *strictum* et, effectivement, parmi les plantes témoins issues des graines du col du Jorat, ce micromorphe était représenté.

L'examen de la méiose ne révèle pas d'anomalies profondes, mais les irrégularités qu'on décèle sont *constantes* et d'un *type défini,* de sorte qu'on peut sans hésiter les rapporter à la polyploïdisation par la colchicine. A la diacinèse, nous avons observé dans quelques noyaux un ou deux tétravalents (figure 19) en chaîne le plus souvent ouverte, plus rarement fermée. Nous avons déjà fait remarquer plus haut que l'observation des multivalents est délicate à cause des superpositions possibles, c'est pourquoi nous ne parlons ici que des cas où la présence de tétravalents peut être établie sans discussion possible, mais il est vraisem-

[1] On pourrait nous objecter qu'il eût mieux valu traiter les graines d'un seul individu qu'un lot de graines récoltées dans la nature sur une population. Cependant, comme la plupart des populations naturelles de la ssp. *strictum* sont des mélanges de micromorphes et que beaucoup de ceux-ci nous paraissent des hétérozygotes pour des caractères comme la pubescence, la présence ou l'absence de glandes, etc., les graines d'un individu n'auraient pas présenté beaucoup plus de garanties. Seul l'isolement par sélection aurait offert le matériel idéal, mais cette méthode nous a paru beaucoup trop longue.

blable qu'il y en a un ou deux dans beaucoup de noyaux. La métaphase en vue polaire permet de compter 35 à 36 chromosomes. A l'anaphase I il y a souvent des phénomènes de «lagging» portant sur quelques chromosomes (figure 20) qui, au stade des diades ou des tétrades, ne seront pas inclus dans les noyaux en reconstitution. Les chromosomes «laggards» paraissent être des univalents qui, ainsi que le montre la figure 21, présentent un début de fissuration (forme en haltère). Les tétrades ont un aspect général régulier, mais dans un grand nombre d'entre elles il y a, en dehors des noyaux, un ou deux corps chromatiques colorés en rouge par la réaction de Feulgen. Le plus souvent ces granulations chromatiques, représentant les univalents en retard dont il a été question ci-dessus, subsistent quelque temps dans le cytoplasme de la microspore. Plus rarement, ils induisent autour d'eux la formation d'une «microcellule» entourée d'une paroi (figure 22).

Le pollen mûr, préparé d'après la méthode exposée ci-dessus, est dans l'ensemble très régulier. Au voisinage d'une anthère seulement, nous avons vu des grains manifestement avortés, plus petits que les grains anormaux qui se trouvent en plus ou moins grand nombre dans la plupart des préparations de pollen de *Cerastium arvense* (voir p. 253). Dans le cas de la plante 503, ces grains représentent sans doute l'aboutissement des microcellules constituées autour d'un ou deux fragments chromatiques. La taille des grains d'apparence normale excède d'une manière notable celle du pollen du témoin tétraploïde, elle dépasse également la taille des microspores des octoploïdes naturels. Le mode se trouve à 43 microns aussi bien pour le pollen récolté en 1952 qu'en 1953 (voir les courbes de la figure II).

Les graines obtenues après fécondation libre [1] sont plus grandes que celles du témoin.

A côté des graines normales, il y a une certaine proportion de graines avortées. Enfin, certaines capsules sont tout à fait vides. L'indice de fertilité F est à peine inférieur à celui du témoin. Il ne tient pas compte des capsules sans graines.

Les graines semées en boîte de Pétri, en mai 1953, germent rapidement et presque complètement. D'autres semis ont été faits au jardin botanique.

Pour faciliter les comparaisons, nous avons groupé sur le tableau 6 certains de nos résultats que nous discuterons après avoir traité de la plante suivante.

La plante 1288. Morphologiquement, cette plante diffère assez peu du témoin tétraploïde originaire de la Gemmi: le port est un peu plus robuste, les fleurs plus grandes et les capsules plus grosses.

[1] Chez les *Cerastium* à grandes fleurs, l'ensachement d'une fleur empêche en général la fécondation et il ne se forme pas de graines. Le temps nous a manqué pour polliniser la plante n° 503 par son propre pollen, ce qui eût été plus correct.

Les anomalies méiotiques sont tout à fait du même ordre que dans la plante 503: un ou deux quadrivalents à la diacinèse, univalents laissés en arrière à l'anaphase I et offrant l'aspect en haltère qui représente un début de division, perdus ensuite dans le cytoplasme des microspores ou devenant le centre d'une «microcellule» au stade des tétrades. Le nombre gamétique n'a pu être déterminé avec précision, il est certainement supérieur à 30.

Le pollen est moins régulier que celui du n° 503. A côté de gros grains, dont le diamètre moyen est de 37,3 microns, on relève une assez forte proportion de très petits grains avortés venant des «microcellules». Sur la taille du pollen nous avons fait une observation très intéressante. Alors que la grandeur des grains était très élevée en 1952 et tout à fait comparable à celle de la plante 503 (mode à 43 microns), elle s'est trouvée notablement plus faible en 1953 (mode à 40 microns), et cela sur le même individu. La moyenne en 1952 était de 43,2 microns $\pm$ 0,28, tandis qu'en 1953 elle n'était plus que de 37,3 microns $\pm$ 0,6. La taille du pollen de ce polyploïde artificiel diminue donc assez rapidement avec le temps et, au bout de deux ans, elle se rapproche de celle des octoploïdes naturels.

Les graines formées après fécondation libre sont très irrégulières. A côté de graines plus grosses que celles du témoin, il y a une véritable poussière de graines avortées. L'indice de fertilité calculé en ne tenant compte que des graines d'apparence normale est plus faible que celui du témoin.

Les graines ont germé à environ 50 % en mai 1953. Les très petites graines avortées ne germent pas.

Tableau 6

	Diamètre du pollen		Volume du pollen
	Mode	Moyenne	
Témoin 1286 (n = 18)	33,3	32,6 $\pm$ 0,10	18 146 $\pm$ 167
Octoploïde expérimental 1288 (n = 36)	[1] 43,2	43,2 $\pm$ 0,28	42 225 $\pm$ 826
	[2] 39,9	37,3 $\pm$ 0,60	27 000 $\pm$ 1512
Témoin 1287 (n = 18)	33,3	33,0 $\pm$ 0,06	18 822 $\pm$ 103
Octoploïde expérimental 503 (n = 36)	[1] 43,2	43,4 $\pm$ 0,17	42 814 $\pm$ 477
	[2] 43,2	42,1 $\pm$ 0,11	39 081 $\pm$ 279

Il n'est peut-être pas superflu d'ajouter que les plantes 503 et 1288, après pollinisation libre (voir note p. 266), ont eu une descendance de 92 individus pour la plante 503 et 16 individus pour la plante 1288. Un

[1] Chiffres relatifs à l'année 1952.
[2] Chiffres relatifs à l'année 1953.

rapide examen cytologique effectué sur deux d'entre eux (un de chaque provenance) nous a convaincu que les étamines offraient encore une certaine proportion d'anomalies méiotiques («laggards» à l'anaphase I, chromosomes perdus dans le cytoplasme au stade des diades et microcellules constituées autour d'une faible masse chromatique au stade des tétrades). Ces anomalies nous ont paru un peu moins nombreuses que dans les octoploïdes expérimentaux originaux. Toutefois, ceux-ci n'ayant pas été autofécondés, on ne peut déduire de ces faits de conclusion précise.

De nos expériences, nous allons tenter de tirer quelques conclusions, en nous limitant aux points qui nous paraissent bien établis. C'est ainsi que la comparaison entre octoploïdes naturels et artificiels ne portera pas sur le degré de fertilité, puisque les plantes 503 et 1288 n'ont pas été autofécondées. Il reste le déroulement de la méiose et la taille du pollen.

Les particularités méiotiques se présentant chez les polyploïdes artificiels sont les suivantes:

1. Quelques multivalents (deux ou trois par noyau semble-t-il) au stade de la diacinèse.
2. Chromosomes en retard à l'anaphase I («laggards»). Ceux-ci sont le plus souvent des univalents dont l'aspect en haltère indique qu'ils commencent à se diviser.
3. Quelques chromosomes non inclus dans les noyaux, au stade des diades ou des tétrades et perdus dans le cytoplasme.
4. Au stade des tétrades, soit une ou deux microcellules ayant au centre une faible masse chromatique, ou granule chromatique dans le cytoplasme des microspores à côté de leur noyau.

Les anomalies 2, 3 et 4 sont évidemment liées et représentent le déroulement d'un seul processus. Mais y a-t-il entre celles-ci et la présence de multivalents un rapport de cause à effet? La chose est possible, bien qu'au cours de ces dernières années plusieurs auteurs aient prouvé que la présence de «laggards» à l'anaphase I n'était pas nécessairement la conséquence d'une disjonction inégale de multivalents. Citons par exemple le travail de Myers (1942) sur *Dactylis glomerata*. Cet auteur attribue la présence d'univalents en retard à l'anaphase I («laggards») à un certain degré d'asynapsis, causé lui-même par une basse fréquence de chiasmata. Ce phénomène est soumis à un contrôle génotypique et son ampleur varie d'une souche à l'autre. Par contre, le même auteur (1944) observe une forte proportion de disjonctions inégales des tétravalents chez *Lolium perenne* et attribue, au moins en partie, la différence entre le comportement de cette plante et la précédente aux types de quadrivalents et au degré de terminalisation.

Il insiste sur le fait que, d'une espèce à l'autre, la nature des anomalies méiotiques varie et qu'elles n'ont pas toutes la même origine:

tantôt il s'agit surtout d'une inégale disjonction des multivalents, tantôt la présence de chromosomes en retard («laggards») à l'anaphase I tient à la présence d'univalents, donc à un certain degré d'asynapsis.

Chez *Cerastium arvense,* où les chromosomes sont courts et la terminalisation complète, il ne semble pas que la présence de deux ou trois multivalents par noyau doive donner lieu à des anomalies méiotiques importantes. En fait, les tétravalents que nous avons observés étaient de configuration simple (cf. figure 19). Il est donc très possible que la plupart des désordres observés et principalement les «laggards» soient indépendants de la présence des multivalents. Comme on ne les rencontre pas dans le matériel témoin à $4x$, ils sont évidemment produits par la polyploïdisation et sont peut-être de nature physiologique.

On peut se demander si, à la longue, et après un certain nombre de générations, à supposer que les octoploïdes artificiels puissent se reproduire en l'absence de tout pollen étranger, les anomalies méiotiques ne finiraient pas par être supprimées. Nous espérons que la suite de nos expériences nous renseignera sur ce point.

La taille des grains de pollen constitue une seconde particularité des octoploïdes artificiels. Le rapport des volumes cellulaires entre le pollen de l'octoploïde 503 et le témoin tétraploïde correspond à celui qu'on observe le plus souvent chez les colchiciploïdes, à savoir:

$$\frac{\text{Vol. } 8x \text{ colch.}}{\text{Vol. } 4x} = \frac{42\,814}{18\,822} \sim 2{,}3$$

De même pour la plante 1288:

$$\frac{\text{Vol. } 8x \text{ colch.}}{\text{Vol. } 4x} = \frac{42\,225}{18\,146} \sim 2{,}3$$

Enfin, dans ce dernier polyploïde, le rapport baisse avec le temps et en 1953 il avait atteint la valeur

$$\frac{\text{Vol. } 8x \text{ colch.}}{\text{Vol. } 4x} = \frac{27\,000}{18\,146} \sim 1{,}5$$

On sait que chez *Bryum caespiticium,* F. von Wettstein (1940) a démontré que le volume cellulaire d'un gamétophyte diploïde subissait un rajustement au bout d'un certain nombre d'années, et cela chez le même individu. D'abord double de celui du gamétophyte haploïde, le volume cellulaire du diploïde diminue avec le temps jusqu'à devenir au bout de dix ans sensiblement égal à celui de l'haploïde. Ce savant admet que ce phénomène se déroule aussi dans la nature, comme le révèle l'existence de races naturelles diploïdes dont le volume cellulaire est presque identique à celui de la race haploïde.

Nous avons vu que dans la plante de la Gemmi (octoploïde artificiel), la taille du pollen diminuait rapidement avec le temps, jusqu'à

devenir identique à celle d'un octoploïde naturel. Il s'agit d'un rajustement comparable à celui que F. von Wettstein a mis en évidence ches les mousses. Ainsi, au bout d'un temps relativement court, *une importante différence entre un octoploïde induit et un octoploïde naturel peut aller jusqu'à disparaître complètement.*

Dans la plante 503, la taille du pollen a également diminué en une année, mais dans une mesure beaucoup plus faible. Suivant le génotype du matériel de départ, on observe donc que le rajustement du volume des microspores demande un temps très différent. Ces données cadrent avec les idées de von Wettstein qui a insisté sur l'influence du génotype dans la façon dont le volume cellulaire, entre autres, réagit à la polyploïdisation. Remarquons toutefois que la taille du pollen de *Cerastium arvense* $8x$ ne devient jamais égale à celle des plantes à $4x$, mais lui reste toujours supérieure (voir tableau 3).

Ces considérations nous conduisent à la question posée au début du chapitre: les *C. arvense* octoploïdes sont-ils des *auto-* ou des *allopolyploïdes?* Depuis que Kihara et Ono ont introduit ces deux termes, la question s'est passablement compliquée. Müntzing déjà, dans son grand travail de 1935—1936, se rendait compte qu'entre ces deux classes de polyploïdes il y avait des intermédiaires. Depuis lors, on a multiplié les classes (voir par exemple la discussion dans Stebbins [1950] et dans Straub [1953]) sans parvenir à préciser très bien les critères qui les séparent. Quant au rôle joué dans la nature par les auto- ou les allopolyploïdes, on est loin encore de s'entendre à ce sujet. Müntzing a particulièrement insisté sur la fréquence des autopolyploïdes parmi les races chromosomiques; pour ce savant, l'autopolyploïdie a joué dans l'évolution des espèces un rôle considérable. Stebbins incline à penser que des croisements entre espèces sont à la base de nombreux polyploïdes naturels et souligne le fait que la participation de plusieurs espèces est parfois difficile à dépister dans un polyploïde, surtout si les espèces en question sont voisines.

Il faut bien convenir que, pour le moment, aucun critère absolu ne permet de trancher la question et que l'attribution d'un polyploïde naturel à l'une quelconque des classes de Stebbins ou de Straub demande une connaissance approfondie de l'espèce en question sous le triple rapport de la taxinomie, de la cytogéographie et de la cytogénétique.

Examinons les données qui se dégagent de nos recherches sur l'espèce collective *Cerastium arvense* L.

1. La participation d'une espèce étrangère à la constitution de la forme à $n = 36$ nous paraît fort peu probable. Il n'existe en effet en Europe centrale et plus particulièrement dans le domaine alpin d'où la forme à $n = 18$ est issue, aucune espèce rapprochée possédant 18 chromosomes. *Cerastium alpinum* a, comme on l'a vu, $n = 36$ et les espèces

du groupe du *latifolium* avec leurs graines physospermes sont trop éloignées du *C. arvense* ssp. *strictum* pour qu'on puisse les impliquer dans la genèse de la ssp. *commune*.

2. La méiose des formes à $n = 36$ est dans l'ensemble très régulière et à la diacinèse nous n'avons pu déceler de multivalents. Un tel comportement est plutôt celui d'un allopolyploïde. Il est vrai que plusieurs travaux récents ont affaibli la valeur du critère des multivalents comme preuve d'autopolyploïdie. Très suggestif à ce sujet est surtout le travail de Jörgensen (1928). Ce savant a montré que chez les tétraploïdes artificiels de *Solanum Lycopersicum* et de *Solanum nigrum* obtenus après décapitation de la tige, la méiose était dans l'ensemble très régulière, le nombre des tri- ou quadrivalents étant insignifiant. Or, de tels polyploïdes possèdent incontestablement plusieurs lots de chromosomes identiques. Des cas de ce genre paraissent se produire surtout chez les plantes à chromosomes courts, avec une basse fréquence de chiasmata. C'est précisément ce qui a lieu chez *Cerastium arvense*. Les travaux modernes tendent donc à montrer que dans la présence des multivalents d'autres facteurs que l'identité des génomes doivent agir. Dans les octoploïdes artificiels que nous avons obtenus par la colchicine (n°s 503 et 1288), le nombre des multivalents n'était pas élevé (deux à trois au plus par noyau), et bien que nous dussions faire des réserves à cause des difficultés que nous avons éprouvées à les mettre en évidence, nous ne pensons pas que ce nombre soit sous-estimé. Nous serions donc en présence d'un cas semblable à celui des *Solanum* de Jörgensen et l'absence des multivalents chez les octoploïdes naturels (ssp. *commune*) ne peut être invoquée comme une preuve contre l'hypothèse de l'autopolyploïdie, puisque les autooctoploïdes expérimentaux n'en présentent qu'un petit nombre.

3. Les différences entre octoploïdes naturels et artificiels de *Cerastium arvense* se ramènent essentiellement à deux: la taille du pollen et les irrégularités de la méiose. La taille du pollen, ainsi qu'on l'a vu plus haut, a subi un rajustement assez rapide dans la plante 1288, ce qui est très suggestif. Quant aux irrégularités méiotiques, nous pensons qu'elles sont susceptibles de disparaître avec le temps. Si elles sont dues aux multivalents, une différenciation peut intervenir entre les génomes qui aboutira à leur disparition (Müntzing, Darlington et alii apud Myers, 1944). Si elles sont dues à des facteurs géniques ou physiologiques sans rapport de causalité avec les multivalents, la sélection, comme le pense Myers (1942), peut concourir à les éliminer.

Il est cependant assez curieux que deux matériaux de provenance différente (1286 et 1287) aient produit des polyploïdes artificiels offrant à peu près la même proportion d'irrégularités méiotiques. Mais on ne peut tirer de conclusion d'un nombre aussi faible d'individus.

Nous pensons donc que les différences constatées entre polyploïdes naturels et artificiels de *C. arvense* ne sont pas de nature à nous faire douter de l'autopolyploïdie des formes à $n = 36$. Il ne faut pas oublier en effet, comme l'a souligné Müntzing, que les polyploïdes naturels ont subi la sélection, ce qui n'est pas le cas des seconds. Ceux-ci sont des «raw-polyploïds» (polyploïdes bruts) suivant la pittoresque et si juste expression de Stebbins.

Il y a encore l'aspect morphologique. Sous ce rapport, les plantes 503 et 1288 obtenues par la colchicine se sont montrées assez décevantes; la plante 503 possède un certain gigantisme (fleurs et capsules), mais ne ressemble pas étroitement à la ssp. *commune*. La plante 1288 diffère assez peu du témoin, sinon par ses fleurs un peu plus grandes et ses capsules à la fois plus longues et plus larges. Nous avons donc l'impresion d'avoir produit des «*strictum*» à $n = 36$ plutôt que de véritables «*commune*», et ceci correspond aux résultats obtenus par F. von Wettstein sur *Arenaria Marschlinsii*. Ce savant, parlant des tétraploïdes de cette espèce, obtenus par la colchicine, s'exprime ainsi: «Sie haben in allen Eigenschaften nichts mit *Arenaria serpyllifolia* zu tun, sondern sind typische autopolyploide Gigaspflanzen von *Arenaria Marschlinsii*.»

Dans notre exemple, cependant, une prise de position est plus difficile, car ainsi que nous l'avons souligné plus d'une fois, les critères séparant les deux principales sous-espèces de *Cerastium arvense* sont imprécis.

Parmi les caractères pouvant servir à définir la ssp. *commune*, certains paraissent d'après nos expériences directement sous la dépendance de la polyploïdie; tels sont la taille des grains de pollen et, dans une moindre mesure, celle des graines (voir la discussion p. 255). Tous les autres caractères nous paraissent dus à des gènes (ou à des facteurs cytoplasmiques), comme le prouve la découverte que nous avons faite au pied du Monte Generoso de plantes à $n = 18$ appartenant à la ssp. *commune*. Il est probable que si ce dernier matériel avait servi de point de départ à la polyploïdisation artificielle, nous aurions obtenu des plantes identiques à la ssp. *commune*, à la fois par leur morphologie et leur nombre chromosomique. Malheureusement, ces plantes ont été découvertes trop tard pour pouvoir être utilisées dans ce sens.

Rien ne s'oppose cependant à l'idée que les plantes à $n = 36$ de la ssp. commune sont nées par autopolyploïdie à partir d'un matériel comme celui trouvé à Capolago et près de Mendrisio.

Nous ne voulons pas dire par là que les formes naturelles à $n = 36$ (ssp. *commune*) possèdent quatre génomes complètement identiques, car ainsi que le fait remarquer Straub (1953), de tels autopolyploïdes n'existent probablement pas dans la nature. La ssp. *strictum* paraît suffisamment différenciée en micromorphes pour que les octoploïdes naturels aient pu naître à la suite d'un croisement intervariétal suivi de poly-

ploïdisation. Jusqu'où est allée la différenciation des génomes dans la ssp. *strictum,* nous ne pouvons le dire actuellement, mais il ne semble pas qu'elle ait dépassé le stade des mutations géniques. En effet, les populations mélangées de cette sous-espèce nous ont toujours paru interfertiles [1].

Dès lors, nous pensons que les plantes à $n = 36$ sont des autopolyploïdes intervariétaux (Stebbins, 1950); en effet, rien ne prouve que le matériel de départ à $n = 18$ ait été une lignée pure homozygote. Il est au contraire bien plus probable que ce matériel résultait du croisement de divers micromorphes de la ssp. *strictum,* puisque maintes fois nous en avons trouvé plusieurs ensemble dans une même population. Le cas du *Cerastium arvense* serait donc comparable à celui du *Biscutella laevigata,* avec cette différence que chez *C. arvense* les variétés de la ssp. à $n = 18$ ne sont pas différenciées géographiquement (du moins dans les Alpes). Straub préfère pour caractériser de tels polyploïdes l'expression d'allopolyploïdes géniques («genisch Allopolyploide»). Mais c'est là une simple question de nomenclature. Pour éprouver l'exactitude de notre hypothèse, il conviendrait de croiser diverses lignées pures (surtout les plus éloignées) de la ssp. *strictum* et de voir si la fertilité n'est pas abaissée dans de tels croisements (allopolyploïdie segmentaire); puis il faudrait induire des polyploïdes à partir de ces hybrides et en étudier la méiose. L'étude cytogénétique complète du matériel à $n = 18$ de la ssp. *commune* (plantes de Capolago et de Mendrisio) serait instructive elle aussi.

Notre conclusion pour le moment est que les plantes à $n = 36$ de la ssp. commune sont des autopolyploïdes intervariétaux (ou allopolyploïdes géniques selon Straub) de la ssp. strictum ou éventuellement des autopolyploïdes stricts de la forme à $n = 18$ de la ssp. commune, celle-ci étant née de la ssp. strictum à la suite d'une mutation de gène.

B. Les croisements entre races tétraploïdes et octoploïdes

En mai 1952, nous avons procédé à des expériences de croisements entre plantes à $n = 18$ et à $n = 36$ au Jardin botanique de Neuchâtel.

Les fleurs servant de parents femelles ont été castrées soigneusement alors qu'elles étaient encore en boutons et nous avons chaque fois vérifié à la loupe qu'aucune des anthères que nous enlevions l'une après l'autre ne s'était encore ouverte. Après castration, les fleurs ont été entourées d'un sac de cellophane. Trois à quatre jours après, leurs stigmates sont épanouis. Certaines fleurs se fanent, ce qui nous a obligé

[1] Nous ne pensons pas que la présence d'une certaine proportion de grains de pollen avortés que nous avons relevée chez différentes plantes de *Cerastium arvense* à $n = 18$ soit le signe d'une hybridité structurale, car ce phénomène n'est accompagné d'aucun trouble visible de la méiose. D'autre part, il se présente aussi chez les individus à $n = 36$, sans que là non plus il y ait d'anomalies cytologiques (voir page 253).

à recommencer la castration sur de nouveaux boutons. La pollinisation a eu lieu en mettant en contact une fleur prise comme parent mâle, avec les stigmates vierges de la fleur castrée, après quoi la fleur pollinisée a été entourée à nouveau d'un sac de cellophane jusqu'à la maturation des fruits. Là encore, nous avons eu quelques échecs, certaines fleurs supportant mal le traitement et se desséchant après la pollinisation, de sorte qu'en définitive le nombre des opérations réussies s'est trouvé réduit. Le pouvoir germinatif des graines obtenues a été éprouvé en mai 1953 et quelques fixations ont été faites sur des racines pour des comptages chromosomiques.

Le tableau qui suit résume les résultats obtenus [1].

A titre de contrôle, nous avons tenté de voir si l'autofécondation était possible chez *Cerastium arvense*. Il eût été intéressant en effet de comparer le résultat de la pollinisation d'une souche à $n = 18$ par elle-même avec la pollinisation par la plante à $n = 36$ et de même pour les souches à $n = 36$. A cet effet, un certain nombre de hampes florales portant des boutons encore fermés ont été entourées d'un sac de cellophane. Dans deux cas seulement nous avons obtenu un petit nombre de capsules (trois en tout chez *Cerastium arvense* Soliat n° 50 à $n = 36$). Ceci cadre avec les observations que nous avons faites sur une autre espèce vivace à grandes fleurs: *C. banaticum* où, après isolement de dix hampes florales, nous n'avons obtenu absolument aucun fruit. On en peut conclure que pour ces espèces l'autofécondation ne se produit presque jamais et que la pollinisation par les insectes est la règle. Il n'en est pas de même chez des espèces annuelles à petites fleurs, comme *Cerastium glomeratum* et *C. nutans* où, après isolement de hampes florales au moyen d'un sac de cellophane, nous avons récolté un grand nombre de capsules, formées à la suite d'une autofécondation (voir ci-dessous p. 307).

On pouvait encore se demander s'il n'y avait pas chez *Cerastium arvense* des phénomènes d'autostérilité. Pour le vérifier, nous avons castré en 1953 un certain nombre de fleurs d'une forme à $n = 18$ (col du Jorat) et les avons fécondées avec du pollen venant de la même touffe et avons procédé de même avec une forme à $n = 36$ (Soliat). Dans l'un et l'autre cas, il s'est formé des capsules avec des graines normales. Chez la plante du Soliat, la production moyenne des graines par capsule (F = 33) était même supérieure à celle obtenue par pollinisation libre (voir tableau 5). Par contre, elle s'est révélée inférieure à celle-ci pour la plante du col du Jorat. D'autres plantes ont donné des graines après castration et fécondation artificielle par le pollen de la même souche, par exemple Monte Carpegna ($n = 36$), mais ici nous n'avons obtenu qu'un très petit nombre de graines normales (deux ou trois par capsule), toutes les autres étant avortées, bien que l'indice de fertilité F

[1] Ce tableau reproduit en le complétant celui d'une note antérieure (Söllner, 1953 a).

Tableau 7

N° du croisement	Parent femelle	Parent mâle	Nombre de fleurs fécondées avec succès	Nombre de capsules obtenues	Caractères des grains	% de germination (essai en boîtes de Pétri)	Nombre de plantes F_1 obtenues	Caractères des plantes F_1
1	Ssp. *strictum* Col du Jorat n° 16bis $n = 18$	× Ssp. *commune* Soliat n° 50 $n = 36$	11	9	Irrégulières. Les grandes sont plus grandes que celles du parent femelle	env. 18 %	2	Plantes basses paraissant stériles (pas de fleurs en 1954)
2	Ssp. *commune* Soliat n° 50 $n = 36$	× Ssp. *strictum* Col du Jorat n° 16bis $n = 18$	12	11	Plus petites que celles du parent femelle	env. 100 %	64	Plantes à $2n = 54$. Méiose très irrégulière. Pollen irrégulier Fleurs petites souvent mâles-stériles Plantes à $2n = 72$. Méiose presque régulière. Pollen normal. Fleurs grandes à étamines normales
3	Ssp. *suffruticosum* Plan de Canjuers n° 87. $n = 18$	× Ssp. *commune* Soliat n° 50 $n = 36$	11	9	Inégales. Les plus grandes subégales à celles du parent femelle	env. 30 %	3	2 plantes paraissant stériles et vraisemblablement à $2n = 54$ 1 plante à grandes fleurs à $2n = 72$. Méiose presque régulière
4	Ssp. *commune* Côte de Rosières n° 54. $n = 36$	× Ssp. *strictum* Col du Jorat n° 16bis $n = 18$	10	9	Deux graines d'apparence normale seulement	50 %[1]	1	1 plante à $n > 27$ (probablement 36) à méiose assez régulière

[1] De ces deux graines, en effet, nous avons obtenu une seule plante, actuellement en culture au jardin botanique.

soit de 25 après pollinisation libre. Le succès d'une telle opération dépend quelque peu des conditions météorologiques, puisque nous avons opéré au jardin botanique.

Nous pouvons tirer de nos essais les conclusions suivantes:

1. Chez *Cerastium arvense* il ne paraît pas y avoir de phénomènes d'autostérilité.

2. Dans les conditions naturelles, chez les *Cerastium* vivaces à grandes fleurs: *C. arvense, C. banaticum,* l'autofécondation est exceptionnelle, la fécondation par les insectes est la règle.

3. La fécondation artificielle d'une race chromosomique à $n = 18$ par une race à $n = 36$ et réciproquement est possible et fournit, dans le cas des individus soumis à l'expérience, quelques capsules normales, présentant à côté de graines avortées une certaine proportion de graines d'apparence normale, de taille intermédiaire entre celles des parents. Le pour-cent de germination des graines hybrides varie entre 18 % et 100 %. Dans un cas tout au moins, le nombre chromosomique intermédiaire: $2n = 54$ (figure 23) a été mis en évidence très nettement dans une plantule issue d'un tel croisement. Les graines issues de ces croisements et non utilisées dans l'essai de germination au laboratoire ont été semées au jardin botanique en juin 1953 et les plantules germées soigneusement isolées dans des pots. Au total, nous avons obtenu les nombres suivants de plantes hybrides:

	Nombre de plantes hybrides en 1954
Croisement 1 . . .	2
» 2 . . .	64
» 3 . . .	3
» 4 . . .	1

Certaines de ces plantes, bien qu'un peu jeunes, ont produit cependant quelques boutons au printemps 1954 et nous avons fait des fixations pour l'étude de la méiose.

Méiose et nombre chromosomique des hybrides entre races à n = 18 et à n = 36 de Cerastium arvense L.

Croisement 3 (*suffruticosum:* $n = 18 \times$ *commune:* $n = 36$)

Une plante, portant le n° 2030/2, a produit d'assez nombreux boutons. A notre grande surprise, à la métaphase I, nous avons compté sans difficulté $n = 36$ (figure 24). La méiose est dans l'ensemble régulière. Sur les métaphases I vues de profil, on voit une majorité de bivalents mais aussi des trivalents. Par exemple, sur la plaque représentée par la figure 25 on distingue deux trivalents. Il y a probablement aussi des tétravalents, bien que nous n'ayons pu acquérir à ce sujet de conviction

absolue. La figure 26, de même que le rapprochement par paires de certains chromosomes sur les plaques vues du pôle, permettent de le supposer. On voit aussi parfois un ou deux univalents (figure 27) en dehors du plan, mais il est difficile de dire si ce sont de véritables univalents ou le résultat d'une disjonction précoce de certains bivalents. Rarement un ou deux univalents sont laissés en arrière à l'anaphase I («laggards») et au stade à quatre noyaux il y a parfois une petite masse chromatique en dehors du noyau. Dans l'ensemble, les tétrades sont parfaitement régulières. Ces faits seront examinés après l'étude des autres plantes hybrides.

Croisement 4 (*commune:* $n = 36 \times$ *strictum:* $n = 18$)

La plante (unique) portant au jardin botanique le n° 1999 a produit de rares boutons qui ont été fixés. Malheureusement les chromosomes sont ici très serrés à la métaphase I et il est impossible de les compter avec précision, d'autant plus qu'il y a presque toujours un ou deux univalents en dehors du plan (figure 28). Cependant l'examen d'une plaque un peu plus favorable et celui des diacinèses permettent d'affirmer que le nombre haploïde est supérieur à 27 et très probablement de 36. A la diacinèse il y a surtout des bivalents, cependant un ou deux tétravalents ont été observés. Les tétrades n'offrent qu'un petit nombre d'anomalies.

Croisement 2 (*commune:* $n = 36 \times$ *strictum:* $n = 18$)

64 plantes sont issues de ce croisement (n° 2045). Nous n'avons pu les fixer toutes et nous nous sommes contenté de fixer les boutons de six individus pris au hasard parmi ceux qui en offraient. Deux de ces fixations ont été faites trop tôt.

