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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 80 (1970)

Artikel: Contribution à l'étude cytotaxinomique et cytogénétique du genre Leucanthemum Adans. em. Briq. et Cav.

Autor: Villard, Maurice

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-56301

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: 12.12.2025

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

Contribution à l'étude cytotaxinomique et cytogénétique du genre Leucanthemum Adans. em. Briq. et Cav.

Par *Maurice Villard*

Institut de botanique, Université de Neuchâtel

Manuscrit reçu le 6 janvier 1969

Travail ayant bénéficié d'un subside du Fonds national suisse de la recherche scientifique

Table des matières

1. Introduction 97
2. Morphologie 99
3. Phénologie 122
4. Hybridations 123
5. Cytologie 138
6. Nomenclature 163
7. Clef de détermination des *Leucanthemum vulgare* sens. lat. de Suisse 175
8. Conclusions 176
Résumé 180
Zusammenfassung 182
Bibliographie 185

Avant-propos

Au début de ce travail, nous tenons à assurer de notre profonde reconnaissance notre maître, le professeur C. Favarger, qui sut nous enthousiasmer, nous encourager et nous guider tout en nous laissant la très grande liberté d'action qui nous paraît indispensable au succès de toute recherche. Tout au long de notre étude commencée en 1959–1961 par un travail de licence, et poursuivie dès 1964 à l'Institut de botanique de Neuchâtel, il sut nous prodiguer son intérêt sans compter, mettant à notre disposition non seulement son grand savoir mais encore un abondant matériel et les résultats de ses propres recherches sur les *Leucanthemum*. Nos remerciements s'adressent également au professeur C. Terrier dont les judicieux conseils pratiques ont marqué notre méthode de travail, au professeur J. Miège pour l'honneur qu'il nous a fait d'être membre du jury de notre thèse, à Monsieur R. Weibel qui nous

accueillit au Conservatoire botanique de Genève, nous permettant de consulter les herbiers Burnat, Thuret et de De Candolle, à Monsieur G. Bocquet, alors conservateur à ce même Conservatoire, qui s'est penché à notre demande sur d'épineux problèmes de nomenclature, au professeur Ceruti, directeur de l'Institut de botanique de Turin, qui nous y accueillit, mettant à notre disposition l'herbier Allioni, et à la direction de l'Institut de botanique de l'Université F.-Schiller d'Iéna pour son prêt d'échantillons de Haussknecht. Enfin, nous tenons à témoigner notre gratitude à Monsieur P. Correvon, jardinier-chef de l'Institut de botanique de Neuchâtel pour le soin et l'amour qu'il a mis à nos cultures, ainsi qu'à Monsieur B. Jetzer pour son aide technique.

1. Introduction

Le genre *Leucanthemum* Adanson (1763, p. 127) est un genre extraordinairement variable, difficile à comprendre. Que les marguerites de nos prairies aient été successivement attribuées à des genres tels que: *Leucanthemum*, *Chrysanthemum*, *Matricaria*, *Phalacrodiscus*, *Pyrethrum* ou *Tanacetum*, chacun étant défini de plusieurs façons différentes, montre bien les difficultés rencontrées par les systématiciens pour séparer, non seulement les espèces, mais encore les genres de la sous-tribu des *Chrysantheminae* de Hoffmann (1889, p. 277). Ce n'est qu'en 1916 que Briquet et Cavillier sont parvenus à définir de façon acceptable le genre *Leucanthemum* en le fondant essentiellement sur des caractères carpologiques. Cette définition a été confirmée par les travaux ultérieurs de Heywood (1958) et Favarger (1966), si bien que le genre *Leucanthemum* doit être ainsi défini: «Akènes homomorphes, possédant 10 côtes microptériques pourvues de cellules myxogènes et à vallécules profondes renfermant chacune un volumineux canal excréteur. Cotylédons normalement transverses. Sac embryonnaire monosporique. Plantules dont la coiffe radiculaire possède un pigment anthocyanique rouge.»

Les mêmes difficultés se retrouvent à l'intérieur du genre *Leucanthemum* Adans. em. Briq. et Cav. où deux espèces collectives au moins rassemblent des taxa difficiles à distinguer, formant des séries polyploïdes parallèles et unis par des liens phylogéniques réticulés (Différenciation horizontale et verticale de Favarger, 1963 a), à savoir:

1. *Leucanthemum atratum* (Jacq.) sensu lato caractérisé par des akènes tous munis d'une coronule membraneuse;

2. *Leucanthemum vulgare* Lam. sensu lato dont les akènes du disque sont toujours nus et dont l'étude constitue le centre d'intérêt du présent travail.

Les taxa qui constituent cette dernière espèce collective sont également difficiles à distinguer, et ce n'est pas sans raisons que Rochel (1828, p. 3) ou Tenore (1831, p. 435) nomment un de leurs taxa *Chrysanthemum variabile*. De nombreux auteurs s'accordent pour relever l'extraordinaire variabilité et la complexité des marguerites: «Planta summopere ludens» dit Reichenbach (1854, p. 49); Briquet et Cavillier (1916, p. 94) parlent de «confusions inextricables», d'une synonymie «parmi les plus embrouillées que l'on puisse imaginer». Huter (1905, p. 405) avoue franche-

ment: «Wer in die Notwendigkeit versetzt wird, eine neue *Leucanthemum*-Art klarzustellen, kommt in eine nicht geringe Verlegenheit!»