Les trois individus 2045/2, 2045/4 et 2045/5 ont une méiose très irrégulière. La plante 2045/6 au contraire offre peu d'irrégularités. Le comportement de cette dernière paraît très semblable à celui de l'hybride 1999. Sur une métaphase II on compte environ 32 chromosomes. Le nombre haploïde paraît donc de 36. Les métaphases I sont légèrement irrégulières en ce sens que quelques bivalents se trouvent en dehors du plan; à la diacinèse, il y a des multivalents (probablement des tri- et tétravalents et même un heptavalent en anneau). Les tétrades sont dans l'ensemble régulières; on note simplement quelques amas de chromatine (chromatin clumps) en dehors des noyaux. La plante 2045/6 a un port robuste et des fleurs grandes.

Par contre, les individus à méiose irrégulière ont une allure toute différente. Leur port est bas, leurs fleurs sont petites et les étamines sont parfois avortées.

La méiose de l'individu 2045/2 a été étudiée en détail. Le nombre chromosomique ne peut être établi avec précision parce que la méta-

phase I est très irrégulière (figure 29). On y relève toujours un certain nombre d'univalents (8 à 12) situés en dehors de la plaque et parfois aussi des bivalents non compris dans le plan équatorial. Il y a fréquemment des trivalents (figure 30). Les univalents paraissent en général répartis au hasard. D'autres restent en arrière à l'anaphase («laggards») et se divisent dans l'espace situé entre les deux noyaux en reconstitution. Nous n'avons vu aucune figure de division homéotypique. Les tétrades sont presque toujours anormales et présentent plutôt l'aspect de diades avec des micronuclei (figure 31), ou bien à côté des quatre noyaux il y a un ou deux micronuclei. A la télophase I, on peut compter parfois $n =$ environ 27. Enfin, la diacinèse présente plusieurs univalents (figure 32) à côté de bivalents. Il y a probablement aussi quelques trivalents.

Le pollen de cette plante est très irrégulier et comprend des grains de toutes tailles. Les grains d'apparence normale sont moins nombreux que les grains plus petits d'aspect avorté.

La plante 2045/4 présente aussi des images de métaphase I irrégulières: univalents et trivalents. Au stade des diades, il y a des chromosomes laissés en arrière et des micronuclei. Les tétrades sont irrégulières avec micronuclei ou «chromatin clumps».

Enfin, dans la plante 2045/5, on observe une absence de simultanéité dans certaines anthères, où la métaphase I voisine avec de jeunes diacinèses. Des désordres apparaissent déjà au stade pachytène, certains noyaux présentant des phénomènes de pycnose, qui n'intéressent en général qu'une partie de la chromatine. Enfin, des anthères ont leur contenu totalement avorté.

Croisement 1 (*strictum:* $n = 18 \times$ *commune:* $n = 36$)

Des deux plantes issues de ce croisement, aucune n'a présenté de boutons floraux en 1954.

De nos observations on peut tirer quelques déductions.

Commençons par le croisement 2 (*commune:* $n = 36 \times$ *strictum:* $n = 18$) qui a fourni le plus grand nombre de descendants. Sur ces 64 plantes, la plupart n'ont pas encore produit de boutons et leur méiose n'a pu être explorée. Parmi celles qui ont fleuri, nous avons repéré une ou deux plantes robustes à fleurs grandes dont une, le n° 2045/6, avait une méiose à peu près régulière et un nombre gamétique d'environ 36. Pour plus de sûreté, nous avons cherché à déterminer aussi le nombre somatique de cette plante. Comme les racines des *Cerastium arvense* croissant en pot sont très fines, nous avons fixé les extrémités des jeunes stolons. Sur des coupes transversales, on compte $2n =$ environ 72 (69 chromosomes sont visibles). Cette plante est donc octoploïde comme le parent femelle. Son pollen ne contient presque pas de grains avortés.

D'autres plantes (environ une douzaine) ont produit des fleurs de taille réduite, à anthères plus ou moins avortées. La ressemblance de ces plantes avec le clone femelle du Danemark (n° 70) est assez frappante. Les trois individus dont la cytologie a été explorée (2045/2, 2045/4 et 2045/5) avaient une méiose très irrégulière avec univalents et multivalents et leur nombre gamétique n'a pu être établi avec certitude pour cette raison. L'étude des stolons de deux de ces plantes a donné les résultats suivants:

n° 2045/2: $2n = 54$ (compté 51)
n° 2045/5: $2n = 54$ (compté 52)

Il s'agit donc de plantes hexaploïdes. Le pollen de deux de ces plantes (2045/2 et 2045/4) a été examiné. Il comprend à côté de grains géants une très forte proportion de grains de petite taille, d'aspect avorté (figure VI).

Notre première conclusion est la suivante:

Le croisement d'une plante femelle (ssp. commune) à $n = 36$ par un mâle (ssp. strictum) à $n = 18$ fournit une majorité de plantes à $2n = 54$, à méiose très irrégulière et à pollen en majorité anormal. Leur comportement méiotique est bien plutôt celui de triploïdes que d'hexaploïdes.

A côté de cela, le même croisement donne naissance, d'une façon inattendue, à quelques plantes vigoureuses, grandiflores, à pollen normal et à méiose régulière. Leur nombre chromosomique est $2n = 72$ comme celui du parent femelle. Pour rendre compte de ce dernier fait, la première idée qui vient est que, par suite d'une castration incomplète, une fleur du parent femelle à $n = 36$ s'est autopollinisée. Mais ceci nous paraît bien peu probable, vu la difficulté d'obtenir des graines chez *Cerastium arvense,* à partir de fleurs non castrées et encapuchonnées. La seconde hypothèse est qu'il y a eu apomixie et qu'une oosphère non réduite a donné naissance par développement autonome à un embryon octoploïde, peut-être par suite de pseudogamie. Cette hypothèse n'est pas à écarter complètement, mais elle ne permet pas d'expliquer le résultat du croisement 3.

En effet, ce dernier croisement (*suffruticosum:* $n = 18 \times$ *commune:* $n = 36$) a donné naissance à trois plantes, dont deux n'ont pas encore produit de boutons. *La troisième avait, on s'en souvient, une méiose à peu près normale, de grandes fleurs et un nombre gamétique de 36.* Le parent femelle étant la forme à $n = 18$, on ne peut songer pour expliquer ce curieux résultat ni à une castration incomplète qui aurait reproduit une plante à $2n = 36$, ni à un phénomène d'apomixie, qui n'aurait pas changé non plus le nombre chromosomique.

Une explication serait qu'une oosphère non réduite (à $n = 36$) ait été fécondée par un gamète mâle à $n = 36$. Mais dans le croisement 2,

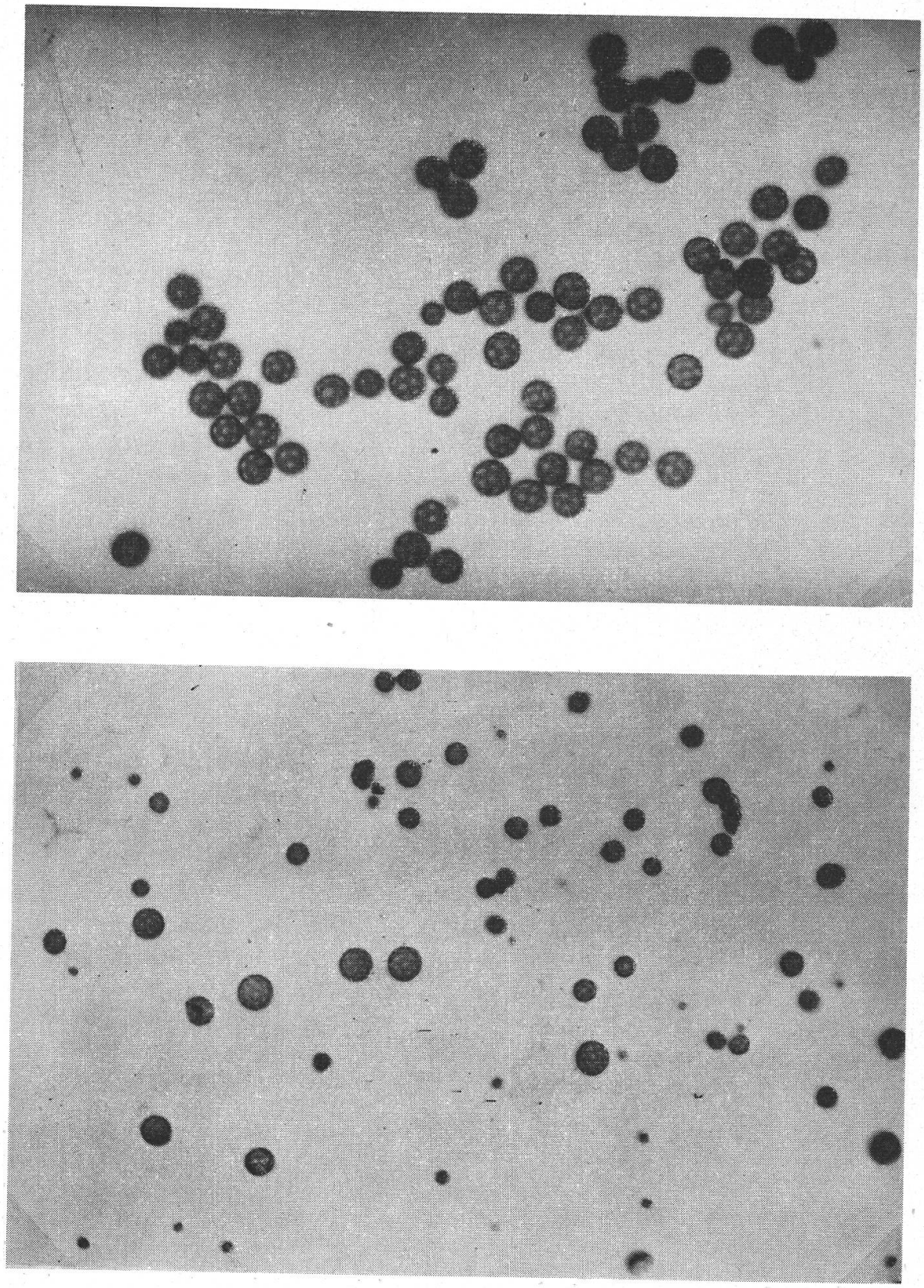


Figure VI
Aspect du pollen de deux hybrides entre formes à $n = 18$ et à $n = 36$
en haut: hybride à $2n = 72$ (plante 2030/2)
en bas: hybride à $2n = 54$ (plante 2045/2)

un tel phénomène eût produit des plantes à $2n = 90$, ce qui n'est pas le cas. Il faudrait alors supposer que dans ce dernier croisement, le gamète mâle avait un noyau non réduit, tandis que dans le croisement 3, c'était le gamète femelle qui présentait le phénomène de non-réduction.

Bien que nous n'ayons pas observé la mégasporogénèse, nous n'avons jamais vu de phénomènes de non-réduction dans les anthères de *C. arvense,* pas plus d'ailleurs que dans les autres espèces de *Cerastium,* si on excepte le *C. latifolium,* où un cas de syndiploïdie a été constaté. Des gamètes non réduits, s'ils existent vraiment chez *C. arvense,* doivent être tout à fait exceptionnels et ne nous paraissent pas pouvoir expliquer que, par exemple, dans le croisement 3 (*suffruticosum:* $n = 18$ $\times$ *commune:* $n = 36$) une plante sur trois avait le nombre chromosomique de $2n = 72$ au lieu du nombre attendu $2n = 54$.

Une étude bibliographique nous a montré que les cas de croisements entre espèces à nombre chromosomique différent, donnant naissance à des descendants qui possèdent plus de chromosomes que le nombre attendu, ne sont pas absolument exceptionnels.

Par exemple Shimotomai (1933) observe que le croisement de *Chrysanthemum Makinoi* ($n = 9$) $\times$ *Ch. japonense* ($n = 27$) fournit principalement des plantes à $2n = 63$ où prédominent les caractères maternels (c'est-à-dire ceux du parent à nombre gamétique le plus bas). Depuis lors, Shimotomai et Tanaka (1952) ont tout de même obtenu l'hybride normal à $2n = 36$ entre leurs deux espèces. Mais celui-ci est moins fréquent que l'hybride à $2n = 63$.

Le croisement de *Chrysanthemum Makinoi* ($n = 9$) $\times$ *Ch. pacificum* $n = 45$ donne des descendants à $2n = 81$ au lieu de $2n = 54$. Shimotomai (op. cit.) pense que dans les deux croisements fournissant des nombres aberrants de chromosomes, il y a eu redoublement du génome du gamète femelle pendant ou immédiatement après la fécondation, reprenant ainsi une hypothèse avancée par Bremer pour expliquer un cas semblable dans des hybrides de *Saccharum.*

Le résultat de notre croisement 3 (*suffruticosum:* $n = 18$ $\times$ *commune:* $n = 36$) pourrait s'expliquer de la même manière. Shimotomai a étudié soigneusement la fécondation du *Ch. Makinoi* $\times$ *Ch. pacificum;* il n'observe rien d'anormal. L'embryon possède 54 chromosomes, mais il ne tarde pas à dégénérer. Le savant japonais reconnaît ne pas savoir comment se fait l'augmentation du nombre chromosomique dans les hybrides qui sont viables.

Le cas des hybrides intraspécifiques de *C. arvense* ressemble aux divers exemples cités. Il en diffère par le fait que les hybrides «avec rétablissement» (nous appelons ainsi les hybrides qui ont $2n = 72$ au lieu de $2n = 54$) prennent naissance quel que soit le sens du croisement. Par contre, Shimotomai n'obtient aucune fécondation lorsqu'il

pollinise *Ch. pacificum* × *Ch. Makinoi,* et pas d'hybrides non plus dans le croisement *Ch. japonense* × *Ch. Makinoi.*

Nordenskjöld (1945) a publié une importante étude cytogénétique sur les *Phleum* du groupe *nodosum-pratense-alpinum.* Ici encore, elle observe que certains croisements donnent des plantes à nombre chromosomique plus élevé. Par exemple, le croisement *Ph. nodosum* ($n = 7$) × *Ph. pratense* ($n = 21$) donne des hybrides à $2n = 35$ ou $2n = 49$. L'auteur attribue ce résultat à la production de gamètes non réduits ou de gamètes à génome redoublé par le parent femelle à nombre chromosomique bas. Elle constate à la suite de résultats du même genre, obtenus en croisant un *Ph. nodosum* diploïde avec un tétraploïde artificiel, que la barrière de stérilité entre espèces peut tenir à une pure différence de nombre chromosomique. En effet, une telle barrière est supprimée, si la plante à nombre chromosomique bas produit des gamètes non réduits.

Nous ne sommes pas certain que le phénomène de «rétablissement» observé chez *C. arvense* soit dû simplement à la production fortuite de gamètes mâles ou femelles non réduits. Nous pensons plutôt qu'il est dû à un redoublement (endomitose?) du génome du parent à nombre chromosomique bas au moment de la fécondation (explication de Bremer admise par Shimotomai). Seules de nouvelles recherches permettront d'éclaircir ce point délicat.

Quoi qu'il en soit, nos expériences nous fortifient dans l'idée que la ssp. *commune* du *C. arvense* est un autopolyploïde issu d'une forme voisine de la ssp. *strictum.* En effet, Nordenskjöld s'exprime ainsi à propos des croisements entre *Phleum:* "If therefore in experiments with natural polyploids it is found that in a cross between a plant with a low chromosome number and one with a high, the few high chromosome gametes produced by the former plant are the only ones which function at the cross, or if the incompatibility between a low and a high chromosome plant is abolished by chromosome doubling in the former plant, then there is reason to assume that the incompatibility between the low and the high chromosome plant depends chiefly on the difference in chromosome number between them."

Certes, notre croisement 2 a produit un grand nombre de plantes apparemment à $2n = 54$. Mais ces plantes n'ont presque pas fleuri. Leurs fleurs étaient petites, souvent à étamines avortées, leur méiose était très irrégulière et leur pollen mauvais. La comparaison entre une de ces plantes et un hybride «avec rétablissement» est rendue sensible par la photographie suivante (figure VII).

Nous avons fait remarquer ci-dessus que les plantes à $2n = 54$ avaient une méiose de triploïdes (avec d'assez nombreux univalents et quelques multivalents) plutôt que d'hexaploïdes. A la question que nous nous posions au début de ce chapitre de savoir si les plantes de *C.*

arvense à $n = 18$ étaient des tétraploïdes ou des diploïdes, il nous semble qu'on doive répondre qu'ils se comportent comme des diploïdes, la méiose des hybrides à $2n = 54$ étant profondément irrégulière. Si le nombre de base du genre *Cerastium* paraît être $x = 9$, il faut convenir que nos expériences n'en fournissent pas la preuve. Au contraire, elles montrent que dans un génome à 18 chromosomes (du moins chez *C. arvense*) les deux lots de neuf éléments ont subi une différenciation profonde.

L'avortement plus ou moins prononcé des étamines des plantes à $2n = 54$ est aussi un fait très intéressant. Peut-être permettra-t-il

Figure VII
Aspect de deux hybrides entre formes à $n = 18$ et à $n = 36$
à gauche: hybride «normal» à $2n = 54$
à droite: hybride «avec rétablissement» à $2n = 72$

d'éclaircir un jour l'origine des clones femelles de *C. arvense* et d'autres Caryophyllacées gynodioïques.

Enfin nous ferons observer que les races à $n = 18$ et à $n = 36$ de *Cerastium arvense* possèdent un certain degré d'incompatibilité, puisque les hybrides à $2n = 54$ paraissent plus ou moins stériles et que les seules plantes à fleurs et à méiose normales étaient les hybrides «avec rétablissement».

Cerastium atlanticum D. R.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été déterminé pour la première fois par Söllner (1952); le matériel utilisé avait été récolté

dans la région de Bordj R'dir (Département de Constantine, Algérie) au début de mai 1950 par M. A. Dubuis d'Alger. La plante témoin (n° 91) a été déterminée par l'auteur de la récolte comme appartenant à la variété *eu-atlanticum* Maire subvar. *genuinum*. Maire.

Sur une métaphase somatique dans la deuxième assise corticale de la racine, on peut compter $2n = 72$ (figure 33). Les chromosomes sont de taille assez uniforme (longueur 2 microns). Les plaques équatoriales de la métaphase I, quoique serrées, laissent voir distinctement 36 chromosomes (figure 34). Ceux-ci sont sphériques, de petite taille (diamètre 1 micron) et offrent entre eux des différences de grandeur difficiles à apprécier exactement. Méiose et tétradogénèse sont régulières, et à la diacinèse on n'observe que des bivalents. Le noyau au repos est semi-réticulé et porte des chromocentres généralement punctiformes en nombre très variable. Certains noyaux n'en présentent qu'un à deux, probablement collectifs.

Au point de vue systématique, cette espèce, à en juger par les quelques matériaux que nous avons vus, se révèle très variable. L'étude cytologique des différentes formes qui se rencontrent en Afrique du Nord apparaît souhaitable.

Lonsing (1939) place *C. atlanticum* au voisinage de *C. glomeratum* et de *C. octandrum,* dans un groupe provisoire: *glomeratum* Gruppe (ad int.). Nos observations cytologiques paraissent en faveur d'un rapprochement entre *C. glomeratum* et *atlanticum*. Ces deux espèces ont $n = 36$ et possèdent de petits chromosomes. Pour plus de détails, voir page 306 le paragraphe consacré au *C. glomeratum*.

Cerastium austroalpinum Kunz

Cette espèce a été récemment décrite par H. Kunz (1950). Cet auteur la considère comme intermédiaire entre les *C. carinthiacum* et *C. uniflorum* et émet l'hypothèse (op. cit. p. 102) de son origine hybridogène. Nous devons à l'obligeance du professeur H. Kunz d'avoir pu récolter du matériel de cette espèce au «locus classicus», où elle fut découverte en Suisse, au pied de la Cima del Noresso (val Colla).

Lors d'une excursion que nous fîmes accompagné des professeurs C. Favarger et H. Kunz et du Dr E. Mayor, le 23 juin 1950, nous pûmes fixer un certain nombre de boutons floraux. Des graines mûres nous furent rapportées du même endroit, en juillet 1950, par C. Favarger. Le nombre chromosomique $n = 18$ fut publié par nous en 1952. En culture, au Jardin botanique de Neuchâtel, des plantes du val Colla ont pu être maintenues environ deux ans. Elles ont fructifié une fois puis ont péri. Nous avons rencontré les mêmes difficultés culturales avec toutes les espèces du *Grex Physospermia* (Fenzl), Rouy, et en particulier le *C. carinthiacum* s'est comporté exactement de la même façon.

Observations cytologiques. Elles ont toutes été réalisées sur le matériel du val Colla, n° 92.

Sur une plaque somatique appartenant à une cellule du plérome, on compte 34 à 35 chromosomes (figure 35). Le nombre zygotique est évidemment $2n = 36$, mais aucune métaphase ne nous a permis de comptage plus précis et nous ne reproduisons notre dessin que pour donner une idée de la taille et de l'aspect des chromosomes. Ceux-ci sont relativement longs, leur longueur variant à peu près du simple au double (1,3 micron à 2,5 microns). Celle-ci est difficile à mesurer, car ces éléments sont en forme de V ou de «canne de hockey» («constriction» médiane ou submédiane). Par leur forme et leur dimension, les chromosomes de cette espèce ressemblent à ceux des *Cerastium carinthiacum* (figure 55) et *uniflorum* (figure 113), mais il est impossible d'établir un idiogramme précis de ces trois espèces et de poursuivre la comparaison dans le détail.

La méiose du *C. austroalpinum* est régulière. A la diacinèse, la plupart des bivalents n'ont qu'un chiasma terminalisé; un ou deux gemini par noyau sont en anneau (figure 36). La métaphase I permet de compter $n = 18$ (figure 37). Les chromosomes sphériques et assez gros (diamètre 1 à 1,7 micron) ont une certaine propension à rester agglomérés. Ils offrent entre eux des différences de taille: environ cinq sont plus petits que les autres.

En conclusion, le comportement cytologique du *Cerastium austroalpinum* ne permet pas de démontrer l'origine hybridogène de cette espèce. Il importe toutefois de faire observer qu'une preuve cytologique ne pouvait être donnée que dans le cas où l'espèce établie par Kunz eût été un amphidiploïde à $n = 36$, ou bien si la méiose de cette dernière avait offert des irrégularités. De telles irrégularités étaient d'ailleurs peu probables du moment que les populations que nous avons vues au val Colla étaient parfaitement fertiles et produisaient de nombreuses graines. Tout autre rapprochement basé sur la cytologie nous paraît illusoire, étant donné la ressemblance de caryotypes qui existe entre les espèces du Grex «*Physospermia*», mais l'examen morphologique du *Cerastium austroalpinum* nous donne à penser qu'il s'agit plutôt d'une sous-espèce du *C. carinthiacum,* comme le pense aussi Merxmüller («in litteris»). Si vraiment on voulait maintenir l'hypothèse de l'origine hybridogène, l'un des parents étant le *C. carinthiacum,* l'autre parent nous paraît plutôt être le *C. latifolium.* Cependant la taille des graines du *C. austroalpinum* n'excède pas ou peu celle du *C. carinthiacum.*

Cerastium banaticum (Roch.) Heuff.

Cette espèce a été placée par Buschmann (1938) dans son groupe *Scarani,* comprenant en outre les *C. Scarani* et *Soleirolii.* Notre matériel venait du Jardin botanique de Lausanne «sub nomine *C. gran-*

diflorum». Nous avons déterminé cette plante comme appartenant à *C. banaticum* et notre opinion a été confirmée par le Dr W. Möschl. N° de notre échantillon: 93.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été publié pour la première fois par nous (Söllner, 1950). Sur une très bonne plaque somatique de la deuxième assise corticale, on compte exactement $2n = 72$ (figure 38). Les chromosomes sont assez longs (1,5 micron à 2,5 microns) et la plupart ont une «constriction» médiane ou submédiane.

Le noyau au repos examiné sur des coupes longitudinales (Helly-Feulgen) est semi-réticulé à réticulé (figure 39). L'élément réticulé est plus développé que dans les espèces examinées jusqu'ici et les chromocentres presque inexistants (un ou deux chromocentres collectifs d'aspect réticulé).

La métaphase I, dans les anthères, permet de compter $n = 36$. Diamètre des chromosomes: 1 micron à 1,5 micron (figure 40).

La méiose est très régulière. A la diacinèse, on n'observe que des bivalents (figure 41). Ceux-ci sont très contractés, de sorte qu'il est difficile de décider s'ils ont un ou deux chiasmata. La terminalisation est complète, souvent même les partenaires d'un couple sont placés à quelque distance l'un de l'autre sans paraître se toucher.

Cerastium Beeringianum Cham. et Schlecht.

Nous avons publié le nombre chromosomique de cette espèce en 1953. Notre matériel (n° 94) avait été récolté aux abords de la ville de Dawson (Yukon Territory, Canada) par J.-A. Calder et L.-G. Billard (Science Service, Department of Agriculture à Ottawa).

Sur une métaphase dans la première assise corticale de la racine, on compte exactement $2n = 72$. Les chromosomes sont droits ou arqués. Leur longueur varie entre 1,3 micron et 2,3 microns. Ceux qui se trouvent au bord inférieur de la plaque (figure 42) ont probablement été coupés par le rasoir.

Nous avons eu quelque peine à cultiver cette plante au jardin botanique et elle a péri avant que nous pussions obtenir des fixations satisfaisantes des stades essentiels de la méiose. Selon Möschl (in litteris, 1954), le *C. Beeringianum* est voisin des *C. flavescens* Gartner, *C. rigidum* Ledeb. et *C. macrocarpum* Schur.

D'après son nombre chromosomique, le *C. Beeringianum* serait plus voisin de la souche ancestrale du groupe qui, d'après Gartner, doit être recherchée en Asie, et le *C. macrocarpum* d'Europe serait l'espèce la plus récente.

Cerastium Biebersteinii D. C.

Cette espèce a été placée par Buschmann (1938) dans le sous-groupe *Pontique* de son groupe «*tomentosum*». Elle présente une convergence d'allure avec le *C. tomentosum,* dont elle se distingue surtout

par sa capsule à paroi coriace, dont les bords sont à peine recourbés vers l'extérieur.

Son nombre chromosomique a été déterminé approximativement par Sakai (1935, dans Tischler, 1938), qui a trouvé n = env. 36.

Nous avons eu à notre disposition les matériaux suivants:

Echantillon 95 Graines reçues du Jardin botanique de Cluj et plantes cultivées à Neuchâtel à partir de ces graines. Détermination confirmée par le Dr W. Möschl.

Echantillon 97 Graines avec exsiccata reçues de M. le Dr Möschl et venant de l'«Hortus botanicus Graeciae».

Echantillon 97

Sur des métaphases somatiques appartenant à la première assise corticale de la racine, nous avons compté approximativement $2n = 72$ (nombre minimum de chromosomes observables = 67). Les chromosomes (figure 43) sont de taille moyenne pour un *Cerastium* et leur longueur varie du simple au double, soit de 1,3 micron à 2,2 microns. Ils ont la forme habituelle des chromosomes de *Cerastium,* à savoir celle d'un bâtonnet ou d'un V à branches ouvertes. La «constriction» est médiane ou submédiane. Le noyau au repos examiné sur des coupes longitudinales (Helly-Feulgen) est semi-réticulé avec une trentaine environ de chromocentres punctiformes.

Echantillon 95

A l'anaphase II, on peut compter exactement $n = 36$ (figure 44). Nous n'avons pas vu tous les stades de la méiose. Seules la division homéotypique et la tétradogénèse ont été observées aussi bien sur le matériel de Cluj que sur celui du Dr Möschl. Dans l'ensemble, le comportement est normal, cependant nous avons relevé quelques anomalies: «lagging» de chromosomes à la métaphase II et, dans les tétrades, de faibles masses chromatiques («chromatin clumps») en dehors des noyaux, avec ou sans microcellules.

En résumé, nos observations confirment celle de Sakai en leur ajoutant quelques précisions: *C. Biebersteinii* est une espèce octoploïde avec $n = 36$.

Cerastium Boissieri Gren. = C. gibraltaricum Boissier

Nous avons récolté notre matériel au début de juin 1949 à la Cima di Monte Prato Piccolo (Corse) au cours de l'excursion botanique internationale dirigée par le professeur G. Mangenot. Nous avons transplanté un pied de cette plante au jardin botanique et fait des fixations plusieurs années de suite, car l'espèce en question a mis beaucoup de temps à s'acclimater, ne produisant au début qu'un tout petit nombre

de fleurs. Actuellement, elle s'est bien développée et nous avons même pu récolter des graines en 1953. Au point de vue systématique, le *C. Boissieri* fait partie du sous-groupe méditerranéen du groupe du *C. tomentosum* (Buschmann, 1938). Elle se distingue des autres espèces du groupe (à l'exception du *C. gnaphalodes*) par ses graines physospermes, et de cette dernière espèce par l'absence de feuilles en rosette. Echantillons témoins n° 98.

Les plaques somatiques des racines ne sont pas très favorables, car les chromosomes sont serrés. On en compte environ 70. La figure 45 n'est reproduite que pour donner une idée de la taille des chromosomes. Ceux-ci sont courts (1,6 micron), en bâtonnets droits ou arqués. Le noyau au repos (matériel Helly-Feulgen) est semi-réticulé, avec un nombre variable de chromocentres susceptibles de s'agglomérer en chromocentres collectifs.

Sur de très belles anaphases I, en vue polaire, on compte exactement $n = 36$ (figure 46). Les chromosomes ont un diamètre allant de 1 à 1,3 micron. Vu la faible quantité de matériel à notre disposition, nous n'avons pu étudier en détail la méiose. Les tétrades en tous cas sont normales. Les quelques phénomènes de pycnose que nous avons vus nous paraissent avoir été causés par le froid, cette espèce étant typiquement méditerranéenne et sans doute difficile à acclimater en Europe centrale.

Le nombre chromosomique du *Cerastium Boissieri* a été publié pour la première fois par nous en 1953.

Cerastium brachypetalum Pers.

Cette espèce, appartenant au groupe des *Ciliatopetala* (*C.* annuels à pétales ou étamines ciliées à la base), a été divisée par Lonsing (1939) en deux sous-espèces, à savoir ssp. *strigosum* (Fries) Lonsing et ssp. *tauricum* (Sprengel) Murbeck pro parte. La première se rapproche beaucoup du *C. Tenoreanum* Seringe. Le nombre chromosomique du *C. brachypetalum sens. lat.* a été déterminé d'abord par Hagerup (1944) sur une plante des environs de Copenhague. Cet auteur la considère comme décaploïde avec $n = 5 \times 9$. En 1949, Madame Mattick (dans Tischler, 1950) compte $2n =$ env. 52 sur une plante probablement du Tyrol. Comme nous le verrons plus loin, ce dernier résultat paraît singulier et on peut se demander si l'auteur allemande n'a pas eu affaire à une autre espèce (*C. Tenoreanum*?). Nous avons publié en 1952 $n = 45$ pour une plante des environs de Neuchâtel, dont il n'a pas été possible d'établir la sous-espèce avec une entière précision, parce que les exemplaires récoltés comme témoins étaient trop jeunes. Il est probable qu'il s'agissait de la ssp. *tauricum* que nous avons trouvée au même endroit un peu plus tard. Enfin, Miss Brett (août 1952) a compté comme Hagerup et comme nous-même $n = 45$ sur du maté-

riel britannique, dont elle n'indique pas la ssp. [1]. Etant donné que la ssp. *strigosum* du *C. brachypetalum* présente une certaine analogie avec le *C. Tenoreanum,* dont le nombre chromosomique d'après nos recherches est différent ($n = 26$), nous avons étendu nos observations à cette sous-espèce. Il était intéressant aussi de voir si, dans le domaine méditerranéen, le *C. brachypetalum* ne présentait pas d'autre degré de polyploïdie qu'en Europe centrale.

a) ssp. strigosum

Des graines de cette sous-espèce ont été récoltées par Favarger dans la garide des Fourches au-dessus de St-Blaise (canton de Neuchâtel) en mai 1948 et semées au jardin botanique. C'est sur ces exemplaires en culture que nous avons fait des fixations de boutons floraux (témoin n° 100ter). L'étude chromosomique du *Cerastium brachypetalum,* comme d'ailleurs celle d'autres espèces annuelles à petites fleurs *(C. glomeratum, C. atlanticum),* est rendue difficile par le fait que le nombre des cellules mères dans chaque anthère est fort réduit. Sur de très belles métaphases I, on compte exactement $n = 45$ (figure 47). Le diamètre des chromosomes varie du simple au double (0,7 à 1,3 micron). Bien que certains de ces éléments soient assez rapprochés les uns des autres, on ne peut pas dire qu'il y ait des phénomènes d'association secondaire très frappants. Sur la figure que donne Hagerup (op. cit.), un chromosome est plus grand que les autres, alors que nous en avons observé trois à cinq de taille supérieure. Il est vrai que ces différences sont difficiles à préciser et peuvent tenir à une position légèrement oblique des chromosomes par rapport au plan de la coupe.

b) ssp. tauricum

Outre la plante du Pertuis du Sault, sur Neuchâtel, appartenant selon toute vraisemblance à cette sous-espèce et où nous avons pu compter exactement $n = 45$, nous avons encore trouvé les nombres suivants sur des individus en culture au jardin botanique et que nous avons pu déterminer avec précision:

Origine: Les Ponts-de-Gueydon près Entrevaux (Basses-Alpes), n° 108, n=env. 45 (nombre de chromosomes discernables: n=39—40).

Origine: Jardin botanique de Copenhague (de graines récoltées dans la nature), n° 104, n = env. 45 (nombre de chromosomes discernables: 42).

Ces dernières numérations sont approximatives; il est probable que des phénomènes de superposition masquent certains chromosomes.

---

[1] D'après Clapham, Tutin et Warburg (Flora of the British Isles) il s'agit très probablement de la var. *eglandulosum* Fenzl qui seule existe en Angleterre, où elle aurait été introduite d'après ces auteurs. C'est donc la ssp. *strigosum.*

Certains stades de la méiose ont pu être étudiés, mais le nombre total des images est faible pour la raison indiquée ci-dessus. Le pachytène (figure 48) est remarquable par la persistance de chromocentres sur le trajet des filaments chromatiques. Un chromocentre paraît se trouver fréquemment en contact avec le nucléole; nous ne saurions affirmer qu'il s'agit d'un chromocentre paranucléolaire, car les superpositions sont possibles. A la diacinèse (figure 49) on observe des bivalents à un et deux chiasmata comme dans les espèces étudiées jusqu'ici. La présence d'un trivalent n'est pas absolument exclue, mais étant donné la brièveté des chromosomes et leur nombre élevé, nous ne pouvons donner de certitude. A la métaphase I, les bivalents ne sont pas toujours exactement compris dans un plan; ceci rend l'observation des éventuels trivalents très difficile, d'autant plus que le nombre élevé des chromosomes multiplie les superpositions. La tétradogénèse est normale. Le noyau au repos est semi-réticulé, avec des chromocentres en nombre assez élevé dans les noyaux proches de l'état télophasique; ce nombre baisse ensuite par despiralisation et il y a souvent des chromocentres collectifs.

En résumé, les populations de *C. brachypetalum* que nous avons étudiées (Suisse, Danemark, Midi de la France) offrent toutes le nombre gamétique $n = 45$, et cela aussi bien dans la ssp. *strigosum* que dans la ssp. *tauricum*. Ces observations, s'ajoutant à celles d'autres auteurs, tendent à prouver que ce céraiste annuel dont l'aire de distribution va de la Méditerranée au sud de la Scandinavie, ne s'est pas différencié en races chromosomiques. Malgré son degré de polyploïdie élevé ($5x$), sa méiose est normale. Enfin, la ssp. *strigosum*, morphologiquement voisine du *Cerastium Tenoreanum*, s'en distingue par un nombre chromosomique différent (voir p. 325).

Cerastium campanulatum Viviani

Cette espèce fait partie du groupe *Orthodon-Fugacia-Leiopetala*, série *Clavatoglandulosa*. Ses rapports taxinomiques avec les espèces voisines ont été étudiés à plusieurs reprises par Möschl (1936, 1938, 1949).

Des graines accompagnées d'un exsiccatum (n° 109) nous ont été communiquées par M. A.-U. Däniker. Ils provenaient d'une récolte faite par MM. les professeurs A.-U. Däniker et E. Schmid, à Angera, sur le lac Majeur (Italie du Nord). Nous avons publié en 1952 pour cette espèce le nombre somatique $2n = 36$. En revoyant nos préparations, nous avons constaté que les métaphases n'étaient pas aussi bonnes que nous l'avions cru au début, le nombre maximum de chromosomes discernables ne dépassant pas 35. Par exemple, sur la figure 50 on compte $2n = 34$, mais la plaque n'est pas parfaite, les chromosomes étant assez serrés. Leur taille est petite (longueur 1,4 à 1,6 micron). En

examinant des préparations de boutons floraux, nous avons trouvé à la métaphase I et à la métaphase II $n = 17$ (figure 51). Les chromosomes méiotiques sont sphériques et très petits (diamètre 1 micron). Sur des plaques vues de profil, on remarque que les gemini ne sont pas toujours dans un plan, comme si leur taille exiguë les rendait moins sensibles aux forces d'attraction ou de répulsion qui ordonnent la plaque équatoriale. La tétradogénèse est normale.

Le noyau au repos est semi-réticulé avec une trentaine de chromocentres punctiformes. Il y a parfois des chromocentres collectifs.

Le nombre $n = 17$ n'a jamais été déterminé chez un *Cerastium*. Il serait intéressant de savoir si d'autres populations de *Cerastium campanulatum* le présentent aussi, ou s'il est limité aux plantes d'Angera. Quoi qu'il en soit, on voit par cet exemple que l'examen des mitoses dans les racines n'est pas toujours suffisant pour connaître le nombre chromosomique. Un contrôle à la méiose nous paraît indispensable.

Cerastium candidissimum Correns

Cette espèce a été reconnue pour la première fois par Correns (1909). Elle diffère du *C. tomentosum* L. par sa capsule à paroi plus dure, ses poils fortement rameux, son port plus ramassé. Buschmann (op. cit.) l'a placée dans le sous-groupe pontique de son groupe *Tomentosum,* avec le *C. Biebersteinii* et quelques autres espèces que nous n'avons pu étudier. Au point de vue géographique, elle donne l'impression d'être un vicariant oriental (plus exactement hellénique) du *C. tomentosum.*

Son nombre chromosomique a été déterminé pour la première fois par Rohweder, qui a compté à la méiose $n = 18$.

Notre matériel (graines) provenait du Jardin botanique de Vienne et se trouve en culture à Neuchâtel. Nous avons vérifié qu'il s'agissait bien de cette espèce (n° 110).

Sur une métaphase de la racine (région proche du dermatogène), on compte $2n = 36$ (figure 52). Les chromosomes sont relativement longs, à peu près comme dans *C. banaticum* (longueur 2,3 microns). L'étude de la méiose confirme cette numération. Plusieurs métaphases II montrent clairement 18 chromosomes sphériques assez gros et de taille uniforme (figure 53) (diamètre 1,5 micron). A la diacinèse, il y a comme dans la plupart des *Cerastium* étudiés des bivalents à un et deux chiasmata (figure 54). Parfois, sur un bivalent, la terminalisation n'est pas achevée. La méiose est régulière. Dans quelques tétrades seulement on observe un ou deux amas de chromatine («chromatin clumps») en dehors des noyaux.

Le noyau au repos est semi-réticulé à réticulé, les chromocentres, le plus souvent collectifs, sont mal délimités vis-à-vis du réseau. Relevons la polarité chromatique des noyaux posttélophasiques.

Cerastium carinthiacum Vest.

Le nombre chromosomique de cette espèce endémique des Alpes orientales a été publié pour la première fois par Söllner (1952).

Notre matériel (n° 112) consiste en graines accompagnées d'un exsiccatum récoltées par le professeur F. Widder, de Graz. Il appartient à la f. *lanceolatum* Brittinger et a été récolté dans un pierrier dolomitique à l'embouchure du Johnbach dans l'Enns (Ennstaler Alpen, Autriche) à 590 m d'altitude.

Sur une métaphase somatique appartenant à la troisième assise corticale de la racine, on compte exactement $2n = 36$ (figure 55). Les chromosomes sont relativement longs (2,5 microns) et ressemblent à ceux du *C. austroalpinum.*

Nous avons eu beaucoup de difficulté à cultiver cette espèce au jardin botanique; elle se maintient un ou deux ans, puis périt. Cependant nous avons obtenu de bonnes préparations de boutons floraux. A la métaphase I, on compte facilement $n = 18$ (figure 56). Les chromosomes sphériques sont gros (diamètre 1,5 micron); trois à cinq sont un peu plus petits. Sur des plaques vues de profil, les partenaires d'une paire semblent avoir de la peine à se séparer et sont souvent réunis par des filaments très chromatiques (figure 57). Enfin, à la diacinèse, la terminalisation ne paraît pas toujours achevée. Ces faits nous paraissent en rapport avec une taille de chromosomes un peu plus élevée que dans les autres *Cerastium.*

L'analogie avec le *C. austroalpinum* nous invite à penser qu'il s'agit de deux formes extrêmement voisines, et nous partageons le point de vue de Merxmüller (1952) qui, à propos de l'espèce de Kunz, s'exprime ainsi: «Bei der Vielgestaltigkeit der Gesamtart (= *C. carinthiacum)* erscheint es etwas zu weitgehend, dieser insubrischen Sippe... Artrang zuzuweisen...»

Cerastium cerastoides (L.) Britton

La première numération se rapportant à cette espèce est celle de Böcher (1938). Cet auteur a compté $2n = 40$ sur des plantes de l'est du Groenland et précise qu'en réalité 39 chromosomes étaient visibles sur ses préparations (mitoses de racines). Madame Mattick (in litt. ds. Tischler, 1950) détermine $n = 18$ sur des plantes du Tyrol. La même année (1949), Favarger et Söllner publient les résultats d'une étude sur des plantes de Salanfe et du col d'Emaney. Ces auteurs donnent $n = 19$ pour la méiose et $2n = 38$ pour les mitoses des racines. Depuis lors, Böcher et Larsen (1950) ont repris l'étude cytologique de cette espèce et après examen d'un matériel du sud-ouest du Groenland affirment qu'il n'y a aucun doute sur l'exactitude du nombre $2n = 38$. Cependant, sur une autre plante (n° 64), venant de la péninsule de Nugssuaq, ces auteurs trouvent $2n = 34 + 2$ très petits corpuscules

qu'ils interprètent comme des fragments dus à un interchange. En effet, parmi les 34 chromosomes, deux sont anormalement longs.

Sörensen et Westergaard (dans Löve et Löve, 1948) comptent à leur tour $2n = 40$, mais sans publier de dessin.

Enfin, Miss Brett (1952) conclut de tous ces comptages que *C. cerastoides* possède les deux nombres de base: $x = 9$ et $x = 19$.

Etant donné ces résultats contradictoires, nous avons étendu nos recherches à de nouvelles plantes des Alpes et tout particulièrement à du matériel de Suisse orientale. Cette étude confirme nos résultats antérieurs.

Sur des plaques équatoriales de racines appartenant aux échantillons suivants: col d'Emaney (Valais), 2400 m; Muottas Muragl (Grisons), 2450 m (n° 116); Albula (Grisons), 2400—2500 m (n° 118), on compte nettement $2n = 38$ (figure 58). Les chromosomes sont courts, en bâtonnets droits ou peu arqués. Leur taille est assez uniforme (1,5 micron).

A la métaphase I et à la métaphase II, sur le matériel de Salanfe, le nombre $n = 19$ apparaît des plus nettement (figure 59). Sur cette dernière figure, les chromosomes sont bien séparés. Ils sont sphériques et à peu près égaux (diamètre 0,9 micron). A la métaphase II, on observe des phénomènes d'association secondaire (plusieurs groupes de deux ou de trois chromosomes). Ces phénomènes ne sont pas absolument constants. La méiose et la tétradogénèse sont régulières. Au pachytène, on relève parfois la présence d'un chromocentre en contact avec le nucléole. Peut-être s'agit-il d'un chromocentre paranucléolaire. Nous avons déjà signalé cette coïncidence chez *Cerastium anomalum*. Cependant la présence de nombreux autres chromocentres sur le trajet des filaments du pachynema et les phénomènes de superposition qui peuvent se produire ne permettent pas d'affirmer qu'il y a un chromocentre paranucléolaire.

Le noyau au repos est semi-réticulé, tendant vers le type aréticulé avec des chromocentres punctiformes et un très vague réseau à la limite de la visibilité.

En résumé, toutes les plantes de *C. cerastoides* des Alpes suisses (quatre provenances différentes) que nous avons examinées ont $n = 19$ ou $2n = 38$. Cette espèce possède-t-elle d'autres nombres, comme l'affirme par exemple Miss Brett? La numération de Mme Mattick ($n = 18$) ne nous paraît pas convaincante. On sait que l'auteur en question n'a pas publié de dessin, et d'autre part ses numérations ont été faites par la méthode du carmin acétique qui ne nous semble pas appropriée aux petits chromosomes. Sörensen et Westergaard n'ont pas non plus publié de dessin et nous ne savons pas quelle méthode ils ont employée ($n = 20$). Quant à un des résultats de Böcher et Larsen ($2n = 34 + 2$), l'examen de la figure que donnent ces auteurs fait penser qu'il pourrait être interprété comme $2n = 38$, si l'on admet que les deux chromosomes anormalement longs représentent en

réalité quatre éléments dont les extrémités se recouvrent, et si les deux petits fragments sont des chromosomes dont une partie a été enlevée par le rasoir. Nous avons déjà fait observer qu'une numération basée sur les plaques somatiques seules est délicate chez les *Cerastium*. Un comptage à la méiose sur les plantes du Groenland nous paraît donc très souhaitable.

L'analogie de caryotype entre *C. cerastoides* et *C. anomalum* est évidente. Ceci souligne l'homogénéité du petit groupe des *Cerastium* à trois styles, dont deux espèces ont été examinées par nous. Il est non moins intéressant de constater que ces espèces qui, dans le genre, occupent une position particulière, ont le nombre chromosomique $n = 19$, alors que la plupart des autres *Cerastium* ont pour nombre de base un multiple de 9.

La différenciation intraspécifique du *C. cerastoides* est assez peu prononcée malgré son aire de distribution étendue qui va de l'Atlas jusqu'en Scandinavie et de l'Amérique arctique à la Russie septentrionale. En Suisse, on distingue une var. *grandiflorum* et une var. *parviflorum*. Mais ces deux variétés de Ledebour sont fondées sur des caractères assez légers: taille des pétales, présence ou absence de poils à la base des feuilles. D'ailleurs, d'après Jovet (1941), qui a fait une étude de ces variétés, elles sont assez mal fondées.

Nous pensons qu'il s'agit de micromorphes sans valeur géographique et interfertiles, comparables à ceux que présente la ssp. *strictum* du *C. arvense*. Mais dans *C. cerastoides* leur nombre est moins grand et les différences morphologiques moins saillantes.

Cerastium chloraefolium Fisch. et Meyer

Cette espèce appartient avec les *C. perfoliatum* et *dahuricum* à la section *Strephodon*. Il s'agit d'espèces à capsules dont les dents sont enroulées, en crosse, en arrière, par la pointe, mais non réfléchies par leurs bords *(apice circinnato-convoluti, margine non revoluti)*. Le *C. chloraefolium* habite l'Anatolie et l'Arménie (d'après Boissier).

Notre matériel (n° 120) vient du Jardin botanique de Stockholm. Nous en avons vérifié l'identité.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été déterminé pour la première fois par Rohweder (op. cit.), qui a compté $n = 19$. Nous avons confirmé cette numération en 1950. Enfin, Miss Brett (1952) a trouvé le même résultat.

Sur une métaphase somatique, appartenant à une cellule du plérome, on compte $2n = 38$ (figure 60). Les chromosomes sont courts, en bâtonnets droits ou peu arqués. Ils ressemblent à ceux des *C. anomalum* et *cerastoides*.

Les métaphases I sont d'une grande clarté et les 19 chromosomes sont parfaitement séparés (figure 61). Rohweder a trouvé que onze

d'entre eux étaient plus gros que les autres et plus intensement colorés. Certaines de nos préparations permettent de confirmer l'opinion de Rohweder, mais le nombre des chromosomes de taille plus élevée ne nous paraît pas dépasser huit.

Cerastium comatum Desvaux

Cette espèce, faisant partie de l'ancienne section *Cryptodon Pax,* a été placée par Lonsing (1939) dans sa série *Brachiata.* D'après cet auteur, la série en question est homogène et relativement isolée. Cependant Möschl (1949) admet un lien assez étroit entre la série *Brachiata* et le *Cerastium granulatum* Chiovenda, qui est voisin du *C. campanulatum.* Quoi qu'il en soit, la série *Brachiata* comprend des *Cerastium* annuels méditerranéens dont chacun, à l'exception du *C. comatum,* possède une aire de distribution très restreinte. Le nombre chromosomique de cette espèce n'a jamais été déterminé.

Nous avons utilisé le matériel suivant:

a) graines avec exsiccatum récoltées au Parnasse (Attique), à 1100 m d'altitude, le 28 juin 1953, par le professeur Ch. Diapoulis d'Athènes (n° 122);

b) graines avec exsiccatum récoltées entre la tour de Lozari et Ostriconi (Corse), en avril 1953, par M. Cl. Farron[1] (n° 121).

a) Matériel hellénique: Sur une très bonne métaphase, appartenant à la première assise corticale, on compte $2n = 34$ (figure 62). Les chromosomes sont en bâtonnets droits ou arqués (longueur 1,2 à 1,8 micron). Le noyau au repos est semi-réticulé, avec des chromocentres bien visibles seulement peu après la télophase. Par la suite, ceux-ci se despiralisent plus ou moins complètement, ne laissant qu'un petit nombre de chromocentres, dont certains sont collectifs.

b) Matériel de Corse: Une seule racine a pu être étudiée, les graines de Corse ne germant que difficilement. Une métaphase dans la troisième assise corticale permet de compter $2n =$ env. 34.

Ainsi donc, le *Cerastium comatum,* appartenant à un groupe relativement isolé de *Cerastium,* se distingue de la plupart des autres espèces par son nombre somatique de 34. Il serait fort intéressant de voir si d'autres espèces de la série *Brachiata* Lonsing possèdent également ce nombre aberrant. Rappelons d'autre part que nous avons trouvé $n = 17$ dans *Cerastium campanulatum.* Or, ainsi que nous l'avons relevé ci-dessus, Möschl (1949) admet qu'il existe un lien de parenté entre le groupe du *C. campanulatum* et la série *Brachiata.* Ce lien s'exprime donc aussi sur le plan cytologique.

---

[1] La station découverte par M. Farron semble nouvelle pour la Corse; elle est éloignée d'environ 12 km de celle de Corbara, découverte par Soleirol et confirmée récemment par Hermann (dans Lonsing).

Cerastium dahuricum Fisch.

Cette espèce d'Asie et de l'Oural fait partie de la section *Strephodon.* Elle ressemble aux *C. chloraefolium* et *perfoliatum,* dont elle diffère surtout par le fait qu'elle est vivace. Nous avons publié son nombre chromosomique en 1950. Notre comptage a été confirmé depuis par Miss Brett (1952).

Notre matériel venait du Jardin botanique de Stockholm (n° 123). Nous l'avons cultivé à Neuchâtel et l'avons vérifié. Les graines germant difficilement, nous n'avons obtenu qu'un matériel de racines peu abondant. Sur une plaque équatoriale, dans la troisième assise corticale, on compte $2n$ = env. 38 (figure 63). Les chromosomes sont moyens (longueur 1,3 à 1,8 micron). A la métaphase I, 19 chromosomes apparaissent avec la plus grande netteté et sont tous détachés les uns des autres (figure 64). Une dizaine d'entre eux sont un peu plus grands (diamètre 0,7 à 1,1 micron).

A la diacinèse, les gemini sont trop contractés pour qu'on puisse observer leur mode d'attache. Il est possible que les bivalents qui apparaissent plus gros sur les plaques équatoriales en vue polaire aient deux chiasmata, ou bien il s'agit de chromosomes un peu plus longs que les autres. Les vues de profil (figure 65) font pencher en faveur de la première hypothèse.

En résumé, le caryotype du *C. dahuricum* se rapproche de celui du *C. chloraefolium,* bien que les chromosomes méiotiques du premier soient plus gros que ceux du second.

Cerastium decalvans Schloss. et Vuk.

Cette espèce balkanique et voisine du *C. tomentosum* en diffère avant tout par son aspect moins tomenteux, ses poils à cellules plus nombreuses, son calice souvent glanduleux. Buschmann la range dans son sous-groupe méditerranéen du groupe *Tomentosum.*

Notre matériel consistait en plantes vivantes reçues du Jardin botanique de Lausanne, étiquetées les unes *C. decalvans* (n° 124) et les autres *C. Cernjavskii* Georg. (n° 125) (il s'agit d'une simple synonymie). La détermination a été confirmée par le Dr W. Möschl. Nous avons publié le nombre chromosomique de cette espèce en 1953.

Les plaques somatiques des racines ne sont pas très favorables. Sur celle que représente la figure 66 on compte $2n$ = env. 72 (nombre de chromosomes discernables 69). Les chromosomes sont courts et le plus souvent arqués ou courbés en V. Par contre, à la métaphase I, on compte exactement $n = 36$ (figure 67). Les chromosomes, sphériques, forment quelques groupes de deux ou trois éléments. Leur diamètre varie de 0,8 micron à 1,2 micron. La méiose présente quelques irrégularités: chromosomes en dehors du plan équatorial à la métaphase I (univalents?), «lagging» d'univalents à l'anaphase I, «chromatin clumps» ou

microcellules au stade des tétrades. Nous avons recherché des multivalents à la diacinèse (figure 68) et à la métaphase I (vue de profil), mais sans obtenir à ce sujet plus que des présomptions, à cause des possibilités de superposition.

Le noyau au repos est semi-réticulé, avec un nombre variable de chromocentres (environ 30) susceptibles de se despiraliser et de former des chromocentres collectifs.

Cerastium dichotomum L.

Cette espèce avait été placée par Fenzl dans le sous-genre particulier *Schizodon,* caractérisé par une capsule à dents conniventes en cône. Boissier, dans sa Flora orientalis, tout en laissant tomber le sous-genre *Schizodon,* met le *C. dichotomum* et l'espèce voisine *C. inflatum* Link dans une série particulière du groupe des annuelles de la section *Orthodon* et précise que ces plantes diffèrent des autres membres de la section par les dents de la capsule qui ne sont pas recourbées par les bords *(«capsulae dentes marginis non revoluti»).*

Enfin, les auteurs modernes qui considèrent comme plus ou moins artificielles les sections établies par les anciens, reconnaissent qu'il est difficile d'assigner une place au *C. dichotomum.* Lonsing, par exemple, constate qu'il a tous les caractères du groupe des *Leiopetala-Ovoglandulosa,* et cependant des pétales ciliés. Ce préambule montre que, dans le cas de cette espèce, les données cytologiques ne pouvaient manquer de fournir d'intéressants résultats.

Le nombre chromosomique du *C. dichotomum* a été déterminé pour la première fois par Miss Brett (1951) sur un matériel de jardin botanique dont elle n'indique pas la provenance. En 1952, nous avons publié deux comptages (dont l'un effectué à la méiose) sur des plantes de l'Iran et de l'Afrique du Nord. Ces nombres confirment ceux de l'auteur anglais qui, en 1952, souligne les affinités entre *C. dichotomum* et *C. perfoliatum.*

Matériel africain: Graines avec exsiccatum récoltés en juin 1950 par M. A. Dubuis (Alger) dans les cultures de céréales des hauts-plateaux Granais (Algérie). N° 128. A la métaphase, sur de jeunes racines, on compte $2n = 38$ (figure 69). Les chromosomes sont courts, en bâtonnets droits ou légèrement arqués. Le même matériel cultivé à Neuchâtel nous a permis de compter à la méiose avec toute la précision désirable $n = 19$.

Matériel iranien: Graines avec exsiccatum récoltés en mai 1948 par le professeur K.-H. Rechinger (Vienne) à Kuh Djamal Bariz, province de Kerman. Nous avons fixé les boutons des plantes cultivées à Neuchâtel à partir des graines ci-dessus.

A la métaphase I, on discerne 19 chromosomes sphériques ou un peu anguleux (figure 70). Quatre à cinq paraissent un peu plus grands.

Le diamètre oscille entre 0,9 micron et 1,1 micron. Méiose et tétradogénèse sont régulières, et à la diacinèse, on n'observe que des bivalents à un ou deux chiasmata.

Le noyau au repos est semi-réticulé avec une trentaine de chromocentres susceptibles de se despiraliser (préparations au NF).

En conclusion, le *C. dichotomum* s'éloigne par son nombre chromosomique $n = 19$ des autres espèces de la section *Orthodon* et se rapproche des espèces de la section *Strephodon*. Nous reviendrons sur ce fait dans nos considérations générales.

Cerastium Edmondstonii (Wats) Murb. et Ostenf.

Des graines de cette espèce nous ont été aimablement communiquées par M. R.-D. Meikle, de Kew. Elles avaient été récoltées par le Dr R. Dennis à Baltasound, île d'Unst (Shetlands).

La position systématique et même la nomenclature de cette espèce a donné lieu déjà à bien des discussions dans le détail desquelles il nous est difficile d'entrer. Il faudrait en effet, pour prendre position, avoir vu sur le vivant les céraistes du nord de l'Europe et ceux des îles Britanniques et en faire une étude approfondie. Nous savons, d'autre part, que plusieurs botanistes anglais s'occupent en ce moment du groupe du *Cerastium arcticum* (ce nom, d'après certains, devrait remplacer le précédent). Cependant, comme le *C. Edmondstonii* a été confondu autrefois avec le *C. latifolium* L. de nos Alpes, nous ne pouvons nous empêcher de nous y intéresser parce que les problèmes que soulève cette espèce touchent aux rapports entre le groupe du *C. alpinum* et celui du *C. latifolium* L.

Nous décrirons d'abord nos résultats cytologiques.

Sur des coupes transversales de jeunes racines, on compte $2n =$ env. 108. Sur la figure 71, on en compte en réalité 104, mais vu le grand nombre des chromosomes, des superpositions sont possibles, ou bien quelques chromosomes ont été arrachés par le rasoir. Ces organites sont de taille moyenne (1,5 micron à 2 microns) et ressemblent beaucoup à ceux du *C. alpinum*. Nous n'avons pu étudier la méiose parce que la seule plante issue des graines à notre disposition n'a pas encore fleuri. Par contre, Miss Brett (1953) a observé la méiose dans des plantes du Snowdon et du Ben Nevis de *C. arcticum* Lange. Elle a compté, avant nous, dans les racines de ces plantes $2n = 108$ et à la métaphase I $n = 54$. Elle signale la présence de plusieurs multivalents à la métaphase I et observe dans un individu du Snowdon une méiose très irrégulière. Enfin, sur quelques plantules, elle compte un nombre chromosomique supérieur à $2n = 108$, ce qu'elle attribue à une éventuelle pollinisation par *C. holosteoides*.

La plante d'Ecosse et du Snowdon étudiée par Miss Brett, appelée par l'auteur anglaise *C. arcticum* Lange, et celle de l'île d'Unst

sont-elles conspécifiques? Cela nous paraît probable. Clapham, Tutin et Warburg font de cette dernière une simple variété (var. *nigrescens* Edmondst.). Une partie de ses caractères morphologiques spéciaux pourrait tenir à la station particulière où elle croît: sur des débris de serpentine. W.-H. Beeby (1900) a observé que les plantes rapportées des Shetlands et cultivées dans un sol du Surrey perdaient la teinte pourpre de leurs feuilles. L'identité du nombre chromosomique elle aussi, parle en faveur d'un rapprochement.

Grâce à l'amabilité de Sir E. Salisbury, directeur de Kew Garden, nous avons pu examiner quelques spécimens de *C. arcticum* Lange de l'Herbier de Kew, y compris la plante de l'île d'Unst étiquetée var. *Edmondstonii* Beeby. Nous avons été frappé par la ressemblance générale d'allure entre les premiers et les céraistes alpins du groupe «*Physospermia*», plus particulièrement *C. latifolium* L. ou éventuellement *C. uniflorum* Clairv. Dans les deux cas, les bractées inférieures sont complètement herbacées et semblables aux feuilles supérieures. Le port des plantes est lâche et il n'y a pas de pousses stériles à feuilles rapprochées et très velues comme dans *C. alpinum*. Très suggestifs à ce ce sujet nous paraissent une plante du Snowdon (légit. Augustin Ley) et surtout un échantillon de Ben More of Assynt (Ecosse) (legit. E.-S. Marshall). Sans les graines, on croirait voir dans ce dernier un exemplaire à feuilles un peu étroites de *C. latifolium* L. Les graines par contre sont beaucoup plus petites que celles du *C. latifolium* et paraissent chondrospermes. Les graines de la plante de Baltasound sont également plus petites que celles du *C. latifolium*, mais elles sont *physospermes!* On comparera sur les figures VIII et IX les échantillons de *C. arcticum* Lange d'Ecosse avec ceux de *C. latifolium* L. des Alpes, et sur les figures X et XI ceux de la var. *Edmondstonii* Beeby avec ceux de *C. uniflorum* Clairv. des Alpes.

Il nous semble donc qu'à la question que se posait Williams (1900) de savoir si le *C. latifolium* L. n'existait pas aux îles Britanniques, on puisse répondre par la négative. *La plante de l'île d'Unst n'est pas un C. latifolium* L. (nombre chromosomique, taille des graines). Cependant, on peut se demander si elle n'offre pas un certain degré de parenté avec les *Cerastium* alpins du groupe *Physospermia*. En particulier, ses feuilles arrondies à l'extrémité, son port densément touffu, la taille de ses graines — physospermes — rappellent le *C. uniflorum* Clairv. Il y a donc aux îles Britanniques plusieurs formes de *Cerastium* paraissant intermédiaires entre le groupe du *C. alpinum* et celui du *C. latifolium* L., les unes (Snowdon, Ben More of Assynt) rappellent plutôt *C. latifolium* L., les autres (île d'Unst) ressemblent davantage au *C. uniflorum* Clairv. Sans doute pourrait-on songer à des convergences, mais le nombre chromosomique $2n = 108$ s'expliquerait fort bien par l'hypothèse d'une amphidiploïdie entre une forme à $n = 18$ et une autre à $n = 36$. C'est

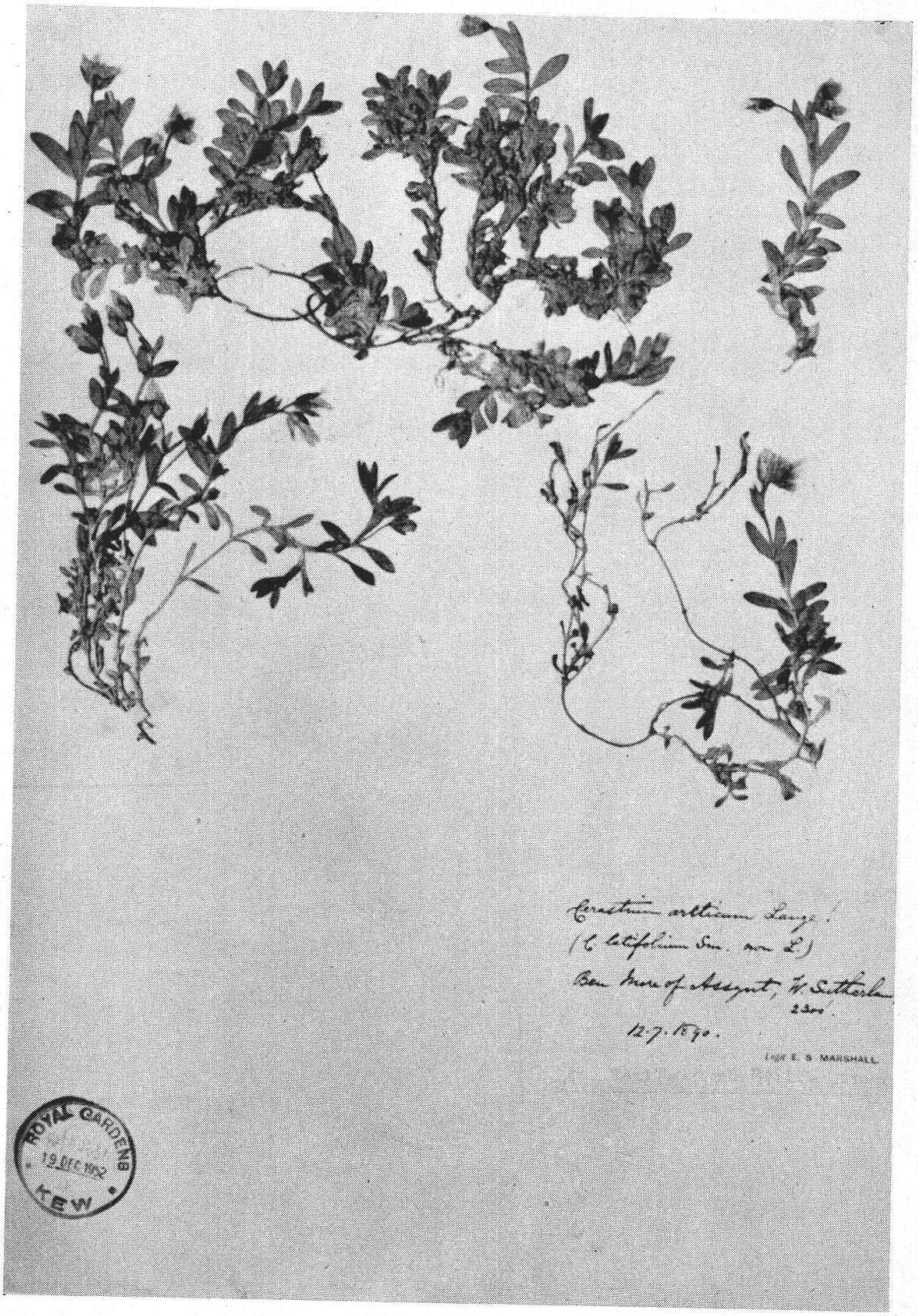


Figure VIII
Photographie de spécimens de l'Herbier de Kew: *Cerastium arcticum* Lange

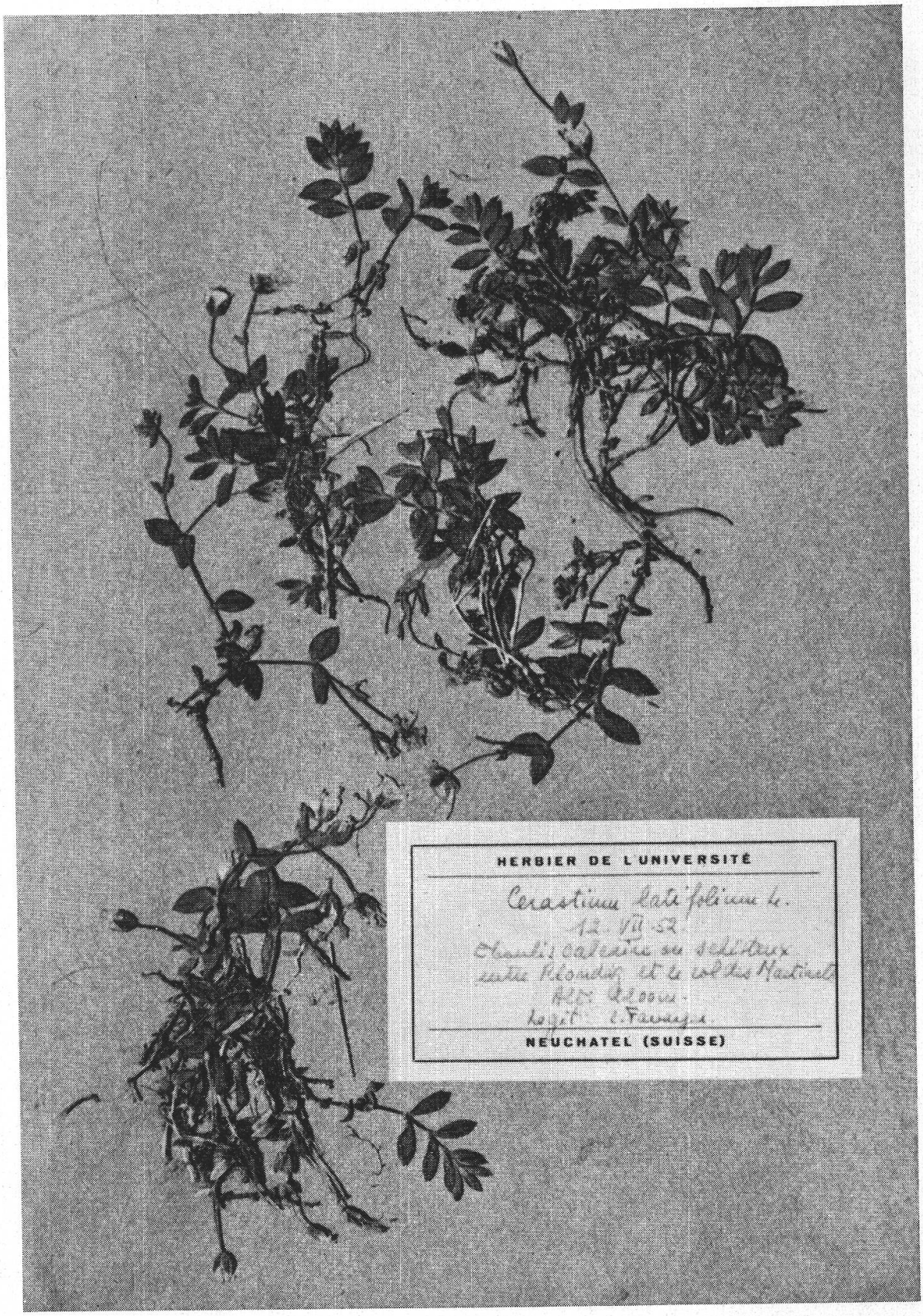


Figure IX
Photographie de spécimens de l'Herbier de l'Université de Neuchâtel (Collection Favarger): *Cerastium latifolium* L.

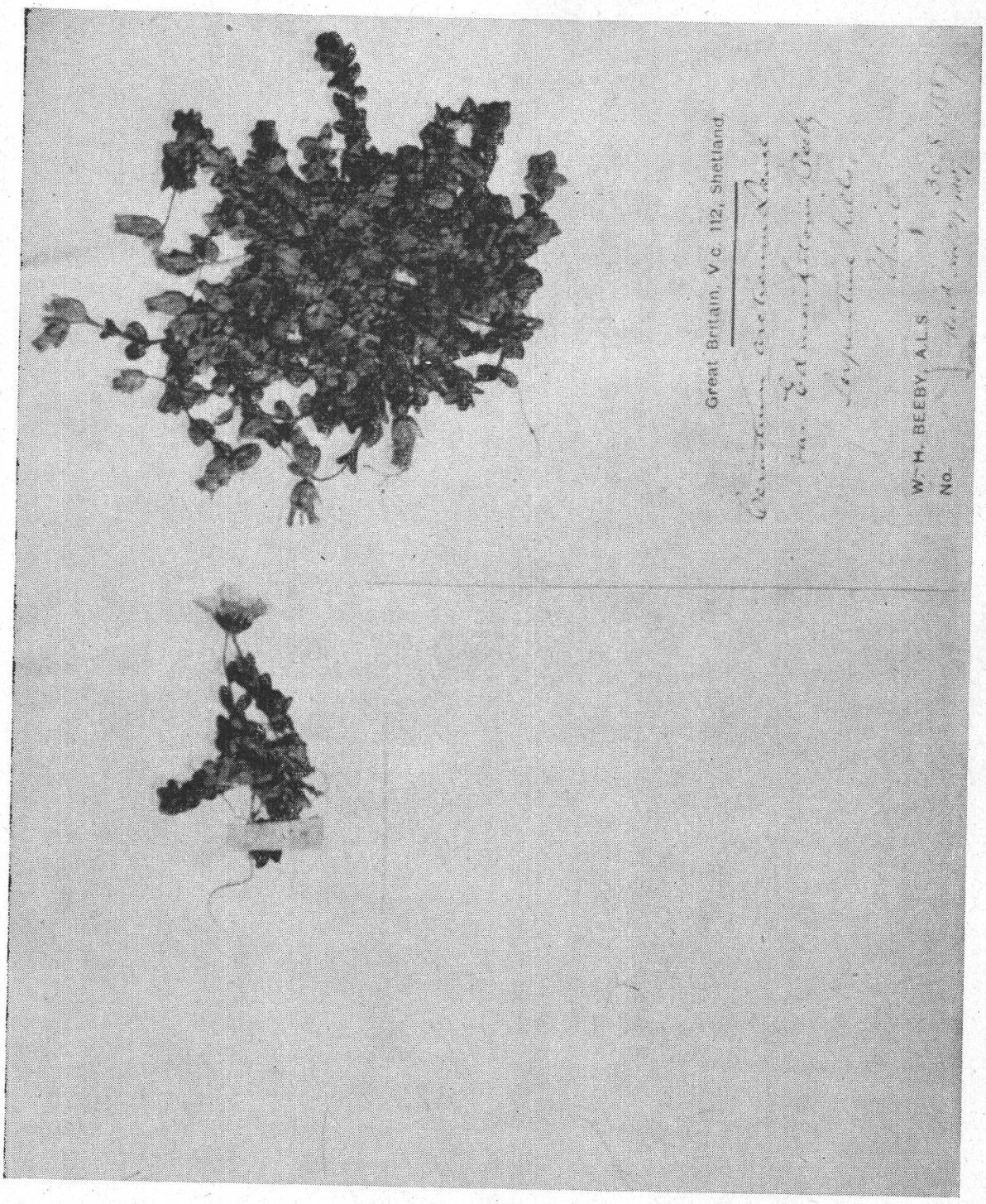


Figure X
Photographie de spécimens de l'Herbier de Kew: *Cerastium arcticum* Lange var. *Edmondstonii* Beeby

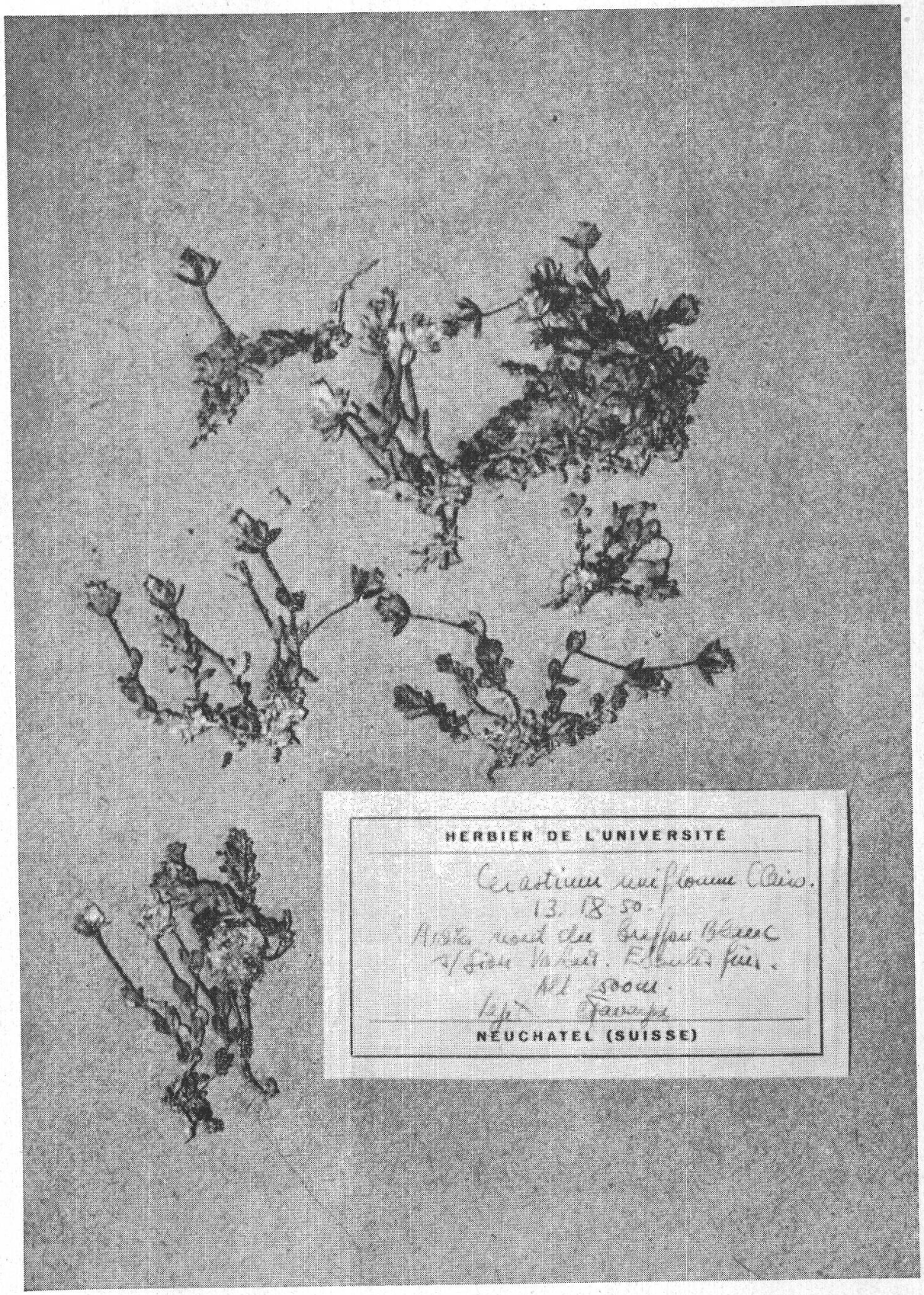


Figure XI
Photographie de spécimens de l'Herbier de l'Université de Neuchâtel (Collection Favarger : *Cerastium uniflorum* Clairv.

d'ailleurs la supposition à laquelle nous nous étions arrêté dans un travail antérieur (Söllner, 1953). Nous pensons qu'il convient de la modifier légèrement, en ce sens qu'un des ancêtres présumés du *C. Edmondstonii* n'est probablement ni le *C. uniflorum* Clairv., ni le *C. latifolium* L., mais une forme plus voisine de la souche commune de ces deux espèces.

On peut admettre avec quelque vraisemblance que, lors de la première glaciation, des formes alpines du groupe *Physospermia,* non encore différencié comme il l'est actuellement, ont passé aux îles Britanniques en même temps que le *C. alpinum* et se sont maintenues sur les montagnes dans le nord de l'Ecosse et aux îles Shetlands. Par croisement avec le *C. alpinum* suivi de redoublement des génomes, se serait constitué le *C. Edmondstonii.* Suivant que le parent à 18 chromosomes était plus près du *C. uniflorum* ou du *C. latifolium,* on aurait obtenu la forme de l'île d'Unst (var. *nigrescens*) ou celle du Snowdon, du nord de l'Ecosse, etc., considérée comme le type de l'espèce.

Les formes originales à 18 chromosomes auraient été «absorbées» dans de tels croisements. On sait qu'elles sont délicates et étroitement adaptées au climat alpin. On peut d'ailleurs se demander si l'hybride F_1 à $2n = 54$ n'aurait pu se croiser à nouveau («back cross») avec le *C. alpinum,* ce qui, après redoublement du nombre chromosomique, aurait donné des plantes à $2n = 126$. On sait en effet que Miss Brett a compté plus de 108 chromosomes dans certaines plantules de ce qu'elle nomme *C. arcticum* Lange. Ce serait un aspect de «l'introgressive hybridisation» selon l'expression d'Anderson (1949) et il n'y aurait pas lieu de faire intervenir, comme l'imagine Miss Brett, un croisement accidentel avec *C. holosteoides.* Cela expliquerait aussi pourquoi certains individus de *C. Edmondstonii* sont morphologiquement plus proches du *C. alpinum.*

Il s'agit là évidemment de simples hypothèses, mais elles ne sont pas invérifiables. L'étude cytologique de nombreuses populations britanniques de *C. Edmondstonii,* le croisement de cette espèce avec ses parents présumés (*C. alpinum* et *C. uniflorum* Clairv. ou *C. latifolium* L.) fournira sans doute d'utiles renseignements. Ajoutons que Miss Brett, dans un article récent (1954), paraît se rallier elle aussi à l'hypothèse de l'origine hybridogène du *C. arcticum* Lange.

Quant à la question de nomenclature qui a provoqué une discussion entre Miss Brett (1954) et Polunin (1954), nous ne la soulèverons pas. Dans tout ce qui précède, nous avons donné au binôme *C. Edmondstonii* le sens que lui donnent Clapham, Tutin et Warburg (op. cit.).

Cerastium fontanum Baumg.

Cette plante, souvent subordonnée comme sous-espèce au *C. triviale* (= *holosteoides*), ne se distingue de ce dernier que par des fleurs plus

grandes, des capsules plus longues et des graines plus grosses. En outre, tandis que le *C. holosteoides* est cosmopolite, croissant aussi à toutes les altitudes, le *C. fontanum* ne se rencontre qu'en montagne ou dans le nord de l'Europe. Gartner (1938), qui a fait une monographie des espèces de ce groupe, pense que ce dernier est issu du premier. «Das *C. vulgatum*», écrit-il, «stellt die Stammform für das in der alpinen Zone verbreitete *C. fontanum s. l.* dar. Mit diesem ist es durch Übergänge verbunden.» Si nous sommes parfaitement d'accord avec Gartner sur l'existence des formes de passage entre ces deux espèces (nous en avons récolté plusieurs dans les Alpes), nous ne considérons pas comme prouvé que le *C. holosteoides* (au sens de Möschl) soit l'ancêtre du *C. fontanum*. Une filiation en sens inverse (*C. fontanum* = ancêtre du *C. holosteoides)* nous paraît tout aussi vraisemblable. Il était intéressant de rechercher si la cytologie apporterait des arguments pour ou contre l'hypothèse de Gartner. En 1938, Böcher compte $2n = 140$ à 145 sur des racines de *C. caespitosum* Gilib. var. *alpestre* (= *C. fontanum*). Son matériel venait de Tórshavn (Groenland). Madame Mattick (1949, dans Tischler, 1950), de son côté, indique n = environ 60 (matériel du Tyrol). Nous avons publié en 1952 n = environ 72 (plantes de la Koralpe).

L'étude cytologique du *C. fontanum* est difficile en raison de son nombre gamétique élevé et de la tendance qu'ont les chromosomes à former des chaînes ou des groupes de deux ou trois aux métaphases I et II. Notre matériel le meilleur est celui d'Arosa (n° 134bis). Il s'agit de plantes que nous avons récoltées en graines en 1949 près de la cabane du Hörnli sur Arosa, à 2513 m d'altitude. Les graines ont été semées au jardin botanique, et ce sont les boutons de ces plantes que nous avons fixés.

A la métaphase I, on compte $2n$ = environ 72. Sur la figure 72, le nombre des chromosomes discernables est de 71 et sur d'autres plaques de 70. Il est clair qu'un ou deux chromosomes sont cachés par d'autres; en effet, ces organites sont de taille inégale et il est parfois difficile de décider si on a affaire à un gros chromosome ou à deux petits. Le diamètre varie entre 0,7 micron et 1,1 micron.

Dans des boutons floraux de deux autres provenances, à savoir:

Muottas Muraigl (Grisons), n° 131bis, legit. E. Senaud
Koralpe (Autriche), n° 130bis, legit. professeur F. Widder

le nombre gamétique est compris entre 65 et 70. On peut conclure de ces données que *C. fontanum* est une espèce 16-ploïde avec $n = 72$. En dépit de ce nombre chromosomique élevé, la méiose est dans l'ensemble très régulière, bien qu'on observe parfois un ou deux chromosomes ou bivalents en dehors du plan de la plaque équatoriale (métaphase I ou II). D'autres anomalies ont été constatées: chromosomes disposés sans ordre

aucun à la métaphase I ou à la métaphase II, anaphases I anormalement dispersées. Nous attribuons ces troubles à un accident, telle qu'une lésion ayant affecté un sac pollinique ou une anthère, car, généralement, dans le même bouton on voit des tétrades tout à fait normales. Nous n'avons pas relevé dans cette espèce de tétrades anormales.

En dépit d'un examen soigneux, nous n'avons pas vu de multivalents à la diacinèse, bien que le degré de polyploïdie élevé de cette espèce rendît leur présence vraisemblable.

Les images de diacinèse sont fort belles dans *Cerastium fontanum* et les noyaux à ce stade sont grands (figure 73). Les apparences de multivalents que l'on observe parfois, nous paraissent dues toujours à des phénomènes de superposition. A la diacinèse jeune, certains bivalents semblent reliés par un filament chromatique. Il est donc possible que des multivalents existent au stade strepsitène, mais en raison de la terminalisation, ces associations se résolvent en bivalents au moment où la diacinèse bat son plein. Les gemini sont à un ou deux chiasmata. Ces derniers sont les plus fréquents et ont une forme en anneau.

Le noyau au repos (boutons floraux au NF) est semi-réticulé, avec des chromocentres souvent collectifs et mal délimités vis-à-vis du réseau.

En conclusion, le *C. fontanum* présente le même nombre chromosomique que le *C. holosteoides* (voir p. 309) et sa méiose se déroule normalement malgré le haut degré de polyploïdie. Nous reparlerons de ces faits à propos de *C. holosteoides*.

Cerastium glomeratum Thuill.

D'après Lonsing (1939), la place de cette espèce annuelle et à pétales ciliés serait dans une série parallèle aux *Brachiata* et aux *Brachypetala,* série que cet auteur désigne provisoirement sous le nom de groupe *Glomeratum* («ad. int.»). Comme nous l'avons déjà dit ci-dessus (p. 283), ce groupe comprendrait en outre les *C. atlanticum* et *octandrum*.

Le *C. glomeratum* est une plante cosmopolite extrêmement répandue et assez variable, dont les variétés cependant ne paraissent pas constantes. D'après Lonsing (op. cit.), les essais de culture ont montré que la présence ou l'absence de pétales, la grandeur de ceux-ci, la taille de la plante, etc., étaient le plus souvent le résultat de conditions stationnelles particulières (accomodats).

Le nombre chromosomique de cette espèce a été déterminé pour la première fois par Rohweder (1939) sur des plantes du Schleswig-Holstein. Miss Brett (1951) confirme le nombre $2n = 72$ sur des individus du Yorkshire. Enfin, nous-même avons publié deux numérations (Söllner, 1952) obtenues sur des plantes de Neuchâtel et d'Algérie. Trois autres comptages effectués depuis n'ont pas révélé d'autres degrés de polyploïdie dans cette espèce, qui est donc octoploïde dans une grande partie de son aire de distribution.

Bien que nous disposions d'un abondant matériel, nous n'avons pu en utiliser qu'une petite partie, car la cytologie du *C. glomeratum* est difficile en raison du faible nombre de cellules mères dans les anthères.

Sur une plaque somatique appartenant à la première assise corticale (matériel de Hongrie, n° 141), on compte exactement $2n = 72$ (figure 74). Les chromosomes sont courts (1 micron à 1,5 micron) et en forme de bâtonnets droits ou peu arqués.

A la métaphase I, dans un ovule (matériel d'Alger, Maison Carrée, n° 153), 36 chromosomes apparaissent très distinctement (figure 75). Certains éléments sont plus petits que les autres (le diamètre varie entre 0,8 micron et 1 micron). Rohweder conclut d'une série de mensurations sur son matériel que le volume des petits chromosomes représente environ la moitié de celui des grands. L'observation de l'auteur allemand nous paraît juste, mais faute de plaques équatoriales en nombre suffisant nous ne pouvons la confirmer.

Des comptages ont été effectués sur des matériaux d'autre provenance. Voici le résumé de nos numérations:

	N
Pertuis du Sault sur Neuchâtel, n° 135, legit. C. Favarger	36
Institut agricole de Maison Carrée (Alger), n° 153, legit. A. Dubuis	36
Maâdid (Département de Constantine, Algérie), n° 152, legit. A. Dubuis	env. 36 (compté 34)
Danemark, n° 142, Jardin botanique de Copenhague	env. 36 (compté 32—34)

Les comptages imprécis tiennent à l'imperfection des plaques équatoriales et doivent être interprétés comme représentant $n = 36$.

La méiose est régulière. A la diacinèse, on ne voit que des bivalents. Le noyau au repos, semi-réticulé, est peu chromatique. Le nombre des chromocentres est variable et dans la plupart des noyaux on ne voit qu'un ou deux chromocentres collectifs.

Biologie florale. Le *Cerastium glomeratum* est, avec le *C. nutans,* une des espèces sur lesquelles nous avons obtenu une abondante production de graines après ensachement des jeunes boutons. L'autopollinisation paraît être la règle dans ces *Cerastium* micropétales, dont les fleurs ne s'ouvrent pas toujours. Il est même probable que *C. glomeratum* offre dans certains clones une tendance à la cleistogamie. La réduction ou l'avortement des pétales, la taille réduite des anthères et le faible nombre des cellules mères polliniques vont de pair avec cette biologie florale particulière.

Nous avons déjà souligné la ressemblance qui existe entre le caryotype de *C. atlanticum* et de *C. glomeratum,* ce qui confirme l'opinion de Lonsing sur les affinités de ces espèces.

Cerastium glutinosum Fries

Cette espèce est placée par Möschl dans sa série des *Clavato-glandulosa,* dont font partie également *C. semidecandrum* et *C. pumilum.* Du *C. pumilum* elle se distingue par la pointe scarieuse des bractées primaires; toutefois, cette pointe est beaucoup moins développée que dans *C. semidecandrum.* Dans diverses flores d'Europe centrale (par exemple Schinz et Keller, II. Teil; Fournier), le *C. glutinosum* est subordonné au *C. pumilum* sous le nom de ssp. *pallens* Schultz [1].

La seule numération chromosomique sur cette espèce a été faite par Hagerup (1944). Ce savant a étudié une plante du Sealand méridional (Danemark) et y compte $n = 36$. Il fait remarquer à ce propos que ce nombre est différent de celui du *C. semidecandrum* ($n = 18$), qui ressemble beaucoup au *C. glutinosum,* bien que l'écologie n'en soit pas la même. Au Danemark, cette dernière espèce croît presque toujours au bord de la mer. En Suisse, elle est assez fugace et adventice, par exemple près des gares [2], tandis que *C. pumilum* est une espèce autochtone assez fréquente dans les garides du pied du Jura.

Des graines de *C. glutinosum* nous ont été envoyées par le professeur F. Widder (Graz). Lieu de récolte: Zösenberg (Styrie), à 450 m d'altitude. Fixations faites sur des plantes en culture à Neuchâtel (n° 165).

Sur une métaphase I on compte 35 à 36 chromosomes (figure 76). La plaque est malheureusement un peu oblique et sur le bord gauche de celle-ci se trouve un groupe de trois ou éventuellement quatre éléments très rapprochés les uns des autres. Leur diamètre varie entre 0,8 micron et 1 micron.

Méiose et tétradogénèse sont régulières. Le noyau au repos ressemble à celui de la plupart des *Cerastium* (semi-réticulé avec chromocentres simples ou collectifs).

Nos résultats confirment donc ceux de Hagerup, et ceci est d'autant plus intéressant que *Cerastium pumilum* Curtis, d'après nos recherches, a $n =$ environ 50. Ainsi donc, le *C. glutinosum* est séparé par son nombre chromosomique de deux espèces auxquelles il ressemble beaucoup et avec lesquelles il croît fréquemment en Europe centrale. Ceci paraît justifier le maintien de son statut d'espèce.

Cerastium holosteoides Fries ampl. Hylander

Ce céraiste figure dans le travail de Gartner (1938), mais l'auteur autrichien a renoncé à diviser cette espèce cosmopolite et fort

---

[1] D'après Möschl (1949), page 47. *C. pallens* Schultz = *C. glutinosum* Fries *pro maxima parte.*

[2] Favarger (1952) l'a découverte récemment près de la gare de Neuchâtel.

variable en plus de deux variétés (*glandulosum* et *eglandulosum*). La plante fut ensuite l'objet d'une étude détaillée et précise de Möschl (1948). Ce savant relève l'importance taxinomique des formes à feuilles glabres, auxquelles Gartner n'attribue que peu de valeur («Diese kommt zumeist an feuchten Standorten vor»), et décrit une nouvelle sous-espèce (ssp. *pseudoholosteoides* Möschl), caractérisée par sa glabréité prononcée, les poils étant terminés par une cellule obtuse. Cette sous-espèce n'a été trouvée jusqu'ici qu'au Danemark et en Suède. Möschl divise le *C. holosteoides* en trois sous-espèces: *pseudoholosteoides, glabrescens* et *triviale,* les deux dernières comprenant chacune une forme glanduleuse et une forme sans glandes. D'après les observations en nature du professeur Favarger et les nôtres, la f. *eglandulosum* de la ssp. *triviale* est de beaucoup la plus répandue en Suisse et probablement aussi en France [1]. La f. *glandulosum* est plus rare et paraît se trouver surtout dans les Alpes (par exemple marécages près du laboratoire du Fuorn, legit. Favarger; vallon du Jorat [Valais], legit. Favarger). Enfin, la ssp. *glabrescens* est la moins fréquente en Suisse. Favarger (1952) l'a découverte par exemple dans la vallée des Ponts. D'après notre maître (communication orale), on trouve parfois des intermédiaires, probablement hybridogènes, entre la ssp. *glabrescens* et la ssp. *triviale.*

Si l'on fait abstraction d'une ancienne numération approximative de Heitz (dans Tischler, 1950), qui a compté n = env. 55, cette espèce a fait l'objet de comptages de la part de Hagerup (1944): $n = 63$ (matériel danois), de Rohweder (1939): $n = 72$ (matériel du Schleswig-Holstein). Ce dernier nombre fut confirmé par Madame Mattick (1949, «in litt», dans Tischler, 1950). De son côté, Miss Brett (1950) détermine une première fois $2n = 136$ (matériel du Sussex). En 1952, le même auteur publie pour cette espèce $2n = 136$ à 152 et fait remarquer que le nombre chromosomique du *C. holosteoides* n'est pas constant, même dans les descendants d'une même plante obtenus par autofécondation. Elle observe plusieurs multivalents à la métaphase I et pense que les chromosomes sont répartis en nombre inégal dans les noyaux-fils.

Hagerup suppose que cette espèce présente encore d'autres degrés de polyploïdie que 7×9 et 8×9.

Remarquons que son comptage a été fait sur une anaphase I et qu'il peut fort bien manquer quelques chromosomes en retard.

Rohweder (op. cit., p. 27) pense que le nombre n = env. 55 de Heitz ne repose pas sur une erreur, mais que *C. holosteoides* possède probablement tous les degrés de polyploïdie allant de 36 à 72. Il admet que 9 est le nombre de base du genre et suppose qu'on doit trouver dans

[1] Grâce à l'obligeance du professeur R. de Litardière nous avons reçu de nombreux exsiccata de France. Tous se rapportaient à cette forme.

les Alpes des espèces à $n = 9$ qui doivent être des plantes à grandes fleurs et à faible vitalité.

De notre côté, nous avons publié en 1952 divers comptages effectués sur deux des sous-espèces distinguées par M ö s c h l. Depuis lors, nous avons complété nos recherches par l'examen de quelques autres matériaux. Bien que nous disposions d'une quarantaine de souches, seule une douzaine d'entre elles nous a permis des comptages suffisamment précis. Avant de discuter la cytologie de cette espèce difficile, parce que hautement polyploïde, nous donnerons connaissance de nos résultats.

Sur une plaque équatoriale de la métaphase I appartenant au matériel de Florence (n° 188), on compte $n = 71—72$ (figure 77). Il est vraisemblable que le 72e chromosome, qui n'apparaît pas avec toute la netteté désirable, est caché par un de ses voisins (voir la flèche sur la figure 77). En effet, d'une manière générale, les métaphases de *C. holosteoides* sont difficiles à lire, les chromosomes étant de taille inégale (diamètre 0,8 micron à 1,2 micron) et souvent rapprochés par groupes de deux ou trois éléments. D'autres souches nous ont permis de compter 71—72 chromosomes (par exemple Neuchâtel, ruelle Vaucher, n° 167, et St-Maurice, n° 179bis). Ailleurs, l'approximation est moins bonne, *mais dans toutes les souches offrant des plaques équatoriales convenables, le nombre gamétique est toujours compris entre 67 et 72;* autrement dit, tout autre nombre gamétique que 72, par exemple $n = 63$ ou $n = 54$, doit être éliminé pour les plantes en question et nous nous croyons autorisé à conclure que *C. holosteoides* (onze souches différentes examinées) est une espèce 16-ploïde ($16 \times 9 = 144$). Ce sont les seules imperfections techniques dues aux causes signalées ci-dessus qui empêchent la mise en évidence du nombre $n = 72$.

Nos résultats numériques sont résumés dans le tableau 8.

La méiose a été examinée avec attention. Dans l'ensemble, elle est régulière. A la diacinèse, nous n'avons vu que des bivalents (figure 78) à un ou deux chiasmata, ces derniers en anneau. Nous ne pouvons naturellement affirmer qu'il n'y a pas de multivalents, car la preuve d'un fait négatif est difficile à fournir et parfois certaines apparences laisseraient supposer qu'il y en a. Mais il ne faut pas oublier non plus que le nombre élevé des chromosomes rend le danger des superpositions beaucoup plus grand.

Nous avons vu un très grand nombre de métaphases I et II parfaitement régulières avec tous les chromosomes dans un plan. Certes, il ne manque pas d'images de profil de ces stades où un ou deux gemini ou chromosomes sont en dehors du plan. Les apparences d'univalents peuvent alors tenir à une division précoce de bivalents combinée avec le fait que le partenaire invisible a été enlevé par le rasoir. Enfin, il y a aussi des désordres plus graves: métaphases I ou II anarchiques avec chromosomes en désordre, tétrades anormales avec micronuclei ou «chro-

matin clumps», pentades ou même hexades. Mais presque toujours lorsque de tels désordres apparaissent dans un sac pollinique, la cavité voisine montre des images tout à fait régulières. En règle générale, les tétrades sont normales et le pollen est régulier. Somme toute, le *C. holosteoides,* malgré son haut degré de polyploïdie, ne montre pas plus d'anomalies méiotiques que certaines espèces à $n = 36$ (par exemple *C. decalvans*) et nous pensons qu'on peut attribuer celles-ci à quelque cause pathologique localisée. Peut-être aussi, étant donné le grand nombre des chromosomes, leur faut-il plus de temps pour s'organiser en plaque équatoriale et le fixateur peut-il troubler plus aisément un début de métaphase? Quant à l'inconstance apparente du nombre gamétique, nous avons déjà dit ce que nous en pensions. Elle nous paraît due à de simples difficultés techniques: certains gros chromosomes ayant tendance à cacher les éléments plus petits qui sont au voisinage.

Tableau 8

Nombres chromosomiques du *C. holosteoides*

Origine	N° échantillon	N
A. ssp. *triviale f. eglandulosum*		
1. St-Maurice (Valais), 450 m	179bis	71
2. Valsorey (Valais), 1800 m	177	67–69
3. Bois des Lattes (Neuchâtel), 1000 m	171	68
4. Neuchâtel, ruelle Vaucher, 480 m	167	71–72
5. Neuchâtel, Pertuis du Sault, 500 m	169	69
6. Terre-Neuve. Coll. I.-J. Bassett	197bis	70–71
7. Environs de Florence (jardin botanique)	188	71–72
8. Jardin botanique de Coïmbre	190	70
9. Lyngby (Danemark). Coll. prof. Hagerup [1]	196bis	70–71
B. ssp. *triviale f. glandulosum*		
10. Vallon du Jorat (Valais), 1000 m	178	70
C. ssp. *glabrescens f. verum*		
11. Côte de Rosières (Neuchâtel), 1000 m	173	69

[1] Ce matériel n'est pas identique à celui sur lequel Hagerup (1944) a compté $n = 63$.

Les graines du n° 173 (ssp. *glabrescens,* côte de Rosières), récoltées au jardin botanique, ont été mises à germer au laboratoire.

Dans une cellule, très grande, de la deuxième assise corticale, on compte $2n =$ env. 132 chromosomes (figure 79). Un comptage tout à fait précis est impossible ici, car en plusieurs points les chromosomes sont très rapprochés et peuvent dissimuler quelques éléments. Pour les mêmes

raisons exposées ci-dessus, nous pensons qu'on peut interpréter ce nombre comme représentant $2n = 144$ (à la méiose, dans le même matériel, on compte un minimum de 69 chromosomes). La plupart des chromosomes mesurent 1 à 2 microns de longueur.

Le noyau au repos est semi-réticulé avec de nombreux chromocentres, qui ont une forte tendance à s'agglomérer en trois ou quatre chromocentres collectifs.

Notre conviction est que le *C. holosteoides* a toujours $n = 72$ et nous ne partageons pas le point de vue de Miss Brett suivant lequel le nombre chromosomique varierait dans un même individu d'une génération à l'autre. Certes, nous n'avons pas fait d'expériences de ce genre, mais il nous semble, s'il en était ainsi, qu'on devrait rencontrer de temps à autre dans des populations naturelles des nombres gamétiques différents de 72. Or, sur onze matériaux différents, le nombre s'est toujours montré compris entre 67 et 71—72, ce que nous attribuons à de pures difficultés d'observation.

Une seule fois, dans un matériel récolté par nous au col de Vizzavona (Corse), nous avons compté exactement $n = 81$. Cependant, comme la plante témoin a péri par la suite, nous n'avons pu la déterminer avec une entière certitude. Il s'agit sûrement d'une espèce du groupe du *C. holosteoides,* mais son aspect morphologique nous avait paru un peu différent. Peut-être est-ce une race spéciale de *C. holosteoides.* De nouvelles recherches seront entreprises pour éclaircir ce point.

La question des rapports entre le *C. holosteoides* et le *C. fontanum* que nous avons soulevée ci-dessus (voir p. 305) n'est pas résolue par nos études cytologiques. L'identité du nombre chromosomique $n = 72$ souligne simplement l'étroitesse des rapports phylétiques qui existent entre ces deux espèces. En effet, à part le *C. macrocarpum* (voir ci-dessous p. 315), aucun autre *Cerastium* ne possède ce haut degré de polyploïdie. A une convergence on ne peut guère songer, puisqu'il existe entre la ssp. *triviale* du *C. holosteoides* et le *C. fontanum* des formes intermédiaires. La plupart des auteurs ont admis que le *C. fontanum* était une forme subalpine du *C. holosteoides,* et Hermann (1938) suppose que le premier est un polyploïde du second. Nos résultats ne confirment pas cette hypothèse. Dès lors, on peut se demander si le *C. fontanum* ne serait pas au contraire l'ancêtre du *C. holosteoides.* D'après Möschl (1948), le prototype de cette dernière espèce devait ressembler à l'actuelle ssp. *triviale* et la ssp. *pseudoholosteoides* se serait détachée de la souche ancestrale pendant la période postglaciaire.

Il convient de remarquer que le très cosmopolite *C. holosteoides* a le caractère d'une plante rudérale et que sa vaste distribution actuelle peut fort bien avoir pour cause principale l'activité de l'homme. Il est vrai que dans les Alpes de Suisse le *C. fontanum* a lui aussi un caractère anthropophile plus ou moins accentué. Braun-Blanquet (Flora

von Graubünden) la donne pour une espèce nitrophile, fréquente dans les pâturages gras et les lieux surfumés. Il serait très intéressant de rechercher dans la bibliographie écologique et phytogéographique s'il n'existe pas des régions où, soit le *C. fontanum,* soit le *C. holosteoides,* font partie intégrante de la végétation naturelle et primitive. Quoi qu'il en soit, ces deux espèces paraissent relativement récentes, et ceci va de pair avec leur haut degré de polyploïdie.

Cerastium inflatum Link.

Cette espèce est placée par Boissier tout près du *C. dichotomum* L., et le savant auteur de la flore d'Orient se demande si la différence est vraiment de nature spécifique (*«ab eo differt [an satis?] inflorescentia laxiori, calyce latiori inflato, capsula graciliori»*). Le matériel que nous avons cultivé à Neuchâtel nous a permis d'observer une autre différence: dans *C. inflatum,* les pétales sont subégaux au calice et à échancrure étroite, tandis que ceux du *C. dichotomum* sont plus courts que le calice et à échancrure plus large. Nous avons publié le nombre chromosomique de cette espèce en 1952.

Matériel étudié

a) graines avec exsiccata récoltés par le professeur K.-H. Rechinger, à Tolgor, province de Khorasan (Iran) (n° 208bis);

b) graines reçues du Jardin botanique de Stockholm (n° 209).

Notre détermination, dans les deux cas, a été confirmée par le Dr W. Möschl.

A la métaphase I, on compte dans les deux matériels $n = 19$. Les chromosomes sont à peu près égaux et ont un diamètre de 1 micron. A la métaphase II (figure 80), les chromosomes présentent des phénomènes évidents d'association secondaire. Par exemple, sur notre figure, on remarque cinq groupes de deux chromosomes.

En résumé, le *C. inflatum,* espèce très rapprochée du *C. dichotomum,* possède le même nombre chromosomique que ce dernier. Ainsi s'affirme la parenté entre les espèces du groupe *Strephodon* et celles de l'ancienne section *Schizodon* Fenzl. Le groupe de céraistes à 19 chromosomes, qui comprend encore *C. anomalum* et *C. cerastoides,* nous paraît constituer un groupe naturel. Nous reviendrons là-dessus dans nos considérations générales.

Cerastium julicum Schellmann

Ce céraiste endémique des Alpes juliennes avait été considéré par Krašan comme très voisin du *C. arvense* et baptisé par lui *C. rupestre* Krašan. En 1938, Schellmann publie une monographie de cette plante, accompagnée d'une description nouvelle. Il justifie le changement de nomenclature et surtout précise qu'à son avis le *C. julicum* n'a rien à voir avec le groupe du *C. arvense,* mais se rapproche par contre

du *C. banaticum*. D'après Schellmann, la place du *C. julicum* serait donc dans le groupe *Scarani* de Buschmann, où il occupe une position intermédiaire tant au point de vue morphologique que par son aire de distribution entre le *C. Soleirolii* (endémique de Corse) et l'espèce balkanique *C. banaticum*. L'auteur ajoute dans sa conclusion que le *C. julicum* est une espèce relique possédant des caractères primitifs.

Grâce à l'obligeance du professeur H. Kunz (Bâle), nous avons pu étudier cette plante intéressante sur un matériel (graines avec capsules) récolté par lui au Hochobir (Karawanken) le 11 août 1950 (n° 210). Nous avons publié en 1952 pour cette espèce $2n$ = environ 36. Depuis lors, nous avons fait de nouvelles préparations (coupes transversales de racines), sur lesquelles on peut compter 36 chromosomes somatiques (figure 81). Les plaques équatoriales ne sont pas très faciles à lire, les chromosomes relativement longs étant serrés et parfois quelque peu superposés. Leur longueur varie entre 1,6 micron et 2,5 microns. Cette dimension coïncide avec celle que nous avons observée chez *C. banaticum*. Nous n'avons pu étudier la méiose, car ce céraiste a fort mal prospéré au jardin botanique et n'a pas fleuri.

Il est très intéressant de noter que notre étude cytologique confirme l'opinion de Schellmann exposée ci-dessus. En effet, nous avons compté $n = 36$ aussi bien dans *C. banaticum* que dans *C. Soleirolii;* il se trouve donc que le *C. julicum,* espèce relique, probablement voisine de la souche ancestrale du groupe *Scarani,* a gardé le nombre primitif de $n = 18$, tandis que les deux espèces plus éloignées du tronc commun sont devenues octoploïdes. Cette confirmation d'une hypothèse basée sur la méthode géographico-morphologique par la cytologie souligne une fois de plus l'intérêt des études chromosomiques.

Cerastium latifolium L.

Cette espèce fait partie du groupe *Physospermia* Fenzl, qui a fait l'objet de deux monographies principales, celle de Rübel et Braun-Blanquet (1917) et celle plus récente de Merxmüller (1950). Il s'agit d'espèces haut-alpines à graines physospermes, à grandes fleurs et à bractées généralement herbacées (sauf dans *C. carinthiacum*).

L'étude cytologique du *C. latifolium* n'est pas aisée parce que les graines ne germent que très difficilement et que la plante ne s'acclimate guère aux altitudes basses. Il faut donc fixer les boutons sur place d'assez bonne heure dans l'année, car la méiose se produit dès après la fonte des neiges. Le nombre chromosomique de cette espèce a été publié presque en même temps (en 1949) par Madame Mattick (in litt. dans Tischler, 1950) et par Favarger et Söllner.

Sur une métaphase somatique appartenant à la deuxième assise corticale (matériel du col d'Emaney, n° 211), on compte $2n = 36$ (figure 82). La longueur des chromosomes varie entre 1,7 micron et

2,5 microns. Il s'agit ici d'une des rares germinations obtenues à partir de graines récoltées par Favarger en dessous du col d'Emaney (2200 m d'altitude). La station était un pierrier calcaire colonisé par le *Thlaspeetum rotundifolii*. Nous avons fait des fixations de boutons floraux au même endroit en août 1948; l'été ayant été froid, la station était restée très longtemps enneigée cette année-là.

Sur une métaphase I on compte distinctement $n = 18$ (figure 83). Le diamètre des chromosomes varie de 1 micron à 1,7 micron.

Sur des plaques vues de profil, on voit des bivalents à un et à deux chiasmata (figure 84). Les premiers sont longuement réunis, comme si la terminalisation n'était pas complètement achevée. Méiose et tétradogénèse sont normales, cependant nous avons observé quelques troubles tels qu'absence de simultanéité dans une anthère, et dans une autre: métaphase homéotypique à environ 36 chromosomes au lieu de 18, par suite probablement d'un phénomène de syndiploïdie.

Le noyau au repos est semi-réticulé, tendant vers le type réticulé à polarité chromatique. Les chromocentres sont moins visibles, le réseau plus important que dans la plupart des *Cerastium*. Cette structure est certainement en rapport avec une taille un peu plus élevée des chromosomes.

Cerastium macrocarpum Schur. em. Gartner

Cette espèce, autrefois subordonnée au *C. caespitosum* Gilib. (= *vulgatum* L.), a été placée par Gartner (1938) au voisinage de son *C. flavescens*. Ce dernier représente pour lui le prototype asiatique du *C. macrocarpum*, dont l'aire de distribution est européenne. Gartner (op. cit., p. 45) fait observer que le *C. macrocarpum* se rencontre en Europe sur un territoire non soumis aux glaciations et pense que cette espèce s'est différenciée au Tertiaire déjà. Enfin, cet auteur distingue deux sous-espèces différant à la fois par la morphologie et la distribution géographique, à savoir: la ssp. *macrocarpum* (Schur.) Gartner, qui se rencontre dans les étages alpin et subalpin en Styrie et en Carinthie, et la ssp. *lucorum* (Schur.) Gartner, qui habite les plaines d'Europe centrale, de l'est de la France à la Roumanie, du nord de l'Allemagne à l'Istrie. Le nombre chromosomique des deux sous-espèces a été déterminé par Söllner (1952).

a) ssp. macrocarpum

Graines avec exsiccata récoltés par le Dr W. Möschl, au bord d'un torrent à 750—780 m d'altitude au Fölzgraben (Styrie). La plante a été cultivée au Jardin botanique de Neuchâtel et c'est là que nous en avons fixé les boutons floraux (no 221bis).

Les plaques équatoriales sont difficiles à lire, car les chromosomes forment des chaînes comme dans *C. holosteoides*. Suivant l'interprétation qu'on donne à certains groupes, on compte, à la métaphase I, 67 à 71 chromosomes. Nous sommes en tous cas en mesure d'affirmer que le

nombre gamétique n'est jamais inférieur à 67, et nous pensons qu'il est égal à 72, l'absence apparente de quelques chromosomes s'expliquerait par les mêmes raisons qui ont été invoquées à propos du *C. holosteoides*. Bien que les tétrades soient en général normales, nous avons trouvé un certain nombre d'irrégularités, telles que métaphases I à chromosomes non dans un plan, division précoce de bivalents ou bivalents situés en dehors de la plaque. Cependant, on observe souvent aussi des métaphases I et II à chromosomes très régulièrement disposés dans un plan. Les images de diacinèse ne permettent pas de conclure à la présence de multivalents.

b) ssp. lucorum (Schur.) Gartner

Des graines de cette sous-espèce ont été récoltées par Favarger en 1948 dans les gorges du Verdon (Basses-Alpes). Cette localité est probablement nouvelle pour la France. La plante a été déterminée sur les exemplaires cultivés à Neuchâtel. C'est là aussi que nous avons fixé les boutons (n° 222).

Sur une métaphase I, assez bonne (figure 85), on compte n = 72. Ce nombre n'est pas complètement assuré, parce que certains groupes sont difficiles à interpréter, mais il apparaît comme le plus probable. Le diamètre de ces organites varie entre 0,8 micron et 1,1 micron. Bien que la méiose et la tétradogénèse soient d'une manière générale régulières, nous avons décelé quelques anomalies: métaphases I en désordre, diades avec «lagging» de chromosomes non inclus dans les noyaux. Ce dernier phénomène est très rare.

En conclusion, le *C. macrocarpum* est une espèce 16-ploïde comme *C. holosteoides* et *C. fontanum*. Dans ces trois espèces à $n = 72$, à côté de nombreuses images très régulières, il y a une certaine proportion de troubles méiotiques. Ceux-ci nous paraissent trop inconstants pour pouvoir être attribués à une cause générale telle que la présence (non sûrement constatée d'ailleurs) de multivalents. Il est possible que le grand nombre des chromosomes rende plus difficile l'établissement d'une plaque équatoriale régulière avec division simultanée de tous les bivalents.

Malgré l'identité du nombre chromosomique, nous ne pensons pas que le *C. macrocarpum* soit phylétiquement très proche du *C. holosteoides*. Il s'agit probablement plutôt d'une convergence. Si l'opinion de Gartner (op. cit.) est juste, l'ancêtre du *C. macrocarpum* serait le *C. flavescens* de Sibérie, dont il serait fort intéressant de connaître le nombre chromosomique (cf. p. 286 le *C. Beeringianum*).

Cerastium maximum L.

Cette espèce de Sibérie et d'Amérique du Nord appartient à la section *Strephodon*. Ses graines sont physospermes. Son nombre chromosomique a été publié presque simultanément par nous-même (1952) et par Miss Brett (1952). Notre matériel (graines avec exsiccata, n° 223)

avait été récolté par J.-A. Calder près de Dawson (Territoire du Yukon, Canada), celui de l'auteur anglais venait de l'Alaska.

Sur une très belle métaphase somatique, appartenant à la troisième assise corticale de la racine, on compte $2n = 38$ (figure 86).

La longueur des chromosomes varie de 1,6 micron à 2,5 microns. Nous n'avons pu étudier la méiose, la plante en culture n'ayant pas encore fleuri.

L'homogénéité cytologique de la section *Strephodon* est soulignée une fois de plus par notre résultat, confirmé peu de temps après par Miss Brett.

Cerastium nutans Raf.

Cette espèce américaine appartient à la section *Orthodon*. C'est une plante annuelle, très glanduleuse, à bractées complètement herbacées. Son nombre chromosomique approximatif $2n = 35—36$ a été publié par nous en 1952.

Notre matériel (graines avec exsiccata) appartenait à la variété *occidentale* Boivin et fut récolté dans une pinède ouverte à *Pinus Banksiana,* quelques milles au nord de Prince-Albert (Saskatchevan, Canada), par B. Boivin et A.-J. Breitung, le 20 juin 1949 (n° 224).

Ces plantes ont été cultivées à Neuchâtel.

Sur une métaphase somatique (première assise du périblème), on compte 35 à 36 chromosomes. Le nombre 36 paraît le plus probable, mais deux éléments sur la gauche de la plaque ne sont pas distinctement séparés (figure 87). Les chromosomes sont courts: longueur 1 à 1,5 micron. La méiose permet d'obtenir plus de précision. Une excellente métaphase II (figure 88) laisse voir 18 chromosomes sphériques et de diamètre presque égal (0,7 à 1 micron). A la diacinèse, on n'observe que des bivalents, dont plusieurs en anneau. Les tétrades sont régulières.

Le noyau au repos est semi-réticulé, tendant vers le type aréticulé à euchromocentres.

Biologie florale: Des hampes florales encapuchonnées avant l'anthèse ont produit de nombreuses capsules et graines. Chez *C. nutans,* l'autofécondation est sans doute très fréquente. Le Gray's Manual (8e éd., par M.-L. Fernald) signale chez cette espèce des fleurs cleistogames sans pétales. Nous avons observé effectivement de nombreuses fleurs pourvues d'un seul pétale ou même apétales. D'après les observations inédites de Mlle M. Langer, la réduction atteint aussi les étamines (surtout le verticille épisépale). Enfin, certaines étamines ont des sacs polliniques réduits ou anormaux.

Cerastium pedunculatum Gaud.

Cette espèce appartient au groupe *Physospermia.* Elle possède dans les Alpes une aire géographique plus restreinte que les *C. latifolium* et

uniflorum (cf. Merxmüller, 1950, p. 14 et 15). Son nombre chromosomique a été publié en 1949 par Favarger et Söllner (matériel du Valais). Depuis lors, nous avons encore étudié des plantes venant du col du Susten.

a) *Matériel du col d'Emaney:* Graines récoltées par Favarger en septembre 1947, sur le flanc nord du Luisin, près du col d'Emaney, à 2300 m d'altitude (n° 230).
Une métaphase somatique de la première assise corticale montre 36 chromosomes relativement longs (2 à 2,7 microns) (figure 89).

b) *Matériel du col du Susten:* Graines récoltées en août 1949 par E. Senaud, à 2400 m d'altitude (n° 231). Une cellule de la troisième assise corticale permet de compter exactement $2n = 36$.

c) *Matériel de Vaisevay:* Des boutons floraux ont été fixés par Favarger au début de juillet 1947 sur la moraine latérale droite du glacier du Trient, à 2500 m d'altitude (n° 229). Sur de très bonnes métaphases II, on compte $n = 18$ (figure 90).

Le diamètre des chromosomes mesuré sur des métaphases I, moins parfaites et qui pour cette raison n'ont pas été reproduites, varie entre 1 et 1,4 micron. A la diacinèse, on n'observe que des bivalents à un ou deux chiasmata (figure 91), ces derniers en anneau.

Méiose et tétradogénèse sont régulières. Le noyau au repos est semi-réticulé, avec chromocentres généralement collectifs, assez mal délimités par rapport au réseau.

Le caryotype du *C. pedunculatum* ressemble beaucoup à celui des *C. latifolium, C. carinthiacum* et *C. austroalpinum.* Ainsi s'affirme l'unité du groupe *Physospermia.*

Cerastium pentandrum L.

Ce céraiste annuel est placé par Möschl (1938) au voisinage du *C. pumilum,* dont il diffère surtout par la brièveté de ses *pétales dentés* (et non bilobés). En 1953, nous avons publié pour cette espèce $2n = 36$.

Notre matériel nous a été aimablement communiqué par le Dr W. Möschl. Il avait été récolté près de Palencia (Castille) par S.-J. Lainz, le 19 mai 1952 (n° 233).

Sur une métaphase somatique de la première assise corticale, on compte $2n = 36$ (figure 92). La longueur des chromosomes varie entre 1,4 micron et 2 microns. Nous n'avons pu étudier la méiose dans cette espèce; cependant, nous nous croyons autorisé à conclure de nos observations à la mitose qu'elle est tétraploïde avec $2n = 36$. Etant donné nos résultats sur *C. pumilum* (n = environ 50), cette dernière espèce ne peut être raisonnablement considérée comme l'ancêtre direct et unique du *C. pentandrum* (voir p. 339).

Cerastium perfoliatum L.

Le nombre chromosomique de cette espèce, appartenant à la section *Strephodon,* a été publié presque simultanément par Miss Brett (1950) et par nous (1950). Notre matériel (n° 234) provenait de l'Alcala de la Selva (province de Téruel, Espagne) et nous a été envoyé par le Jardin botanique de Barcelone. Nous l'avons cultivé à Neuchâtel.

Les mitoses de racines ne nous ont pas permis de faire un comptage précis, et la plaque représentée par la figure 93, sur laquelle on compte 37 chromosomes, n'est publiée que pour donner une idée de la taille de ces éléments. Leur longueur varie entre 1,5 micron et 2 microns. Par contre, sur de très belles métaphases I, on distingue 19 chromosomes (figure 94). Leur diamètre varie entre 0,8 et 1,2 micron. Vu la faible quantité de matériel à notre disposition, nous n'avons pas étudié en détail la méiose. Celle-ci paraît régulière. Le noyau au repos examiné sur des préparations au HF est semi-réticulé, avec un nombre variable de chromocentres généralement punctiformes et un réseau très peu chromophile.

Cerastium pumilum Curtis

Cette espèce appartient, comme le *C. glutinosum,* à la série *Clavato-glandulosa* Möschl. D'après cet auteur (1938), le *C. glutinosum* représenterait un type continental dérivé du *C. pumilum.* Cependant, comme nous le verrons ci-dessous, les données caryologiques ne permettent pas de confirmer cette hypothèse. En 1952, nous avons publié pour cette espèce $n = 45$. Miss Brett (1953) a confirmé ce nombre sur du matériel du Surrey. Cependant, l'auteur anglaise a aussi compté $2n = 95$ et fait remarquer que ce dernier nombre était le plus fréquent parmi les populations qu'elle a examinées.

Ayant l'attention attirée par d'éventuelles variations du nombre chromosomique dans cette espèce, nous avons revu attentivement nos préparations.

Nous avons renoncé à étudier ici les mitoses somatiques, notre expérience avec *C. brachypetalum* nous ayant montré que les plaques à $2n = 90$ étaient en général très difficiles à lire.

En examinant à nouveau nos préparations de méiose, nous devons bien convenir qu'elles nous ont paru moins satisfaisantes que nous l'avions pensé. Aucune plaque équatoriale n'est absolument parfaite et ne permet de dénombrer exactement 45 chromosomes.

a) Matériel de Neuchâtel: Graines récoltées dans la garide du Pertuis du Sault sur Neuchâtel. Les boutons floraux ont été fixés sur des plantes en culture au jardin botanique (n° 236bis).

Sur une anaphase I, en vue polaire, on compte 43 chromosomes. Il est vraisemblable, la figure étant légèrement oblique, que les éléments qui manquent sont dissimulés par d'autres. Une métaphase I donne soit

$n = 45$, soit $n = 47$, suivant que l'on tient ou ne tient pas compte de deux chromosomes non tout à fait dans le plan.

b) Matériel du plan de Canjuers (Var): Graines récoltées par Favarger dans le Midi de la France et semées au jardin botanique, où nous avons fixé des boutons floraux (n° 238bis). Sur plusieurs métaphases II, le nombre chromosomique est nettement supérieur à 45, soit 47 ou 48; enfin, sur les plaques les plus claires, on en compte 50 (figure 95), dont le diamètre oscille autour d'un micron.

A côté de nombreuses images régulières de méiose, on relève quelques anomalies: métaphases I et II avec gemini ou chromosomes en dehors du plan; au stade des diades, il y a parfois quelques chromosomes non compris dans les noyaux en reconstitution, sans qu'on puisse décider s'ils n'ont pas été entraînés par le rasoir. Enfin, très rarement, il y a des «chromatin clumps» au stade des tétrades, ou bien à la place des tétrades on trouve deux grands noyaux en forme d'haltère. Certaines de ces irrégularités ne sont pas sans analogie avec celles observées dans *C. holosteoides, C. fontanum* et *C. macrocarpum.*

La diacinèse ne permet pas de discerner sûrement des multivalents.

Le noyau au repos est semi-réticulé, avec de nombreux chromocentres susceptibles de former des chromocentres collectifs ou de se despiraliser pendant l'interphase.

En conclusion, nous devons bien reconnaître que nous ne pouvons donner pour *C. pumilum* de nombre gamétique définitif. L'étude cytologique de cette espèce est fort difficile et devra être reprise. Pour le matériel du plan de Canjuers, le nombre le plus probable est $n = 50$. Pour celui de Neuchâtel, la chose est moins sûre, mais un nombre supérieur à 45 n'est pas exclu non plus. Nos comptages à la méiose cadrent avec certains résultats de Miss Brett sur son matériel du Surrey, mais l'auteur anglaise a compté $2n = 95$. La question se pose de savoir s'il y a plusieurs races chromosomiques du *C. pumilum,* ou si tous nos comptages, y compris ceux de Miss Brett, ne doivent pas être interprétés comme représentant $n = 51$ ou $n = 54$. Lorsqu'on est en présence de nombres aussi élevés, une erreur «par défaut» est toujours plus probable qu'une erreur par excès. C'est précisément pour cette raison que chez *C. holosteoides, C. fontanum* et *C. macrocarpum,* les comptages donnant $n = 67$ à 71 ont été interprétés comme représentant $n = 72$.

Quoi qu'il en soit, le nombre chromosomique du *C. pumilum* rend la dérivation du *C. glutinosum* ($n = 36$) à partir de cette dernière espèce fort peu probable.

Cerastium ramosissimum Boissier

Cette espèce appartenant au groupe des *Orthodon, Fugacia, Leiopetala,* est placée par Mösch l (1938) dans sa série *Ovoglandulosa.* En 1943, le même auteur a consacré à ce petit groupe très homogène une

intéressante monographie, dans laquelle (p. 179) il fait observer que des céraistes offrant des analogies avec ce groupe sont rares en Europe (*C. dichotomum* et *C. perfoliatum*), mais très fréquents en Asie. Cette remarque permet de supposer qu'il existe un lien phylétique entre *C. ramosissimum* par exemple et le groupe des *Cerastium* à $n = 19$, par exemple avec *C. dichotomum*.

Nous avons publié pour cette espèce en 1953 le nombre $2n = 36$.

Notre matériel nous a été communiqué par le Dr W. Möschl et provenait d'une récolte faite à la Sierra da Estrala (Portugal) (nº 241). Nous n'avons pu faire ici de comptages à la méiose, la plante n'ayant pas germé au jardin botanique, et avons dû nous contenter des mitoses somatiques des racines. Celles-ci sont très difficiles à lire, parce que les chromosomes sont en général rapprochés les uns des autres; de plus, ils ont des longueurs inégales.

Depuis 1953, nous avons refait toute une série de préparations, sans obtenir de résultats absolument certains. Cependant, sur plusieurs métaphases somatiques, nous devons convenir que le nombre chromosomique n'est pas de 36, mais dépasse 40 et parfois même 50. Le nombre le plus probable est $2n =$ environ 44 à 46 (figure 96). Ce résultat est évidemment très inattendu et demande encore confirmation.

Cerastium semidecandrum L.

Le nombre chromosomique du *C. semidecandrum,* placé par Möschl dans sa série *Clavatoglandulosa,* a été publié pour la première fois par Rohweder (1939). Cet auteur compte $n = 18$ sur une plante des environs de Kiel. Il expose les difficultés rencontrées pour trouver des images de méiose dans cette espèce, dont les anthères ou les cellules mères étaient souvent avortées, ce qu'il met en rapport avec de l'autofécondation ou de l'apogamie. Enfin, sur les 18 chromosomes méiotiques, 12, d'après Rohweder, sont plus grands que les autres. De son côté, Miss Brett (1952) compte $2n = 36$ sur du matériel britannique et trouve dans cette espèce quatre chromosomes à satellite pourvus d'un organisateur nucléolaire. Elle en conclut que le nombre de base d'une partie du genre *Cerastium* est bien $x = 9$.

Matériel de Neuchâtel: Graines récoltées dans la garide du Pertuis du Sault (500 m d'altitude), où cette espèce croît en compagnie de *C. pumilum*. La plante étudiée appartenait à la f. *genuinum* (nº 242bis).

Sur une bonne mitose de la troisième assise corticale, on compte $2n = 36$ (figure 97). Les chromosomes sont pour la plupart en forme de V (constriction médiane) ou en bâtonnets droits ou légèrement incurvés près de l'extrémité. Leur longueur varie entre 0,8 et 1,6 micron. Nous n'avons pas vu de satellites. A la métaphase II, dans le même matériel, on trouve 18 chromosomes.

Matériel de Martigny: Graines récoltées dans la garide située au pied de la Tour de la Bâtiaz et semées au jardin botanique (n° 248bis). Il s'agissait également de la f. *genuinum,* qui paraît la plus fréquente en Suisse. Sur une métaphase I, on voit 18 chromosomes (figure 98) de taille inégale. Leur position étant légèrement oblique par rapport au plan de la plaque, il est difficile de savoir exactement combien il y a d'éléments plus petits.

La méiose et la tétradogénèse chez *C. semidecandrum* sont régulières et nous n'avons vu aucun phénomène d'avortement des cellules mères polliniques, comme Rohweder en signale. Il est possible que dans le nord de l'Allemagne la biologie florale de cette espèce ne soit pas la même qu'en Suisse. Aux stades synizesis et pachytène, il semble parfois qu'un chromocentre soit en contact avec le nucléole. Cependant, cet aspect n'est pas très constant et assez discret. En effet, au stade pachytène (figure 99) il y a toujours plusieurs chromocentres dans le noyau et nous ne pouvons affirmer que les aspects observés ne soient pas dus à une superposition.

Le noyau au repos est semi-réticulé avec un nombre variable de chromocentres punctiformes susceptibles de se despiraliser et de former des chromocentres collectifs.

Cerastium Soleirolii Seringe em. Buschmann

Cette espèce endémique de Corse, longtemps confondue avec le *Cerastium arvense* ssp. *strictum,* est en général appelée dans les flores françaises *C. stenopetalum* Fenzl. Briquet, dans le premier volume du Prodrome de la Flore de Corse, consacre plusieurs pages et même quelques dessins à cette plante et s'applique à montrer qu'elle diffère très nettement du *C. arvense* par ses graines physospermes et par la grandeur de ses pétales, et estime qu'elle occupe une position intermédiaire entre *C. arvense* ssp. *strictum* (qui manque à la Corse) et *C. Boissieri.* Buschmann paraît avoir saisi les véritables affinités du *C. Soleirolii* qu'il voit du côté du *C. Scarani* (Italie) et des *C. julicum* et *C. banaticum.* De toutes ces espèces, il fait son groupe *Scarani* et il divise le *C. Soleirolii* en deux sous-espèces: *eu-Soleirolii* et *stenopetalum.*

Notre matériel (fixations de boutons floraux faites sur place) a été récolté au col de Bavella et au Monte d'Oro lors de l'excursion botanique internationale dirigée par le professeur G. Mangenot en 1949. Malheureusement nos plantes témoins ont péri avant que nous puissions les sécher, ce qui ne nous a pas permis de déterminer la sous-espèce. Cependant, des indications géographiques données par Buschmann, on peut déduire que les plantes du col de Bavella appartiennent à la ssp. *eu-Soleirolii* Buschm., tandis que celles du Monte d'Oro se rattachent à la ssp. *stenopetalum* (Fenzl) Buschm.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été publié par nous en 1952. Sur une très belle anaphase I (figure 100) (matériel du Monte d'Oro), 36 chromosomes apparaissent avec une grande netteté. Ils montrent peu de différences de taille (diamètre de 0,9 à 1,3 micron).

Le matériel du col de Bavella nous a également permis de compter d'une manière parfaite $n = 36$ à la métaphase II.

En résumé, les deux sous-espèces du *C. Soleirolii* sont octoploïdes ($n = 36$) (voir pour la discussion l'article consacré au *C. julicum*).

Cerastium subtriflorum (Rchb.) Pacher

Cette espèce, localisée aux étages subalpin et alpin des Alpes calcaires austro-orientales (Carinthie, Carniole, Friaul et Karst), figure dans l'étude de Gartner. Cet auteur constate ses affinités d'une part avec le *C. sonticum,* d'autre part avec le *C. transsilvanicum* Schur que Borza (1933) place dans le groupe du *C. alpinum.* Par contre, Beck (dans Hegi) le met au voisinage du *C. silvaticum.* De ce bref examen de la bibliographie, il ressort que la position systématique de cette espèce est encore assez peu claire. Nous en avons publié le nombre chromosomique en 1953.

Notre matériel a été récolté le 18 août 1952 en Slovénie (région de Krn-Isonzo) par H. Kunz et G. Mayer. Nous l'avons en culture au jardin botanique (n°s 257 et 257bis).

Les plaques somatiques assez peu favorables montrent un nombre chromosomique un peu supérieur à 30. Sur la plaque de la figure 101, qui n'est reproduite que pour donner une idée de la taille des chromosomes, on en distingue 33 à 34. La longueur varie entre 1,3 micron à 2,5 microns. L'étude de la méiose s'imposait.

A la métaphase II (figure 102) on compte 18 chromosomes de taille à peu près égale. Sur les plaques équatoriales vues de profil de la métaphase I (figure 103), les gemini sont souvent réunis par un tractus coloré ou offrent une fausse apparence de trivalents. Nous pensons que cela est dû à une terminalisation incomplète.

Le noyau au repos (préparations au HF) est semi-réticulé, avec des chromocentres assez gros, fortement colorés et souvent allongés, ce qui établit un passage avec les éléments du réseau dont ils ne se distinguent pas toujours bien.

En conclusion, le *C. subtriflorum* possède 18 chromosomes, comme d'autres espèces vivaces étroitement localisées et probablement très anciennes (*C. julicum, C. pedunculatum*).

Cerastium sylvaticum W. K.

Cette espèce d'Europe centrale serait, d'après Gartner (1938), en rapport étroit avec une espèce asiatique de la section *Strephodon,* le *C. Ledebourianum* Ser. (= *C. pilosum* Ledeb.). Comme le *C. sylvaticum*

appartient incontestablement à la section *Orthodon,* Gartner en profite pour dire une fois de plus que la division du genre *Cerastium* en sections *Orthodon* et *Strephodon* est artificielle.

Pour *C. sylvaticum,* nous avons publié en 1952 $2n$ = environ 36 (matériel du Wiener Wald. Legit. Dr Ehrendorfer, nº 255). Sur les racines de ce matériel, en effet, nous n'avons pu faire qu'un comptage approximatif. Par contre, nous avons mieux réussi avec des plantes dont nous avons pu étudier la méiose.

Il s'agit d'un matériel venant du Jardin botanique de Budapest et que nous avons cultivé à Neuchâtel (nº 256). Sur une métaphase somatique de la deuxième assise corticale, on compte $2n = 35$ à 37 (figure 104). La plaque équatoriale est bonne, mais comporte deux endroits où on peut hésiter entre un et deux chromosomes. En revanche, sur de bonnes métaphases II (figure 105), le nombre $n = 18$ apparaît clairement. Les chromosomes sphériques et à peu près égaux sont assez gros (diamètre 1 micron à la métaphase II). La diacinèse montre des bivalents à un et à deux chiasmata. Dans beaucoup d'entre eux, les partenaires sont situés parallèlement l'un à l'autre et semblent à peine se toucher en un point terminal. Méiose et tétradogénèse sont dans l'ensemble très régulières; nous avons observé quelques métaphases I, avec bivalents en désordre accolés entre eux, offrant un faux aspect de multivalents. Ces troubles sont en général limités à un sac pollinique et, dans le sac voisin, il y a des images parfaitement régulières. Nous attribuons ces faits à quelque cause pathologique. Le noyau au repos est semi-réticulé à réticulé avec chromocentres souvent mal délimités par rapport au réseau.

Le nombre chromosomique du *C. sylvaticum* est le même que celui du *C. subtriflorum,* ce qui ne suffit évidemment pas à établir un lien de parenté. Remarquons toutefois qu'il diffère de ceux trouvés dans la section *Strephodon* ($n = 19$). Il serait d'un grand intérêt, pour saisir les rapports entre les deux sections *Strephodon* et *Orthodon,* de pouvoir étudier le *C. Ledebourianum,* auquel notre *C. sylvaticum* ressemble incontestablement. Cependant il pourrait aussi y avoir une convergence morphologique entre ces deux espèces.

Biologie florale: Après isolement des hampes florales avant l'anthèse, au moyen d'un sac de cellophane, nous avons obtenu un certain nombre de capsules avec graines. Toutefois la proportion est beaucoup plus faible qu'avec les espèces annuelles micropétales à fleurs plus ou moins cleistogames (*C. nutans, C. glomeratum*). Par exemple:

1er sac:	sur	26 fleurs:	2	fruits
2e »		41 »	4	»
3e »		20 »	6	»
4e »		26 »	1	fruit, etc.

Cette espèce paraît donc dépendre des insectes pour sa fécondation et se comporte d'une façon intermédiaire entre les espèces annuelles micropétales et les vivaces macropétales (exemple: *C. banaticum*).

Cerastium Tenoreanum Seringe

Cette espèce est très voisine de la ssp. *strigosum* du *C. brachypetalum,* dont il est parfois difficile de la distinguer sur des exemplaires séchés. Cependant Lonsing (1939) pense que c'est une bonne espèce, se distinguant non seulement des formes non glanduleuses du *C. brachypetalum* par la pubescence appliquée des pédoncules floraux, mais aussi par sa distribution géographique, dont le centre de gravité se trouve en Pannonie, en Istrie et dans le bassin viennois, alors que le *C. brachypetalum (sens. lat.)* est répandu principalement en Europe centrale et occidentale.

La première numération chromosomique se rapportant à cette espèce est la nôtre (Söllner, 1953). Nous avions compté sur des mitoses de racines des nombres très voisins de $2n = 54$, et nous basant sur de nombreux autres *Cerastium,* où le nombre somatique est un multiple de 9, nous avons cru pouvoir admettre pour *C. Tenoreanum* $2n = 54$. Malheureusement l'étude de la méiose n'a pas permis de confirmer ce nombre, car nous avons trouvé $n = 26$ et non 27. Il a fallu reprendre l'étude des plaques somatiques. Celles-ci sont assez difficiles à lire, mais sur la meilleure (matériel de Rancate), on compte $2n = 52$. Il est vrai qu'en deux endroits de la plaque se trouve un chromosome assez long, qu'on pouvait, en l'absence d'un comptage à la méiose, interpréter comme étant formé de deux éléments (figure 106). Longueur des chromosomes 1,2 micron à 1,8 micron.

Les matériaux suivants ont été examinés:

a) St-Martin près Linz, legit. Dr A. Lonsing (nº 258);
b) entre Tremone et Rancate (Tessin), legit. prof. H. Kunz (nº 259);
c) Lugano (jardin de l'Hôtel Washington), legit. Favarger et Söllner (nº 261).

Matériel a): Mitoses somatiques: $2n = 51—52$. Sur de bonnes métaphases II, le nombre $n = 26$ apparaît clairement.

Matériel b): Mitose somatique dans la première assise corticale: $2n = 52$.

Matériel c): Sur une très bonne métaphase I (figure 107) on compte $n = 26$. Les chromosomes présentent de grandes différences de taille, et leur diamètre va du simple au double, soit de 0,7 à 1,3 micron. Le noyau au repos ressemble à celui de la majorité des *Cerastium* (semi-réticulé à chromocentres en nombre variable).

En conclusion, nous sommes en mesure d'affirmer que le *C. Tenoreanum* a un nombre gamétique de 26 et non de 27, comme nous l'avions

admis précédemment. Ce résultat est assez inattendu, et on peut se demander si dans *C. pumilum* le nombre gamétique ne serait pas de 52 au lieu de 50. Nos numérations dans cette espèce portant sur des métaphases II offrent moins de sécurité que dans *C. Tenoreanum*. Nous reviendrons sur ces nombres aberrants dans nos considérations générales. Quoi qu'il en soit, il est intéressant de constater que deux espèces aussi voisines que *C. brachypetalum* ($n = 45$) et *C. Tenoreanum* ($n = 26$) diffèrent par leur nombre chromosomique.

Enfin, nous devons faire mention d'une plante reçue de MM. Dubuis et Faurel (Alger), récoltée près de Blida par M. L. Faurel (mai 1950) et déterminée par lui: *C. brachypetalum* (n° 262). En examinant cette plante, nous avons pensé qu'elle se rapportait plutôt à *C. Tenoreanum*. M. le Dr Möschl a confirmé cette hypothèse. Cependant cette plante possède $n = 45$ (figure 108) comme *C. brachypetalum*. Comme il paraît bien peu vraisemblable que le *C. Tenoreanum* possède deux races chromosomiques, l'une à $n = 45$, l'autre à $n = 26$, notre conclusion provisoire est que la plante de Blida appartient bien à la ssp. *strigosum* du *C. brachypetalum*. Nous avons dit plus haut que la discrimination des deux espèces sur du matériel sec était parfois difficile, et Lonsing (op. cit.) reconnaît que les exemplaires jeunes de *C. brachypetalum* peuvent être pris parfois pour des *C. Tenoreanum*. De plus, jusqu'ici, nous ne croyons pas que cette dernière espèce ait été récoltée en Afrique du Nord. De nouvelles recherches seront nécessaires pour éclaircir ce point.

Cerastium tomentosum L.

Cette espèce, à elle seule, mériterait toute une étude. Morphologiquement d'abord, elle est fort variable. En outre, les études cytologiques dont elle a été l'objet n'ont pas fourni de résultats concordants, et les nôtres, loin d'éclaircir la situation, en accusent la complexité, comme nous le verrons ci-dessous. Rohweder (1939) compte $n = 19$ sur des plantes venant probablement du Jardin botanique de Kiel et compare la cytologie de cette espèce avec celle du *C. chloraefolium*. Morphologiquement, on ne pourrait trouver deux espèces plus différentes! Miss Brett, sur une plante d'origine inconnue, compte en 1951 $2n = 72$ et conclut en 1952 que cette espèce doit posséder les deux nombres de base $x = 9$ et $x = 19$. Nous avons étudié le matériel suivant:

a) Jardin botanique de Lausanne, n° 265 (sub. nomine *C. Columnae* Ten.). Détermination confirmée par le Dr W. Möschl;

b) plantes vivantes récoltées au Monte Alburno (Campanie) entre 1000 et 1800 m d'altitude et obligeamment envoyées par le professeur R. Picchi-Sermolli (Florence).

Matériel a): Sur une métaphase de la troisième assise corticale on compte $2n = 36$ (figure 109). Les chromosomes sont en bâtonnets légè-

rement arqués (longueur 1,2 à 1,6 micron). Sur des métaphases I, on discerne 18 chromosomes sphériques (figure 110), dont le diamètre varie de 1 micron à 1,2 micron.

Matériel b): Une des deux plantes du Monte Alburno, portant au Jardin botanique de Neuchâtel le n° 266, nous a permis des comptages à la méiose, malheureusement imprécis. Par suite de fixation défectueuse, les métaphases régulières sont rares. Des troubles méiotiques d'origine interne ne sont d'ailleurs pas exclus dans ce matériel. Sur plusieurs métaphases I, on compte n = environ 54 (figure 111). Le nombre gamétique est certainement supérieur à 50 et il y a une assez grande probabilité pour qu'il soit de 54.

Ainsi donc, le *Cerastium tomentosum* L. comprend plusieurs races chromosomiques, dont en tous cas une à $n = 18$ (matériel *a*) et une à $n = 36$ (matériel de Miss Brett). Dès lors, la plante à n = environ 54 du Monte Alburno pourrait résulter d'un croisement suivi de polyploïdisation entre ces deux races. Le seul résultat difficile à expliquer est celui de Rohweder. Une erreur de comptage de la part d'un chercheur aussi consciencieux nous paraît exclue. Peut-être par suite d'un accident méiotique, la race à $n = 18$ produit-elle parfois des plantes à $n = 19$?

Quoi qu'il en soit, une étude cytologique et cytogéographique précise du *C. tomentosum* s'impose, pour laquelle il conviendrait de renoncer entièrement au matériel de jardin botanique (danger de confusion avec *C. Biebersteinii*).

Au point de vue morphologique, ajoutons que les plantes du Monte Alburno (n°s 266 et 247) diffèrent du matériel *a)* par leur port beaucoup plus élevé et leurs fleurs plus grandes.

Cerastium tucumanense Pax

Du matériel de cette espèce sud-américaine nous a été communiqué par le Dr W. Möschl sous le nom de *C. subspicatum* Wedd. D'après une communication écrite de cet auteur, ce nom doit être corrigé et remplacé par celui de *C. tucumanense* Pax.

Les graines appartenant à l'échantillon n° 5353 revisé par Möschl ont été récoltées par Sleumer entre 2800 et 3200 m d'altitude dans la région de Tucuman (Argentine).

Nous avons publié le nombre chromosomique de cette espèce en 1953 sous le nom de *C. subspicatum* qu'on voudra bien remplacer par le binôme sus-indiqué.

Une métaphase somatique de la troisième assise corticale permet de compter $2n = 36$ (figure 112). Les chromosomes sont relativement longs et mesurent 1,6 micron à 2,7 microns.

Cerastium uniflorum Clairv.

Le nombre chromosomique de cette espèce, appartenant au *Grex Physospermia* Fenzl, a été publié la même année par Madame Mat-

tick (1949, dans Tischler, 1950, «in litt.») et par Favarger et Söllner (1949). Nous avions trouvé $n = 18$ et $2n = 36$ sur divers matériaux des Alpes suisses et d'Autriche. Ce nombre a pu être confirmé depuis sur des plantes du Gornergrat.

Matériel et numérations chromosomiques

a) Graines avec exsiccatum récoltés par le professeur F. Widder (Graz) à l'Edelweiss-Spitze (2500 m d'altitude), dans le massif des Hohe Tauern (n° 269). Sur une cellule de la quatrième assise corticale on compte $2n = 36$ (figure 113).

b) Boutons floraux récoltés par nous devant la cabane du Valsorey (3030 m d'altitude) et fixés le soir même (n° 268). A l'anaphase I, on compte $n = 18$. Les chromosomes sphériques et à peu près égaux ont un diamètre de 1 à 1,5 micron (figure 114).

c) Plantes récoltées par nous au sommet du Gornergrat (3130 m d'altitude) et fixées à Neuchâtel. A la métaphase I, 18 chromosomes apparaissent distinctement.

La méiose (examinée sur le matériel du Valsorey) est dans l'ensemble très régulière. A la métaphase I, sur des vues de profil, on remarque des bivalents à un ou deux chiasmata. La terminalisation ne paraît pas toujours achevée dans les premiers, qui représentent les plus longs chromosomes. De rares «laggards» à l'anaphase I et quelques tétrades à «chromatin clumps» ont été observés. Le noyau au repos est semi-réticulé à réticulé, avec des chromocentres mal délimités vis-à-vis du réseau.

En résumé, le *C. uniflorum* ressemble aux autres espèces du *Grex Physospermia,* tant par son nombre gamétique de $n = 18$ que par la taille de ses chromosomes, un peu plus élevée que dans la majorité des *Cerastium.*

CHAPITRE III

Considérations générales

Les résultats de nos recherches cytologiques sont consignés dans le tableau 9. Les espèces sont classées ici d'après le système de Pax et Hoffmann (1943), quelque peu modifié, et d'après les travaux systématiques de l'école de Graz.

Concernant la première partie de nos recherches: l'étude cytogéographique et expérimentale du groupe du *Cerastium arvense,* nous n'avons que peu de chose à ajouter, puisque cet objet a donné lieu déjà à une assez longue discussion. Nous ne ferons que souligner certains points.

Tableau 9

Espèce	Provenance	N	2N	Longueurs des chromosomes somatiques
Sous-genre Dichodon				
C. cerastoides (L.) Britton	Col d'Emaney (Valais), 2400 m		38	1,1 à 1,5
	Muottas Muragl (Grisons), 2450 m		38	
	Albula (Grisons), 2400–2500 m		38	
	Salanfe (Valais)	19		
**C. anomalum* Waldst. et Kit.	Copenhague (J.B.)	19	38	1,1 à 1,5
	Bollwiler (Alsace)		38	
Sous-genre Eucerastium				
Section Strephodon				
**C. dahuricum* Fisch.	Stockholm (J.B.)	19	38	1,3 à 1,8
C. chloraefolium Fisch. et Meyer	Stockholm (J.B.)	19	38	0,8 à 1,4
C. *perfoliatum* L.	Alcala de la Selva (Espagne)	19	env. 38	1,5 à 1,9
**C. maximum* L.	Dawson, Yukon (Canada)		38	1,6 à 2,5
Section Schizodon				
C. dichotomum L.	Hauts-plateaux Granais (Algérie)	19	38	1,5
	Kuh Djamal Bariz, Kerman (Iran)	19		
**C. inflatum* Link.	Tolgor, Khorasan (Iran)	19		
	Stockholm (J.B.)	19		
Section Orthodon				
A. Sous-section *Perennia*				
1. Groupe *Physospermia*				
C. latifolium L.	Col d'Emaney (Valais)	18	36	1,7 à 2,5
C. uniflorum Clairv.	Edelweisspitze (Autriche)		36	1,9 à 2,7
	Valsorey (Valais)	18		
	Gornergrat (Valais)	18		
**C. pedunculatum* Gaud.	Col d'Emaney (Valais)		36	1,9 à 2,7
	Col du Susten		36	
	Vaisevay (Valais)	18		
**C. carinthiacum* Vest.	Ennstaler Alpen (Autriche)	18	36	2,5
**C. austroalpinum* Kunz	Cima del Noresso (Tessin)	18	env. 36	1,3 à 2,5
2. Groupe du *C. alpinum*				
C. alpinum L.	11 provenances différentes voir tableau 1	36	ou 72	1,9 à 2,4
	Chesterfield Inlet (Canada)		env. 108	
C. Edmondstonii (Wats.) Murb. et Ostenf.	Baltasound, île d'Unst (Shetlands)		env. 108	1,5 à 2
3. Groupe du *C. tomentosum*				
C. candidissimum Correns	Vienne (J.B.)	18	36	2,3
C. Biebersteinii D. C.	Cluj (J.B.)	36		
	Hortus botanicus Graeciae		env. 72	1,4 à 2,2

Tableau 9 (suite)

Espèce	Provenance	N	2N	Longueurs des chromosomes somatiques
3. Groupe du *C. tomentosum* (suite)				
C. tomentosum L.	Lausanne (J.B.)	18	36	1,2 à 1,6
	Monte Alburno (Italie)	env. 54		
**C. decalvans* Schloss. et Vuk.	Lausanne (J.B.)	36	env. 72	1,1 à 1,6
**C. Boissieri* Gren.	Cima di Mte Prato Piccolo (Corse)	36	env. 72	1,2 à 1,6
4. Groupe *Scarani*				
**C. julicum* Schellmann	Hochobir (Karawanken), Autriche		36	1,6 à 2,5
**C. banaticum* (Roch.) Heuff	Lausanne (J.B.)	36	72	1,5 à 2,5
**C. Soleirolii* Seringe	Monte d'Oro (Corse)	36		
	Col de Bavella (Corse)	36		
5. Groupe du *C. arvense*				
C. arvense ssp. *suffruticosum* (L.) Koch	Plan de Canjuers (Var)	18		
	Vauvernargues (Bouches-du-Rh.)	18		
	Monte Carpegna (sud de Rimini)	36		
C. arvense ssp. *strictum* (Haenke) Gaudin	17 provenances différentes (voir tableau 2)	18	ou 36	1,5 à 2,5
C. arvense ssp. *commune* L.	23 provenances différentes (voir tableau 2)	36	ou 72	1,5 à 2
	Capolago (Tessin)	18		
	Sur Mendrisio (Tessin)	18		
B. Sous-section *Caespitosa*				
**C. subtriflorum* (Rchb.) Pacher.	Région de Krn-Isonzo (Slovénie)	18	env. 36	1,3 à 2,5
**C. sylvaticum* W.K.	Wiener Wald		env. 36	
	Budapest (J.B.)	18	env. 36	1,4 à 2
C. macrocarpum Schur. em. Gartner				
ssp. *macrocarpum*	Fölzgraben (Styrie)	env. 72		
ssp. *lucorum* (Schur.) Gartner	Gorges du Verdon (Basses-Alpes)	72		
C. fontanum Baumg.	Muottas Muragl (Grisons)	env. 72		
	Arosa (Grisons)	env. 72		
	Koralpe (Autriche)	env. 72		
C. holosteoides Fries ampl. Hylander	11 provenances différentes (voir tableau 8)	env. 72	ou env. 144	1 à 2
C. Sous-section *Fugacia*				
1. Groupe *Ciliatopetala*				
a) Série *Brachiata*				
**C. comatum* Desvaux	Parnasse (Attique)		34	1,2 à 1,8
	Entre Lozari et Ostriconi (Corse)		env. 34	

Tableau 9 (suite)

Espèce	Provenance	N	2N	Longueurs des chromosomes somatiques
b) Série *Brachypetala*				
C. brachypetalum Pers.				
ssp. *strigosum*	St-Blaise (Neuchâtel)	45		
ssp. *tauricum*	Pertuis du Sault (Neuchâtel)	45		
	Entrevaux (Basses-Alpes)	env. 45		
	Copenhague (J.B.)	env. 45		
**C. Tenoreanum* Seringe [1]	Lugano	26		
	Entre Tremone et Rancate (Tessin)		52	1,2 à 1,8
	St-Martin près Linz (Autriche)	26	51–52	
c) Série du *C. glomeratum*				
**C. atlanticum* D.R.	Bordj R'dir (Algérie)	36	72	2
C. glomeratum Thuill.	Pertuis du Sault (Neuchâtel)	36		
	Maison Carrée (Alger)	36		
	Maâdid (Algérie)	env. 36		
	Copenhague (J.B.)	env. 36		
	Hongrie		72	1 à 1,5
2. Groupe *Leipetala*				
a) Série *Ovoglandulosa*				
**C. ramosissimum* Boissier [1]	Sierra da Estrala (Portugal)		44–46	1,4 à 2,1
b) Série *Clavatoglandulosa*				
**C. campanulatum* Viviani [1]	Angera (Italie du Nord)	17	34	1,4 à 1,6
**C. pentandrum* L.	Palencia (Castille)		36	1,4 à 2
C. glutinosum Fries	Zösenberg (Styrie)	35–36		
**C. pumilum* Curtis [1]	Pertuis du Sault (Neuchâtel)	45–47		
	Plan de Canjuers (Var)	env. 50		
C. semidecandrum L.	Pertuis du Sault (Neuchâtel)	18	36	0,8 à 1,6
	Tour de la Bâtiaz (Valais)	18		
Espèces à position systématique mal connue				
**C. nutans* Raf.	Prince-Albert (Saskatçhevan)	18	35–36	1 à 1,5
var. occidentale Boivin	Canada			
**C. tucumanense* Pax	Tucuman (Argentine)		36	1,6 à 2,7
**C. Beeringianum* Cham et Schlecht.	Dawson, Yukon (Canada)		72	1,3 à 2,3

N.B. Les espèces marquées d'un * sont celles dont nous sommes le premier, à notre connaissance, à avoir déterminé le nombre chromosomique. Nous n'avons pas reproduit ici les numérations des autres auteurs; celles-ci figurent en tête de chaque paragraphe consacré à une espèce.

[1] Les nombres donnés ici pour ces espèces corrigent ceux de nos publications antérieures (Söllner 1952 et 1953 *b*).

Notre étude sur cette espèce prouve une fois de plus que la distribution géographique des «races» chromosomiques n'est pas quelconque, mais qu'un «diploïde» [1] et un polyploïde, se comportant comme des espèces en formation, peuvent avoir une écologie différente et s'exclure de leurs territoires respectifs. Depuis les études classiques de Miss Manton (1934) sur *Biscutella,* de nombreux cas semblables ont été étudiés. Citons simplement celui des *Achillea* américains du groupe de *A. borealis,* étudié par W.-E. Lawrence (1947), qui offre quelques points de ressemblance avec le nôtre.

A certains égards, la distribution des formes de *C. arvense* représente juste l'inverse de celle des races chromosomiques de *Biscutella.* On sait que chez cette crucifère, les formes diploïdes occupent à l'état de reliques les territoires d'Europe centrale non soumis aux glaciations, tandis que les tétraploïdes ont colonisé l'aire occupée par les glaciers quaternaires, par exemple toute la chaîne des Alpes. Il est vrai que récemment Skalinska (1950) a découvert dans les Tatra, entre 900 et 1700 m d'altitude, de nombreuses populations de *Biscutella laevigata* toutes diploïdes! La situation dans cette espèce est donc un peu plus complexe que ne le pensait Miss Manton.

Chez *Cerastium arvense,* on sait que les formes diploïdes sont alpines (avec centre de distribution probable dans les montagnes bordant la Méditerranée), tandis que les formes polyploïdes occupent les plaines d'Europe centrale et occidentale, y compris le Jura. Cette distribution nous paraît aussi la conséquence des glaciations, mais ici le grand phénomène géologique a influencé la répartition d'une manière toute différente. Si l'on admet, comme nous l'avons fait, le repli des formes alpines diploïdes vers les massifs-refuges pendant la grande glaciation, la naissance sur le front des glaciers alpins de la forme à $n = 36$ et son extension à la fois vers le nord et vers le sud pendant le retrait des glaciers, cette contradiction apparente disparaît. Quant à l'intrication des deux aires dans la région du Tessin méridional, elle n'est pas très étonnante non plus (voir p. 262). Nous la mettrions volontiers en parallèle avec les observations de Seiler (1946) sur *Solenobia triquetrella.* D'après ce savant, la distribution des trois races (bisexuée, diploïde parthénogénétique et tétraploïde parthénogénétique) suit à peu près en Suisse l'exemple de *Biscutella.* Cependant Seiler a observé précisément au pied du Monte Generoso l'existence isolée d'un mâle diploïde. Ici aussi, il y aurait intrication des aires au sud des Alpes. Il est vrai que l'individu mâle pourrait, comme le suggère Seiler, descendre d'un insecte parthénogénétique.

Contrairement à ce qu'ont pensé jusqu'ici tous les auteurs, la ssp.

[1] Nous employons ici cette expression pour distinguer les formes à $n = 18$ de *C. arvense,* bien que *par rapport au nombre de base du genre,* ces formes soient en réalité tétraploïdes.

strictum, avec sa distribution alpine, n'est pas un écotype de montagne issu de la ssp. *commune.* Par exemple, Braun-Blanquet (1913) admet, dans son catalogue de la flore nivale, que *C. arvense* a formé sous l'influence du climat haut-alpin une «race» particulière (= ssp. *strictum*). Notre étude cytologique démontre le contraire. Et ceci rejoint les idées de Favarger (1949—1953), qui voit dans beaucoup d'espèces haut-alpines des reliques tertiaires-alpines d'origine très ancienne.

Ehrendorfer (1949), dans ses études sur le groupe du *Galium pumilum,* parvient à des conclusions qui s'appliquent très bien aussi au cas du *C. arvense,* à savoir que les formes diploïdes sont sténoïques, tandis que les polyploïdes euryoïques ont envahi largement les territoires libérés par les glaciers et ceux que la civilisation humaine leur a fournis.

Un autre aspect à souligner, c'est l'éventuel polytopisme de la ssp. *commune.* Si nos hypothèses sur l'origine de cette forme sont justes, il est peu probable que les plantes à $n = 36$ du Monte Generoso (sud des Alpes) et celles du Plateau suisse ou du Jura (nord des Alpes) aient une commune origine. Il est plus vraisemblable qu'elles soient nées à des époques différentes à partir d'un matériel à $n = 18$, qui n'était pas forcément identique, puisque l'aire occupée par les formes à $n = 36$ se trouve coupée en deux par celle de la forme à $n = 18$.

Bien que le polytopisme soit une théorie qui satisfasse mal la tendance de l'esprit à l'unité, d'éminents taxinomistes modernes l'envisagent pour expliquer l'aire discontinue de certains microtaxa. Par exemple, W.-B. Turrill (1951), dans un article récent, s'exprime ainsi: "Polytopy and polychrony must be considered as possible partial explanations of range discontinuities of micro-taxa." Le cas du *Cerastium arvense* fournit à notre avis un nouvel exemple à l'appui des idées de Turrill.

Quoi qu'il en soit, nos études ont permis dans bien des cas de *prévoir* le nombre chromosomique d'une plante de *C. arvense,* en nous basant simplement sur son origine géographique. Nous n'en donnerons qu'un exemple. En 1954, nous avons reçu de l'Ecole nationale d'agriculture de Grignon deux lots de graines de cette espèce, l'un des environs de Fontainebleau, l'autre de Haute-Savoie. Sans voir les plantes, nous avons pensé que la première était à $n = 36$, la seconde à $n = 18$, et notre prévision a été confirmée.

Quant à la seconde partie de nos recherches: étude cytologique de plus de quarante espèces du genre *Cerastium,* nous nous bornerons à souligner certains points qui nous paraissent bien établis plutôt que de nous lancer dans de grandes hypothèses que la moindre observation nouvelle risque de culbuter. Nous avons déjà dit dans notre introduction que la cytologie des *Cerastium* s'était avérée plus complexe que nous ne le pensions au début, ce qui nous a obligé à modifier ou à abandonner quelques-unes de nos hypothèses antérieures (cf. Söllner, 1953).

Le noyau au repos présente, dans le genre *Cerastium,* une assez grande uniformité. Toujours semi-réticulé, il est pourvu de chromocentres dont le nombre, presque toujours variable, diminue de la télophase à l'interphase par despiralisation de certains d'entre eux. Ce phénomène est souvent combiné avec la formation de chromocentres collectifs d'aspect plus ou moins réticulé. Des noyaux de ce genre sont assez fréquents chez les Silénoïdées, où Favarger (1946) en a observé chez *Saponaria, Gypsophila,* certains *Dianthus.* Plus rarement, le noyau tend vers l'état réticulé et le nombre des chromocentres, mal délimités vis-à-vis du réseau, diminue *(Grex Physospermia, C. banaticum)* ou bien, au contraire, la structure nucléaire se rapproche du type euchromocentrique *(C. anomalum, C. cerastoides).* Ces différences, d'ailleurs de faible amplitude, vont de pair avec des écarts dans la taille des chromosomes somatiques. Tous les *Cerastium* ont ce que l'on est convenu d'appeler des chromosomes courts: les plus longs *(C. pedunculatum, C. tucumanense)* n'atteignant pas 3 microns, Favarger (op. cit.) constate que chez les Silénoïdées, le type semi-réticulé domine très nettement lorsque la taille moyenne des chromosomes tombe au-dessous de 3 microns. Le même auteur ajoute que les espèces où le noyau se rapproche le plus du type euchromocentrique ont des chromosomes dont la longueur est comprise entre 1,5 micron et 2,2 microns. Chez les *Cerastium,* nous n'avons rencontré ce type de structure que pour une taille de chromosomes comprise entre 1 et 1,5 micron.

Dans presque toutes les espèces on trouve des différences de taille entre chromosomes d'une même plaque somatique. Le rapport entre la longueur des chromosomes courts et des longs est le plus souvent de 1 à 1,5, mais parfois de 1 à 2. De là sans doute les différences de diamètre entre chromosomes méiotiques qu'on observe surtout à la métaphase I. Ces différences avaient beaucoup frappé Rohweder (1939), et cet auteur a cru pouvoir en tirer des déductions sur le nombre de base réel du genre. Nous pensons plutôt qu'il s'agit d'un phénomène assez général chez les Phanérogames, où rares sont les objets dont les chromosomes soient tous égaux. Les chromosomes qui ont un diamètre plus grand à la métaphase I, sont probablement des éléments à deux chiasmata, c'est-à-dire à constriction médiane. Tandis que les éléments plus petits ont un seul chiasma et une insertion subterminale. Effectivement, sur presque toutes nos images de diacinèse, nous avons vu des gemini à deux chiasmata (souvent en anneau) et à un seul chiasma. Certains grands chromosomes ont cependant aussi une insertion subterminale *(C. uniflorum).*

A part ces différences de taille, la morphologie des chromosomes des *Cerastium* est assez uniforme. Nulle part nous n'avons vu de satellites [1],

[1] Si l'on excepte le matériel de Capolago de *C. arvense.*

bien que Miss Brett en ait observé quatre chez *Cerastium semidecandrum*. Favarger (1946) n'a pas trouvé non plus de satellites chez les Silénoïdées qu'il a étudiées.

Au point de vue des nombres chromosomiques, si nous laissons de côté les deux espèces pour lesquelles nous avons dû nous contenter d'un comptage approximatif (*C. pumilum* n = environ 50, *C. ramosissimum* $2n$ = environ 44—46), les *Cerastium* se partagent en quatre groupes inégaux.

Le premier comprend huit espèces à $n = 19$. Ce groupe ne renferme jusqu'ici aucune espèce à plus haut degré de polyploïdie. Le deuxième comprend deux espèces à $n = 17$ (*C. campanulatum* et *C. comatum*). Ce groupe non plus ne renferme pas d'espèce plus fortement polyploïde (à moins que *C. pumilum* n'ait $n = 51$, ce qui n'est pas exclu). Le groupe le plus nombreux est celui des *Cerastium* où n est un multiple de 9 et parfois de 18; il renferme trente espèces. Ces trente espèces se répartissent comme suit:

Espèces	à $n = 18$:	13
»	à $n = 36$:	9
»	à $n = 45$:	1
»	à $n = 54$:	1
»	à $n = 72$:	3

Espèces possédant plusieurs races chromosomiques: 3

Enfin, le quatrième groupe ne comprend pour le moment qu'une seule espèce avec le nombre aberrant $n = 26$ (*C. Tenoreanum*).

Le groupe des *Cerastium* à $x = 9$ forme une série euploïde à nombre de base $x = 9$. Comme cette série embrasse à elle seule les $^7/_{10}$ des espèces étudiées, il est vraisemblable qu'elle représente le mode primitif, les autres nombres ($n = 19$, $n = 17$, $n = 26$) étant dérivés.

Il est évidemment fort singulier qu'aucun *Cerastium* à $n = 9$ n'ait été découvert jusqu'ici. Rohweder (1939) pensait qu'une plante de ce genre devait exister dans les Alpes; mais d'après nos recherches, mêmes les espèces alpines très localisées et vraisemblablement primitives ont $n = 18$ (*C. julicum, C. subtriflorum, C. pedunculatum*). Les preuves qu'on peut avancer en faveur de l'existence d'un nombre de base $x = 9$ sont les suivantes:

1. Existence d'espèces à $n = 45$ (*C. brachypetalum*).
2. Existence d'un nombre gamétique de 9 chez certaines Alsinoïdées (*Sagina, Spergula, Spergularia*).
3. Présence constatée par Miss Brett de quatre chromosomes SAT à la mitose chez *C. semidecandrum*, et celle observée par nous de deux satellites à la méiose d'un clone de *C. arvense*.

Mentionnons cependant que la méiose des individus à $2n = 54$ de *Cerastium arvense* est très irrégulière, rappelant celle de triploïdes. Ce dernier fait n'infirme pas les arguments énumérés ci-dessus, mais dé-

montre simplement que les deux génomes à 9 chromosomes d'une formule à 18 ont subi une profonde différenciation, à moins que les irréguralités ne soient causées uniquement par un déséquilibre physiologique.

Un point reste énigmatique si l'on admet 9 comme nombre de base principal du genre *Cerastium*. Le groupe à $n = 18$ comprenant des espèces éloignées les unes des autres (par exemple *C. latifolium* et *C. semidecandrum*), on ne peut raisonnablement penser qu'elles ont eu un ancêtre commun à $n = 9$, et on est obligé d'admettre qu'il a existé autrefois des populations de *Cerastium* à $n = 9$ très différenciées. De ces populations, il ne resterait pas trace à l'heure actuelle. Une telle hypothèse n'est pas exclue, et Miss Manton (1950) l'admet par exemple pour les Pteridophytes, dont les espèces actuelles sont presque toutes des polyploïdes élevés, mais les Filicinées sont beaucoup plus anciennes que le genre *Cerastium!*

Constatons que de telles hypothèses reculent singulièrement la solution des problèmes de phylogénèse.

Quant à la présence du nombre gamétique $n = 19$ dans une partie du genre *Cerastium,* elle peut être due à la non-disjonction d'un bivalent suivie de son émigration à un des pôles. Cette hypothèse implique la formation concomitante de gamètes à $n = 17$. Or, précisément, il existe des espèces à $2n = 34$ *(C. campanulatum, C. comatum).* L'origine de ces dernières semble donc contemporaine de celle des *Cerastium* à $n = 19$. Ce phénomène a dû se dérouler à une époque très ancienne, car le *C. comatum,* par exemple, avec son aire disjointe (Méditerranée orientale—Corse), n'est pas une espèce récente. De même, le groupe, peut-être monophylétique, des *Cerastium* à $n = 19$ a eu le temps de se diversifier considérablement depuis qu'il a pris naissance à partir d'un *Cerastium* à $n = 18$.

D'autre part, la viabilité de gamètes déficients à $n = 17$ pourrait être mise en doute, si le nombre 18 était un nombre monoploïde. Par contre, si l'on admet 9 comme nombre de base, les *Cerastium* à $n = 18$ sont en réalité tétraploïdes, et l'absence d'un chromosome chez un gamète diploïde entraîne moins de conséquences que dans un gamète monoploïde. Actuellement, nous avons vu qu'une espèce à $n = 18$ (*C. arvense* ssp. *strictum*) se comportait dans les croisements comme une espèce diploïde, mais il n'en a peut-être pas toujours été ainsi.

L'existence d'un nombre gamétique secondaire de $n = 26$ (*C. Tenoreanum*) est plus difficile à expliquer. Peut-être une telle espèce est-elle née à la suite d'un croisement entre une forme à $n = 18$ et une forme à $n = 36$. La méiose de telles formes présentant des irrégularités (cf. *C. arvense*), on peut concevoir la perte d'un chromosome ($27 - 1 = 26$) suivie d'une stabilisation de la reproduction.

Quant au nombre $n =$ plus ou moins 50 chez *C. pumilum,* nous ne pouvons prendre position avant que la cytologie de cette espèce ait été

éclaircie avec toute la précision requise. Faisons remarquer cependant que le *C. pumilum* pourrait avoir $n = 51$ et dériver d'une forme à $n = 17$ ($3 \times 17 = 51$). Précisément Möschl (1949) admet comme probable que *C. pumilum* a eu pour ancêtre une espèce voisine du *C. campanulatum* ($n = 17$).

Examinons maintenant les conséquences taxinomiques qui découlent de nos recherches.

1. Les espèces à trois styles (sous-genre *Dichodon*) sont d'authentiques *Cerastium,* et il n'y a aucune raison de les exclure du genre parce qu'elles n'ont pas cinq styles comme la plupart des autres espèces. Williams (1898) déjà a insisté sur la fragilité de ce critère du nombre des carpelles et des styles. Le rattachement du *C. cerastoides* (= *Stellaria cerastoides* des anciens auteurs) au genre *Stellaria* ne nous paraît pas justifié. Comme le nombre chromosomique $n = 19$ existe dans plusieurs espèces de *Cerastium* à cinq styles, la barrière entre les sous-genres *Dichodon* et *Eucerastium* nous paraît d'importance très secondaire.

2. Le groupe des *Cerastium* à $n = 19$ nous semble assez homogène pour qu'on songe à l'avenir à en faire une unité taxinomique (sous-genre ou section). Il réunit non seulement toutes les espèces de la section *Strephodon,* mais celles du sous-genre *Dichodon,* enfin les *C. dichotomum* et *inflatum.* Ces derniers constituaient la section *Schizodon* de Fenzl, que les taxinomistes récents ont abandonnée, mais dont le rétablissement nous paraît justifié [1].

Enfin, il n'est pas exclu que de ces deux espèces ait dérivé le groupe du *C. ramosissimum.* Mais ici, les données cytologiques sont encore insuffisantes.

3. Dans la section *Orthodon,* les espèces vivaces et les espèces annuelles forment deux séries distinctes qu'il paraît difficile de ramener l'une à l'autre. En effet, si dans chaque groupe nous n'envisageons que les espèces primitives à $n = 18$, nous constaterons que chez les *Perennia* prédominent des chromosomes relativement longs (exception: *C. tomentosum*), tandis que chez les *Fugacia,* les chromosomes sont plutôt courts.

Examinons d'abord les *Perennia.* L'homogénéité du *Grex Physospermia* est confirmée par nos recherches ($n = 18$; chromosomes relativement longs, noyau tendant vers le type réticulé). Le *C. austroalpinum* ne paraît pas être un hybride stabilisé, comme l'a suggéré Kunz, mais plutôt une sous-espèce du *C. carinthiacum.*

Plusieurs des groupes d'espèces établis par l'école de Graz nous paraissent naturels et réunissent des espèces primitives à $n = 18$ et des espèces plus récentes, à nombre chromosomique plus élevé. Tel est le

---

[1] Möschl (1943) paraît admettre que *C. dichotomum (Schizodon)* est étroitement apparenté au *C. perfoliatum (Stephodon).*

groupe du *C. tomentosum* (sous-groupes pontique et méditerranéen) et celui du *C. Scarani*. Le groupe du *C. alpinum* est particulier à cause de la polyploïdie intraspécifique qu'il présente et par le fait qu'on ne connaît pas encore ici d'espèce primitive à $n = 18$. Enfin, la taxinomie du *C. arvense* a été examinée en détail aux pages 245—250.

Toutes les tribus énumérées jusqu'ici ne comprennent que des espèces strictement vivaces. Par contre, le groupe «*Caespitosa*» de Pax et Hoffmann réunit des espèces vivaces primitives (*C. subtriflorum* par exemple) et des espèces bisannuelles ou annuelles, telles *C. holosteoides, C. fontanum, C. macrocarpum*. Dans ce groupe, les données cytologiques établissent que les espèces annuelles, toutes fortement polyploïdes et micro- ou mésopétales sont plus récentes que les espèces vivaces et macropétales à nombre chromosomique plus bas. Nous pensons par exemple que le *C. Beeringianum* ($n = 36$) est voisin de la souche ancestrale du *C. macrocarpum,* que Gartner recherche du côté de l'espèce asiatique *C. flavescens*. En effet, le *C. flavescens* est assez voisin du *C. Beeringianum*. Il n'est pas exclu non plus que le *C. fontanum* ait eu un ancêtre rapproché du *C. subtriflorum*.

Si notre hypothèse se révèle exacte, nous serions ici en présence d'un des rares cas où des espèces annuelles dériveraient par polyploïdisation d'espèces vivaces.

Que les *Cerastium* vivaces à $n = 18$ sont primitifs nous paraît encore démontré que les relations morphologiques qu'on peut établir entre les «têtes de lignes» des différents *phylums*. Celles-ci sont très intriquées. Il existe probablement un lien phylétique entre le *C. julicum* et la ssp. *strictum* du *C. arvense*. Le *C. subtriflorum* serait lié au groupe du *C. alpinum* par le *C. transsilvanicum*. Les espèces du *Grex Physospermia* ne seraient pas très éloignées de la souche du *C. alpinum,* si nos suppositions concernant le *C. Edmondstonii* sont exactes.

4. Les relations phylétiques entre espèces annuelles sont également très difficiles à débrouiller. L'origine de celles-ci à partir d'espèces du groupe *Caespitosa* nous paraît très peu probable, puisque les espèces annuelles de cette tribu ont $n = 72$, alors qu'il existe des *Cerastium* annuels à $n = 18$. Ceux-ci sont probablement primitifs (*C. semidecandrum, C. pentandrum).*

5. Parmi les *Ciliatopetala* il existe un rapport étroit entre *C. glomeratum* ($n = 36$) et *C. atlanticum* ($n = 36$). Par contre, il est très curieux que *C. brachypetalum* et *C. Tenoreanum,* si voisins par leur morphologie, ait l'un $n = 45$ et l'autre $n = 26$. Ceci rend fort souhaitable l'étude d'autres espèces de cette section, par exemple des diverses sous-espèces du *C. luridum*.

6. Chez les *Leiopetala,* il y a deux groupes différents au point de vue cytologique: celui du *C. campanulatum* ($n = 17$), qui serait appa-

renté à la section *Brachiata* de Lonsing (*C. comatum:* $n = 17$) et d'où dérive peut-être le *C. pumilum* (n = plus ou moins 50) et celui des *C. semidecandrum* et *C. pentandrum* ($n = 18$), d'où est peut-être issu par amphidiploïdie le *C. glutinosum* ($n = 36$). Nous ne pouvons rien dire de plus tant que les nombres chromosomiques de toutes les espèces ne seront pas connus.

En résumé, tandis que l'aneuploïdie a joué un rôle secondaire, quoique non négligeable, dans l'évolution du genre *Cerastium* (*C.* à $n = 17$ et à $n = 19$), c'est à la polyploïdie qu'il convient d'attribuer l'influence la plus grande. Celle-ci s'est exercée au niveau de l'espèce (polyploïdie intraspécifique), par exemple chez *C. alpinum,* sans être accompagnée encore de changements écologiques ou morphologiques notables. Elle a sans doute aussi déployé son effet au niveau du groupe d'espèces (groupe *Scarani,* groupe *Caespitosa,* groupe *Tomentosum*). Cette dernière hypothèse est d'autant plus vraisemblable que, dans le cas intermédiaire du *Cerastium arvense,* la polyploïdie a créé une barrière d'isolement entre *des sous-espèces en voie de différenciation morphologique et écologique,* donc entre des espèces en formation. Il est probable que la polyploïdie interspécifique est la plus ancienne, les races chromosomiques de *C. alpinum* étant beaucoup plus récentes. A une époque intermédiaire se situe la naissance des sous-espèces *strictum* et *commune* du *C. arvense.*

Résumé

1. Le nombre chromosomique de 43 espèces du genre *Cerastium* a été déterminé, le plus souvent à la fois sur les mitoses des racines et à la méiose. Dans deux cas seulement (*C. pumilum* et *C. ramosissimum*) le comptage n'a pu être qu'approximatif. 25 de ces nombres étaient nouveaux au moment où nous les avons publiés.
2. L'identité de toutes les espèces a été contrôlée et nous avons indiqué à propos de chaque numération chromosomique le numéro de l'échantillon-témoin. Beaucoup de comptages ont été faits sur des matériaux de diverses provenances.
3. La taille des chromosomes et la structure du noyau ont été examinées aussi dans la plupart des espèces. Cette dernière suit assez fidèlement les variations de longueur, pourtant peu amples, des chromosomes somatiques. La grande majorité des *Cerastium* ont un noyau semi-réticulé. Dans aucune des espèces étudiées la longueur des chromosomes ne dépasse 3 microns.
4. La méiose et la tétradogénèse sont dans l'ensemble normales dans toutes les espèces. Dans plusieurs, nous avons observé un certain nombre d'irrégularités. Celles-ci nous ont paru sporadiques et de

peu d'importance. Souvent elles se présentent dans un sac pollinique, tandis que le sac voisin offre des phénomènes normaux. A la diacinèse, nous n'avons observé que des bivalents à un ou deux chiasmata. La présence de multivalents dans certaines espèces fortement polyploïdes (*C. holosteoides, C. pumilum*) n'est pas tout à fait exclue, mais le danger des superpositions rend leur mise en évidence difficile.

5. Un certain nombre de considérations taxinomiques ont été développées sur la base surtout de nos numérations chromosomiques. La longueur des chromosomes, encore qu'elle soit assez difficile à apprécier, a aussi été prise en considération. L'ensemble des *Cerastium* à $n = 19$ réunit des espèces taxinomiquement voisines et nous paraît constituer un groupe naturel. Plusieurs des groupes systématiques établis par l'école de Graz, comprenant à la fois des espèces à $n = 18$ et des espèces plus fortement polyploïdes, doivent également être considérés comme naturels (groupe *Scarani*, groupe du *C. tomentosum*, groupe du *C. arvense*). Il en est peut-être de même du groupe *Caespitosa* de Pax et Hoffmann, mais ce dernier ne peut être considéré comme la souche des *Fugacia*. Les *Cerastium* annuels, comprenant sans doute plusieurs phylums, ont une origine indépendante de celle des vivaces et ont à leur tête des espèces à $n = 18$ (*C. pentandrum, C. semidecandrum*).
   Le nombre de base principal du genre paraît $x = 9$, encore qu'on ne puisse en donner à l'heure actuelle une preuve absolue. Les espèces à $n = 19$ et à $n = 17$ sont sans doute dérivées d'espèces à $n = 18$, par suite d'un phénomène de non-disjonction.
6. Une étude cytogéographique très détaillée du groupe du *C. arvense*, portant sur des plantes de plus de 40 provenances différentes, a été poursuivie.
   Des considérations sur la taxinomie et la phylogénèse de ce groupe ont été développées (voir p. 245—250).
7. Une étude biométrique portant sur la taille des grains de pollen, le poids des graines et la fertilité a permis de comparer de près les races à $n = 18$ et à $n = 36$ de *C. arvense*.
8. Des octoploïdes artificiels ont été obtenus à partir de plantes à $n = 18$ de la ssp. *strictum*. Leur méiose et la morphologie de leur pollen ont été comparées avec celles des octoploïdes naturels.
9. Des croisements entre races à $n = 18$ et à $n = 36$ de *C. arvense* ont été réalisés. Ceux-ci produisent à côté de plantes F_1 à $2n = 54$, à petites fleurs souvent mâles-stériles, à méiose de triploïdes et à pollen très irrégulier, un certain nombre de plantes grandiflores, à étamines et à pollen normaux et possédant $2n = 72$. Nous avons

appelé ces dernières: «hybrides avec rétablissement». Le phénomène en question a été comparé à celui observé par Shimotomai dans ses croisements interspécifiques de *Chrysanthemum* et par Nordenskjöld dans ses hybrides de *Phleum* du groupe *nodosum-pratense-alpinum*. Nous pensons que le rétablissement, qui a lieu aussi bien quand le parent femelle est à 18 chromosomes qu'avec un géniteur mâle à $n = 18$, est dû à un redoublement du génome se produisant unilatéralement au moment de la fécondation ou directement après, peut-être par endomitose.

10. Des observations et expériences qui précèdent (6—9) nous nous croyons autorisé à conclure que les plantes à $n = 36$ de *C. arvense* (ssp. *commune*) sont des *autopolyploïdes intervariétaux* (Stebbins) issus de la ssp. *strictum* (*allopolyploïdes géniques* de Straub) ou éventuellement des autopolyploïdes stricts des plantes à $n = 18$ et à morphologie de la ssp. *commune*, trouvés dans le Tessin méridional.

Bibliographie

Beeby, W. H., 1900. *Cerastium arcticum* Lange var. *Edmondstonii* Beeby. Journ. of Botany, **38**, 364.

Binz, A. et Thommen, E., 1953. Flore de la Suisse.

Böcher, T. W., 1938 a. Zur Zytologie einiger arktischer und borealer Blütenpflanzen. Svensk. Bot. Tidskr., **32**, 346—361.

— 1938 b. Biological distributional types in the Flora of Greenland. Meddel. om Grønland, **106**.

— et Larsen, K. 1950. Chromosome numbers of some arctic or boreal flowering plants. Meddel. om Grønland, 147 **(6)**, 1—32, 57 fig.

Boissier, Edm., 1867. Flora orientalis, vol. I.

Borza, A., 1933. Über das *Cerastium transsilvanicum* Schur. Veröf. Geobot. Inst. Rübel, 10. Heft, 54—64.

Braun, J., 1913. Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Nouv. Mém. de la Soc. helv. des Sc. Nat., Vol. XLVIII, 310—311.

Braun-Blanquet, J. et Rübel, Ed., 1932—1934. Flora von Graubünden. Ver. des Geobot. Inst. Rübel, **7**, 1—1695.

Brett, O. E., 1950. Chromosome Numbers of *Cerastium species*. Nature, **166**, 446.

— 1951. Chromosome Numbers of *Cerastium species*. Nature, **168**, 793.

— 1952. Basic chromosome Numbers in the *Genus Cerastium*. Nature **170**, 251.

— 1953. *Cerastium arcticum* Lange. Nature, **171**, 527—528.

Briquet, J., 1910. Prodrome de la flore corse. Tome 1, 507—510.

Bünning, E., 1948. Die endogene Ruheperiode der Samen. Planta, **35**, 352—359.

Buschmann, A., 1938. Über einige ausdauernde *Cerastium*-Arten aus der Verwandtschaft des *C. tomentosum* L. Fedde. Rep. XLIII, 118—143.

— 1939. Ergänzung zu A. Buschmann. Über einige ausdauernde *Cerastium*-Arten aus der Verwandtschaft des *C. tomentosum* L. Fedde. Rep. XLVI, 33—35.

Candolle de, Aug., 1824. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis.
Chenevard, P., 1910. Catalogue des plantes vasculaires du Tessin, 191—193, Genève.
Clapham, Tutin, Warburg, 1952. Flora of the British Isles, Cambridge 1952.
Correns, C., 1909. Untersuchungen über die Gattung *Cerastium*. Oest. Bot. Zeitsch., LIX.
Cottet, M. et Castella, F., 1891. Guide du botaniste dans le canton de Fribourg.
Darlington, C. D., 1937. Recent advances in cytology. 671, 16 pl. 160 fig., Londres.
Delay, C., 1948. Recherche sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. 2e partie. Rev. cyt. et biol. vég. **10,** 103—228.
— 1950—1951. Nombres chromosomiques chez les Phanérogames. Rev. cyt. et biol. vég., **12** (1—2), 1—368.
Favarger, C., 1946. Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoïdées Bull. Soc. bot. suisse, **56,** 346—466.
— et Söllner, R., 1949. Nombres chromosomiques et structure du noyau de quelques *Cerastium* des Alpes. Bull. Soc. bot. suisse, **59,** 87—90.
— 1949 a. Contribution à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées. Bull. Soc. bot. suisse, **59,** 62—86.
— 1949 b. Notes de caryologie alpine. Bull. Soc. neuch. Sc. Nat., **72,** 15—22.
— 1950. Polyploïdie et vicariance dans la flore alpine. Arch. J. Klaus-Stift. XXV (3—4), 472—477.
— Notes de floristique neuchâteloise. Bull. Soc. neuch. Sc. Nat., **75,** 189—193.
— 1952. Contribution à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées II. Bull. Soc. bot. suisse, **62,** 244—257.
— 1952. Recherches sur quelques Mélastomacées d'Afrique occidentale. Bull. Soc. bot. suisse, **62,** 5—65.
— 1953. Sur la germination des Gentianes. Phyton, **4,** fasc. 4, 275—289.
— 1953. Notes de caryologie alpine II. Bull. Soc. neuch. Sc. Nat., **76,** 133—169.
Fernald, M. L., 1950. Gray's Manual of Botany 8e ed. Am. Book Comp.
Fiori, A., 1923—1925. Nuova Flora analitica d'Italia. Firenze
Fischer, L. et Ed., 1944. Flora von Bern. 10e éd. par Rytz W., Berne.
Fournier, P., 1946. Les quatre flores de la France. 1091. IIe tirage, Paris.
Gartner, H., 1938. Zur systematischen Anordnung einiger Arten der Gattung *Cerastium* L. Diss. München.
Gaudin, J., 1828. Flora Helvetica, Vol. III. Zürich.
Hagerup, O., 1941. *Cerastium subtetrandum* Murb. Bot. Tids., **45,** Heft 4, 389.
— 1944. Notes some Boreal polyploids. Hereditas, Bd. XXX, 152—160.
Handel-Mazzetti, H. et alii, 1905. Beitrag zur Kenntnis der Flora von West-Bosnien. Ost. Bot. Zeitsch. **55,** 424—438.
Hegi, G., 1931. Illustr. Flora von Mitteleuropa. Bd. III.
Heine, H. 1953. *Cerastium anomalum* Waldst. et Kit im Oberrheingebiet. Mitt. Basl. Bot. Ges., **1** (Nr. 1), 1—6.
Hermann, F., 1938. Einiges über *Cerastium*. «Hercynia», Bd. 1, Heft 2, 265—270.
Holmen, K., 1952. Cytologicae Studies in the Flora of Peary-Land, North Greenland. Meddel. om Grønland, Bd. 128, 5, 1—40.
Jörgensen, C. A., 1928. The experimental formation of heteroploids plants in the genus *Solanum*. Journ. of Genetics, **19,** 133—211.

Jovet, P., 1941. Remarques sur le *Cerastium Trigynum* Vill. et ses variétés. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2e série, **13,** 326—330.

Keller, R., 1891. Flora von Winterthur, Winterthur.

Koch, G. D. J., 1843. Synopsis Florae Germanicae et Helveticae. 2e éd., Francfort.

Lamarck de et Candolle de, 1805. Flore française, IV, 2e partie, Paris.

Larsen, K., 1954. Chromosome numbers of some European flowering plants. Bot. Tid., **50,** Heft 2, 164—173.

Lawrence, W. E., 1947. Chromosome numbers in Achillea in relation to geographic distribution. Amer. Journ. of Botany, **34,** 538—545.

Ledebour, C. Fr., 1842. Flora Rossica. Vol. I. Stuttgart.

Lonsing, A., 1939. Über einjährige europäische *Cerastium*-Arten aus der Verwandtschaft der Gruppen «*Ciliatopetala*», Fenzl und «*Cryptodon*» Pax. Fedde Rep., XLVI, 139—165.

Löve, A. et Löve, D., 1944. Cytotaxonomical studies on boreal plants III, Ark. för Bot., **31** (A), 1—22.

— 1948. Chromosome numbers of northern plant species. Reykjavik. 1—131.

Manton, I., 1934. The Problem of *Biscutella laevigata* L. Zeitsch. für indukt. Abst. und Vererb., **67,** 41—57.

— 1950. Problems of Cytology and evolution in the pleridophyta. 1—316. Cambridge.

Merxmüller, H., 1950. Untersuchungen über eine alpine *Cerastien*-Gruppe. Ber. Bayer. Botan. Gesell. München, Bd. XXVIII, 1—20.

— 1952. Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. München, 1—105.

Möschl, W., 1936. Über einjährige europäische Arten der Gattung *Cerastium (Orthodon-Fugacia-Leiopetala).* Rep. Spec. nov. reg. Veg., nos 55—57, 4. Bd., 153—163.

— 1938. Morphologie einjähriger europäischer Arten der Gattung *Cerastium (Orthodon-Fugacia-Leiopetala).* Öst. Bot. Zeitsch., Heft 4, **87,** 249—272.

— 1943. Die Sippe des *Cerastium ramosissimum* Boissier. Wiener Bot. Ztschr., Heft 4, **92,** 161—182.

— 1948. *Cerastium holosteoides* Fries, ampl. Hyl., subspecies *pseudoholosteoides* Möschl. Bot. Not., 363—375.

— 1949. *Cerastium semidecandrum* L. *sens. lat.* Mem. Soc. Bot., **5,** Coimbre, 1—120.

— 1949. *Cerastium gracile* Dufour. Coll. bot. Barcelona, **2,** fasc. II, 165—198.

— 1949. *Cerastium campanulatum* Viviani und ähnliche Arten. Portug. Acta Biol. (B), Vol. «Julio Henriques», 235—299.

— 1941. *Cerastia Lusitaniae archipelagorumque* «Açores» et «Madeira». Agr. Lusit. **13,** 1, 1—46.

Müntzing, A., 1935—36. The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas Bd. XXI, 263—378.

Murbeck, K., 1898. De nordeuropeiska formerna af slägtet *Cerastium.* Botaniska Notiser, 241—268.

Myers, W. M., 1943. Analysis of variance and covariance of Chromosome association and behavior during meiosis in clones of Dactylis glomerata. Bot. Gaz., **105,** 541—551.

— 1944. Meiosis autotetraploid Lolium perenne in relation to chromosomal behavior in autopolyploids. Bot. Gaz., **106,** 304—316.

Pax, F. et Hoffmann, K., in Engler's Natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 16. Leipzig, 275—364.
Polunin, N., 1954. *Cerastium arcticum* Lange, Nature, vol. 173, nº 4393, 89.
Prat, H., 1935. Esquisse d'un parallèle floristique entre le Canada oriental et l'Europe septentrionale. Compte rendu som. Soc. Biogéogr. **101,** 29—33.
Raymond, M., 1950. Esquisse phytogéographique du Québec. Jard. bot. Montréal.
Rohweder, H., 1939. Weitere Beiträge zur Systematik und Phylogenie der Caryophyllaceen unter besonderer Berücksichtigung der karyologischen Verhältnisse. Beihefte Bot. Centr., **59,** 1—59.
Ronniger, K., 1944. Einige Bemerkungen über Arten der Gattung *Cerastium.* Mittel des Thuring. Bot. Ver., **51,** 355—359.
Rouy, G. et Foucaud, J., 1896. Flore de France, t. III, 200—225.
Rübel, E. et Braun-Blanquet, J., 1917. Kritisch-systematische Notizen über einige Arten aus den Gattungen *Onosma, Gnaphalium und Cerastium.* Vierteljahrschrift Natur. Gesell. Zürich, **62,** 599—628.
— 1930. Pflanzengesellschaften der Erde. 1—464, Bern/Berlin.
Schellmann, C., 1938. Umgrenzung und Verbreitung von *Cerastium julicum* Schellmann. 69—76 «Carinthia II», Mitteil. d. Ver. Nat. Landesmuseum f. Kärnten, **128.**
Schinz, H. et Keller, R., 1909. Flore de la Suisse. Rouge, Lausanne.
— 1914. Flora der Schweiz, II. Teil. Kritische Flora, Zürich.
Schroeter, C., 1926. Das Pflanzenleben der Alpen. Ranstein, Zürich.
Seiler, J., 1946. Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von *Solenobia triquetrella (Psychidae)* in der Schweiz. Revue suisse zool., **53,** 24.
Shimotomai, N., 1933—1934. Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum.* Journ. of Sci. Hiroshima Univ., **2,** 1—100.
— et Tanaka, R., 1952. Über die zweierlei F_1-Artbastarde von *Chrysantemum Makinoi Ch. japonense.* Journ. Sc. Hiroshima Univ., série B, div. 2, **6,** 39—44.
Sharp, L. W., 1943. Fundamentals of Cytology. 5e éd., New York.
Skalinska, M., 1950. Studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Act. Soc. Bot. Polon., **20,** nº 1, 45—68.
Söllner, R., 1950. Polyploïdie intraspécifique chez *Cerastium arvense* L. et nombres chromosomiques de quelques autres *Cerastium.* Experientia, **6,** 335—337.
— 1952. Nouvelle contribution à la cytotaxinomie du genre *Cerastium.* Experientia, **8,** 104—105.
— 1953 a. Quatrième contribution à la cytologie du genre *Cerastium.* C. R. Acad. des Sc. Paris, **236,** 1503—1505.
— 1953 b. Sur l'emploi des critères cytologiques dans la taxinomie du genre *Cerastium.* Bull. Soc. neuch. Sc. nat., **76,** 121—132.
Stebbins, J. L., 1950. Variation and evolution in plants. New York, 3—623.
Straub, J., 1941. Wege zur Polyploïdie. Berlin.
— 1953. Cytogenetik. Fort. der Bot., **14,** 437—480.
Tischler, G., 1938. Pflanzliche Chromosomenzahlen, IV, Tab. Biol. XVI, 162—218.
— 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas, 82—83, S-Gravenhage.
Turrill, W. B., 1950. Modern trends in the classification of Plants. Adv. of Sc., **26,** 1—14.
— 1951. Some problems of Plant Range and distribution. Journ. of Ecol., **39,** nº 2, 206—227.

Vierhapper, F., 1924. Beitrag zur Kenntnis der Flora der Schweiz nebst vergleichend-pflanzengeographischen Betrachtungen über die Schweizer und Ostalpen. Veröff. des Geobot. Inst. Rübel, Heft 1, 34—361.

Wettstein, F., 1940. Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem II. Zur Frage der Polyploïdie als Artbildungsfaktor. Ber. der deutsch. Bot. Gesell., **58,** Seite 374—388.

Williams, F. N., 1898. On primary characters in *Cerastium.* Journ. of Bot., **36,** 8 et s. q.

— 1899. Critical notes on some species of *Cerastium.* Journ. of Botany, **37,** 116—124, 209—216, 310—315, 474—477.

— 1900. *C. arcticum* Lange, Journ. of Botany, **38,** 493.

Explication des figures

Fig.

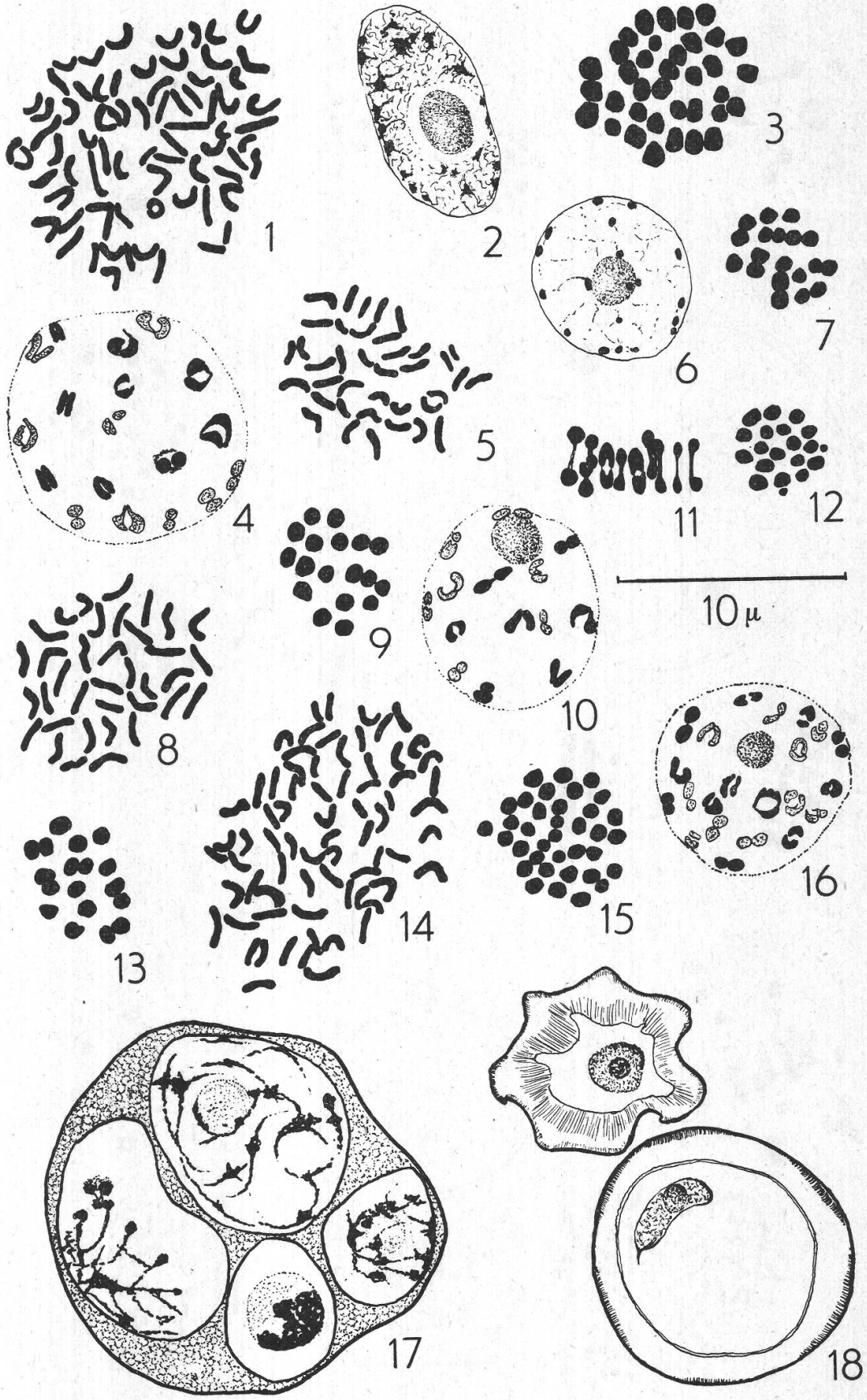
1 *Cerastium alpinum* (Mont-Dore). Métaphase somatique.
2 *Cerastium alpinum*. Noyau au repos.
3 *Cerastium alpinum* (val d'Avers). Métaphase I.
4 *Cerastium alpinum* (val d'Avers). Diacinèse.
5 *Cerastium anomalum*. Métaphase somatique.
6 *Cerastium anomalum*. Noyau au repos.
7 *Cerastium anomalum*. Métaphase II.
8 *Cerastium arvense* ssp. *strictum* (Klausen). Métaphase somatique.
9 *Cerastium arvense* ssp. *strictum* (Gornergrat). Métaphase I.
10 *Cerastium arvense* ssp. *strictum*. Diacinèse.
11 *Cerastium arvense* ssp. *strictum*. Métaphase I, vue de profil.
12 *Cerastium arvense* ssp. *commune* (Capolago). Métaphase I (deux satellites).
13 *Cerastium arvense* ssp. *suffruticosum* (plan de Canjuers). Métaphase II (associations secondaires).
14 *Cerastium arvense* ssp. *commune* (côte de Rosières). Métaphase somatique.
15 *Cerastium arvense* ssp. *commune* (Worb). Métaphase I.
16 *Cerastium arvense* ssp. *commune*. Diacinèse.
17 *Cerastium arvense* ssp. *commune* (Danemark II/6). Clone femelle. Fragmentation et pycnose du noyau au stade pachytène.
18 *Cerastium arvense* ssp. *strictum* (Buitonnaz). Grains de pollen normal et ratatiné.
19 *Cerastium arvense*. Octoploïde artificiel, N° 503. Diacinèse avec tétravalent.
20 *Cerastium arvense*. Octoploïde artificiel, N° 503. Anaphase I avec phénomène de «lagging».
21 *Cerastium arvense*. Octoploïde artificiel, N° 503 (univalent en forme d'haltère).
22 *Cerastium arvense*. Octoploïde artificiel, N° 503. Tétrades avec microcellules et granulations chromatiques.
23 *Cerastium arvense*. Croisement 3. Métaphase somatique $2n = 54$.
24 *Cerastium arvense*. Croisement 3. N° 2030/2. Métaphase I.
25 *Cerastium arvense*. Croisement 3. N° 2030/2. Métaphase I. Vue de profil (deux trivalents).
26 *Cerastium arvense*. Croisement 3. N° 2030/2. Métaphase I. Vue de profil (un tétravalent).
27 *Cerastium arvense*. Croisement 3. N° 2030/2. Métaphase I. Vue de profil avec un univalent.
28 *Cerastium arvense*. Croisement 4. N° 1999. Métaphase 1. Vue de profil avec deux univalents.
29 *Cerastium arvense*. Croisement 2. N° 2045/2. Métaphase 1 avec univalents et bivalents en dehors du plan équatorial.
30 *Cerastium arvense*. Croisement 2. N° 2045/2. Métaphase I avec trivalent
31 *Cerastium arvense*. Croisement 2. N° 2045/2. Tétrade anormale (diade avec micronuclei).
32 *Cerastium arvense*. Croisement 2. N° 2045/2. Diacinèse avec univalents.
33 *Cerastium atlanticum*. Métaphase somatique.
34 *Cerastium atlanticum*. Métaphase I.
35 *Cerastium austroalpinum*. Métaphase somatique.
36 *Cerastium austroalpinum*. Diacinèse.
37 *Cerastium austroalpinum*. Métaphase I.
38 *Cerastium banaticum*. Métaphase somatique.
39 *Cerastium banaticum*. Noyau au repos.
40 *Cerastium banaticum*. Métaphase I.

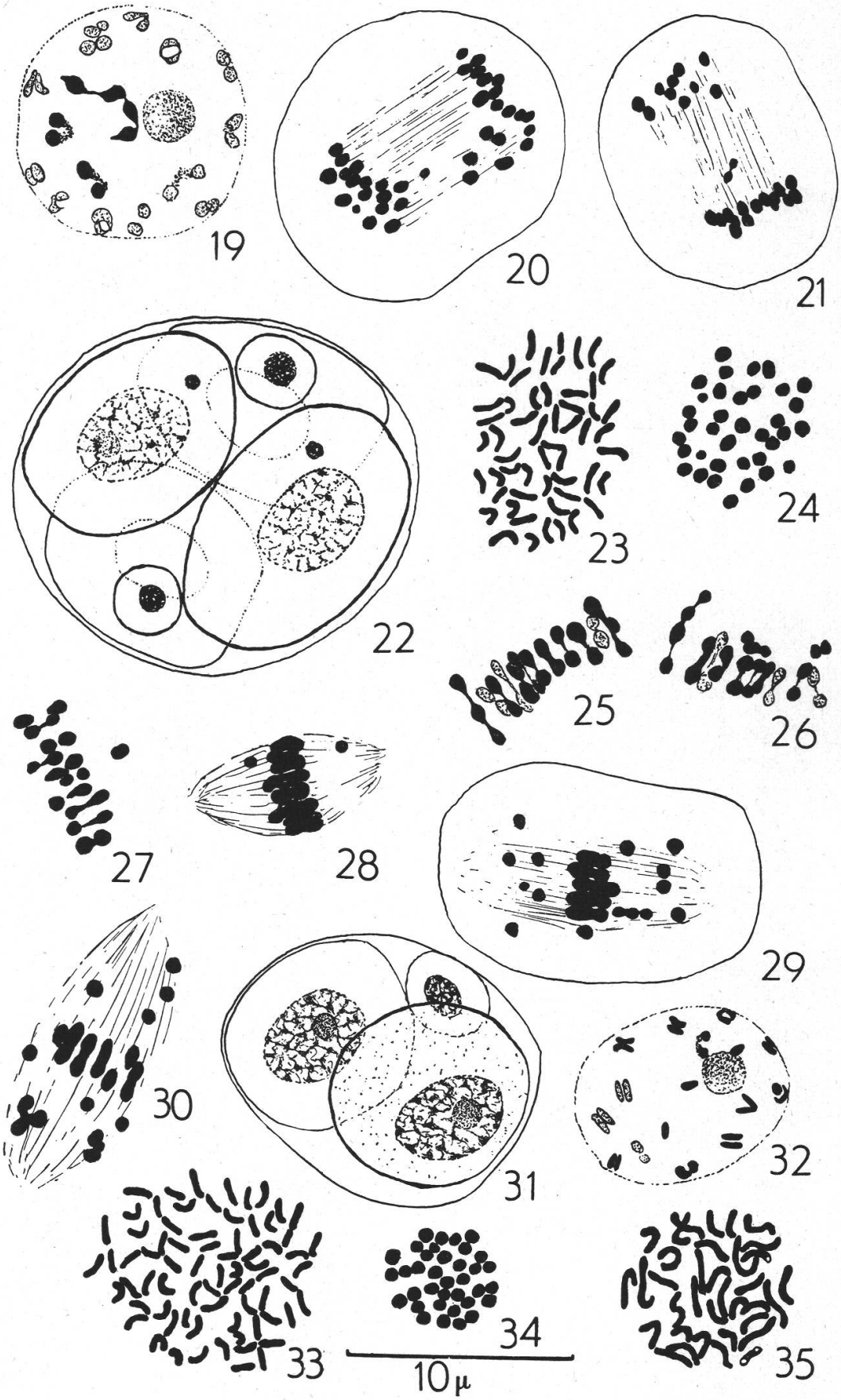
Fig.

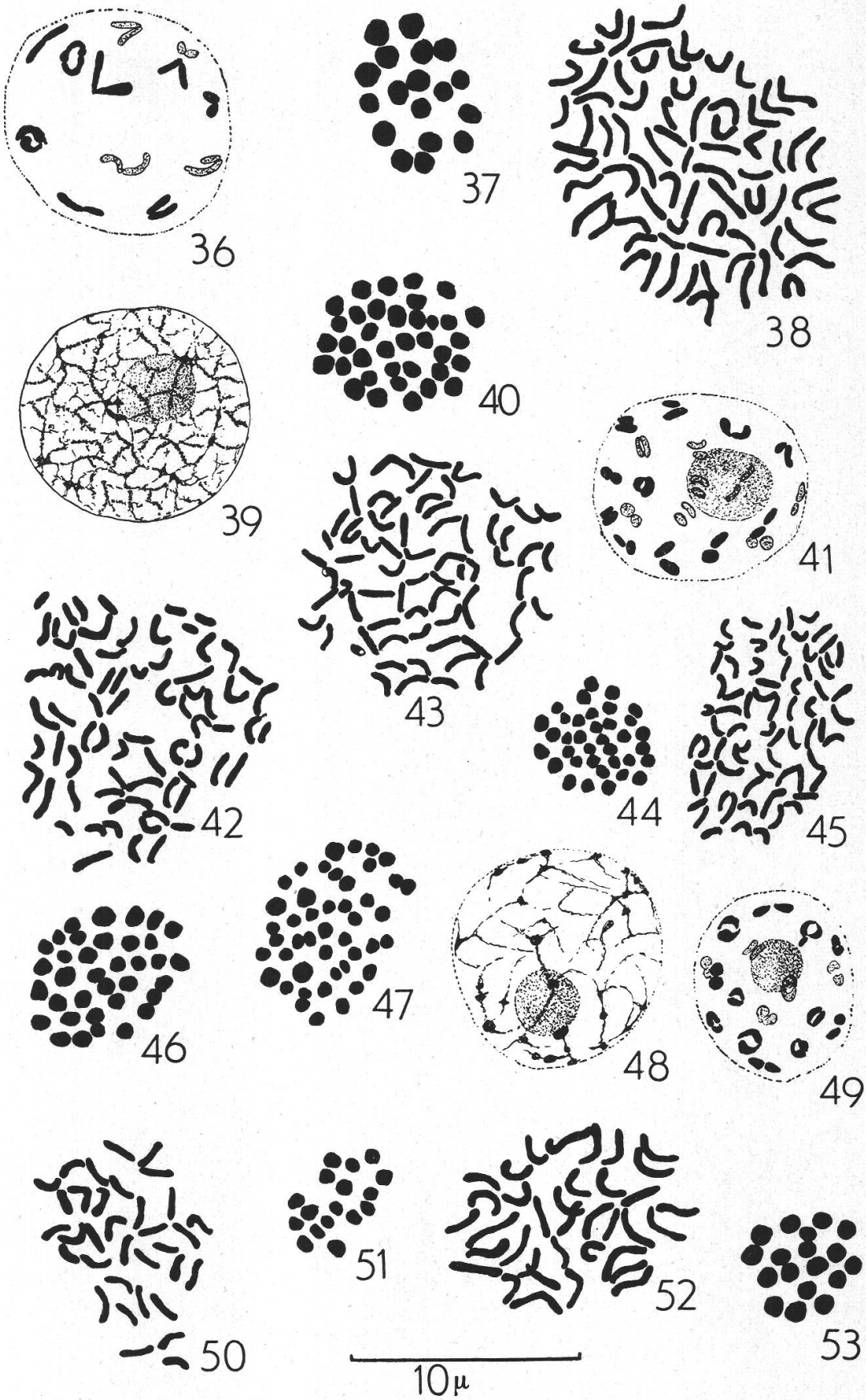
41 *Cerastium banaticum.* Diacinèse.
42 *Cerastium Beeringianum.* Métaphase somatique.
43 *Cerastium Biebersteinii.* Métaphase somatique.
44 *Cerastium Biebersteinii.* Anaphase II.
45 *Cerastium Boissieri.* Métaphase somatique.
46 *Cerastium Boissieri.* Anaphase I.
47 *Cerastium brachypetalum* ssp. *strigosum.* Métaphase I.
48 *Cerastium brachypetalum* ssp. *tauricum.* Pachytène.
49 *Cerastium brachypetalum* ssp. *tauricum.* Diacinèse.
50 *Cerastium campanulatum.* Métaphase somatique.
51 *Cerastium campanulatum.* Métaphase I.
52 *Cerastium caudidissimum.* Métaphase somatique.
53 *Cerastium caudidissimum.* Métaphase II.
54 *Cerastium caudidissimum.* Diacinèse.
55 *Cerastium carinthiacum.* Métaphase somatique.
56 *Cerastium carinthiacum:* Métaphase I.
57 *Cerastium carinthiacum.* Métaphase I, vue de profil.
58 *Cerastium cerastoides* (col d'Emaney). Métaphase somatique.
59 *Cerastium cerastoides* (Salanfe). Métaphase I.
60 *Cerastium chloraefolium.* Métaphase somatique.
61 *Cerastium chloraefolium.* Métaphase I.
62 *Cerastium comatum* (Parnasse). Métaphase somatique.
63 *Cerastium dahuricum.* Métaphase somatique.
64 *Cerastium dahuricum.* Métaphase I.
65 *Cerastium dahuricum.* Métaphase I, vue de profil.
66 *Cerastium decalvans:* Métaphase somatique.
67 *Cerastium decalvans.* Métaphase I.
68 *Cerastium decalvans.* Diacinèse.
69 *Cerastium dichotomum* (Algérie). Métaphase somatique.
70 *Cerastium dichotomum* (Iran). Métaphase I.
71 *Cerastium Edmondstonii.* Métaphase somatique.
72 *Cerastium fontanum* (Arosa). Métaphase I.
73 *Cerastium fontanum* (Arosa). Diacinèse.
74 *Cerastium glomeratum* (Hongrie). Métaphase somatique.
75 *Cerastium glomeratum* (Alger). Métaphase I.
76 *Cerastium glutinosum.* Métaphase I (la flèche indique un groupe de trois ou quatre chromosomes).
77 *Cerastium holosteoides* (Florence). Métaphase I.
78 *Cerastium holosteoides* (Corse). Diacinèse.
79 *Cerastium holosteoides* (Côte de Rosières). Métaphase somatique.
80 *Cerastium inflatum.* Métaphase II.
81 *Cerastium julicum.* Métaphase somatique.
82 *Cerastium latifolium.* Métaphase somatique.
83 *Cerastium latifolium.* Métaphase I.
84 *Cerastium latifolium.* Métaphase I, vue de profil.
85 *Cerastium macrocarpum* ssp. *lucorum.* Métaphase I.
86 *Cerastium maximum.* Métaphase somatique.
87 *Cerastium nutans* var. *occidentale:* Métaphase somatique.
88 *Cerastium nutans* var. *occidentale.* Métaphase II.
89 *Cerastium pedunculatum* (col d'Emaney). Métaphase somatique.
90 *Cerastium pedunculatum* (Vaisevay). Métaphase II.
91 *Cerastium pedunculatum.* Diacinèse.
92 *Cerastium pentandrum.* Métaphase somatique.

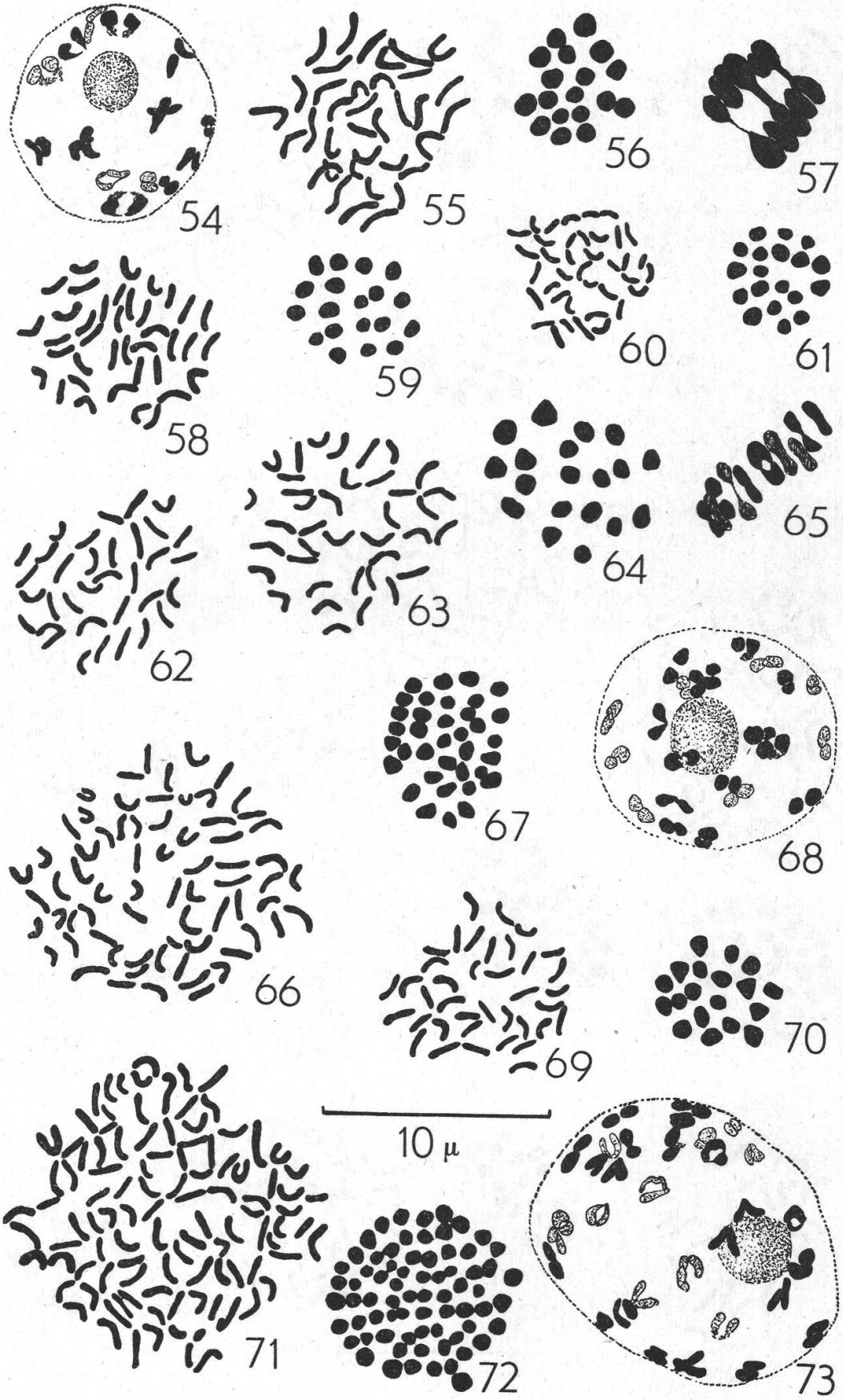
Fig.

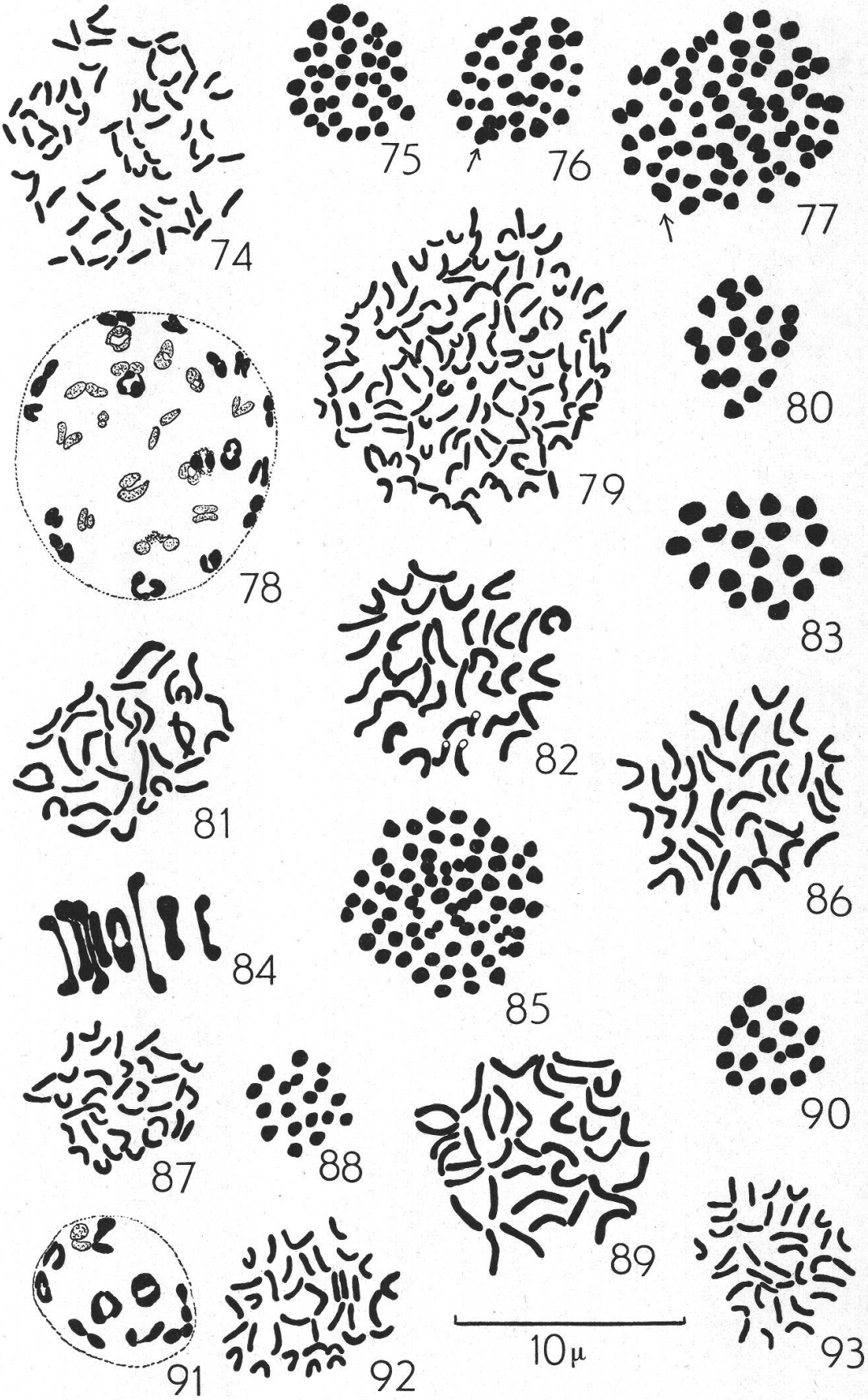
93 *Cerastium perfoliatum.* Métaphase somatique.
94 *Cerastium perfoliatum.* Métaphase I.
95 *Cerastium pumilum* (plan de Canjuers). Métaphase II.
96 *Cerastium ramosissimum.* Métaphase somatique.
97 *Cerastium semidecandrum* (Neuchâtel). Métaphase somatique.
98 *Cerastium semidecandrum* (Martigny). Métaphase I.
99 *Cerastium semidecandrum.* Pachytène.
100 *Cerastium Soleirolii* (Monte d'Oro). Anaphase I.
101 *Cerastium subtriflorum.* Métaphase somatique.
102 *Cerastium subtriflorum.* Métaphase II.
103 *Cerastium subtiflorum.* Métaphase I, vue de profil.
104 *Cerastium sylvaticum (Budapest).* Métaphase somatique.
105 *Cerastium sylvaticum* (Budapest). Métaphase II.
106 *Cerastium Tenoreanum* (Rancate). Métaphase somatique.
107 *Cerastium Tenoreanum* (Lugano). Métaphase I.
108 *Cerastium «Tenoreanum»* (Blida). Métaphase I.
109 *Cerastium tomentosum.* Métaphase somatique.
110 *Cerastium tomentosum.* Métaphase I.
111 *Cerastium tomentosum* (Monte Alburno). Métaphase I.
112 *Cerastium tucumanense.* Métaphase somatique.
113 *Cerastium uniflorum* (Hohe Tauern). Métaphase somatique.
114 *Cerastium uniflorum* (Valsorey). Métaphase I.

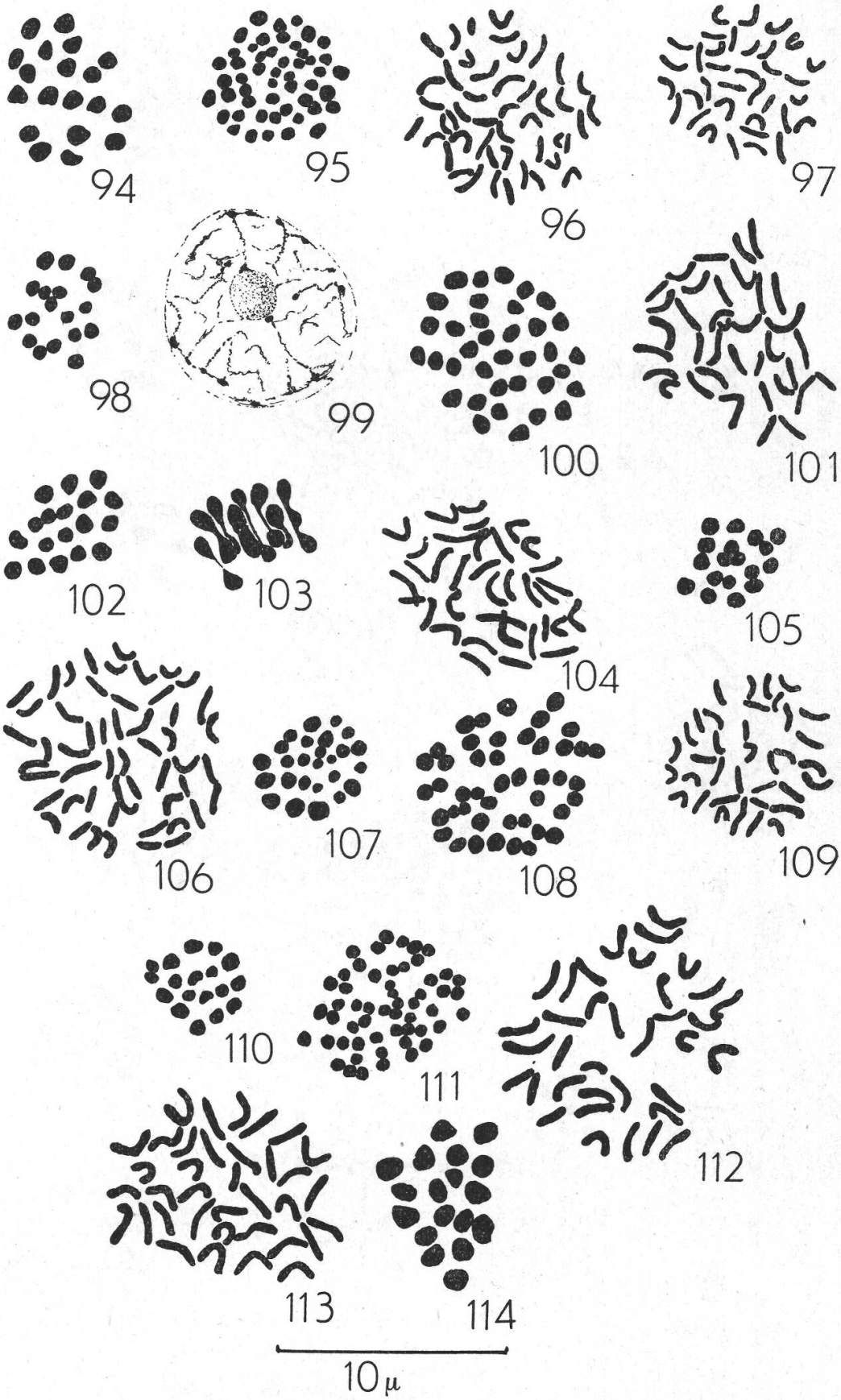

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
10 μ


19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
10μ


36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
10μ


54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
10 μ


74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
10μ


94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
10 μ