1.1 Historique

Deux tendances ont contribué à la connaissance des *Leucanthemum*. L'une, analytique, mène à la découverte et à la description de nouvelles unités taxinomiques. Les premières diagnoses étaient très ambiguës, à commencer par celle du *Chrysanthemum Leucanthemum* de Linné (1737, p. 416), voire inexistantes. Par exemple, Salisbury (1796, p. 203) disait simplement de son *Chrysanthemum pratense:* «In horto sponte». Ceci reflète certainement l'idée que toutes les marguerites font partie d'une seule et même espèce. Mais les botanistes furent frappés de bonne heure par la variabilité de ces plantes et, comme elles sont très répandues, une foule d'espèces ont été décrites, souvent par des auteurs de flores locales ou régionales. Cependant, nous pensons que l'inventaire de tous les taxa européens n'est pas terminé. En 1960 encore, Mayer décrivait en Slovénie une sous-espèce *lithopolitanicum* de *C. atratum* Jacq.

La deuxième tendance, synthétique, vise à l'établissement de classifications. Etant donné l'ambiguïté des premières descriptions et le grand nombre de formes décrites, l'établissement d'une synonymie comme l'étude des correspondances et de la subordination des différents taxa posent des problèmes presque insolubles.

Les premières classifications étaient basées sur la morphologie seulement. Plus ou moins remarquables, elles sont toutes, par quelque aspect, artificielles (Favarger, 1959). Les plus importantes sont celles de Lessing (1832), Schulz-Bipontinus (1844), Fenzl (1853), Grenier et Godron (1850), Rouy (1903), Briquet et Cavillier (1916).

La classification des formes de Yougoslavie par Horvatič (1935) marque un progrès parce qu'elle s'appuie sur la méthode géographico-morphologique de v. Wettstein (1898).

La cytologie enfin est venue apporter son soutien à la systématique. Shimotomai (1938) étudie des *C. Leucanthemum* tétraploïdes provenant de jardins botaniques, mais aussi d'Allemagne et du Tyrol. Pólya (1950) signale la présence de diploïdes chez des *C. Leucanthemum* hongrois, Dowrick (1952), celle d'hexaploïdes dans du matériel provenant de jardins botaniques, Favarger (1959), celle d'octoploïdes en Italie du Nord, de décaploïdes dans les Alpes Maritimes (Favarger et Villard, 1965 b) et de dodécaploïdes dans les Pyrénées (Ibid.). La répartition des races chromosomiques se précise avec les travaux de Baksay (1956, 1957) dans les Tatra, Böcher et Larsen (1957) pour l'Europe septentrionale surtout, Gacek (1961, 1964) pour la Pologne, Polatschek (1966) pour les Alpes orientales, Mirkovič (1966) pour la Yougoslavie.

Peu à peu se dessine une classification conforme aux objectifs de la taxinomie moderne, c'est-à-dire qui mette en évidence les affinités naturelles des taxa, qui tienne compte de leur origine et soit une expression de leur développement dans l'espace et dans le temps.

1.2 Buts de notre étude

Ehrendorfer (1962) indique que beaucoup d'éléments très répandus dans la flore de l'Europe centrale sont des taxa jeunes qui doivent leur plasticité et leur richesse morphologique à leur origine par allopolyploïdie et hybridation, l'hybridation suivie d'introgression pouvant être importante aussi au niveau des diploïdes. Convaincu de la pertinence de ces remarques, nous avons essayé:

1. de préciser les affinités et le degré d'indépendance de différents taxa d'Europe centrale faisant partie de *L. vulgare* sens. lat.;
2. de proposer une hypothèse cohérente concernant leur origine;
3. de préciser leurs relations avec des taxa voisins appartenant en particulier à *L. atratum* (Jacq.) sens. lat.;
4. de vérifier si une introgression, cause de variabilité, est possible
   a) au niveau des diploïdes (avec *L. Halleri* et *L. rotundifolium)*,

b) au niveau des polyploïdes (avec *L. coronopifolium)*;

5. de définir, pour ces taxa, un statut taxinomique valable.

1.3 Méthodes d'approche

Pour tenter de résoudre ces problèmes, nous nous sommes fondé:

1. sur une étude morphologique des taxa existant en Suisse;
2. sur un programme d'hybridations entre les diverses races chromosomiques;
3. sur l'étude d'hybrides naturels;
4. sur l'étude cytologique des parents et des hybrides (étude de l'appariement à la méiose);
5. sur la répartition géographique des taxa, révélée par des numérations chromosomiques de plantes récoltées dans la nature;
6. sur l'écologie des taxa.

Pour les deux derniers points, nous nous basons essentiellement sur les travaux de Favarger (1959), Favarger et Villard (1965) et Polatschek (1966), auxquels nous avons pu apporter quelques compléments.

1.4 Nomenclature

Pour la clarté de notre exposé, nous indiquons ici les noms que nous utilisons pour les différents taxa dont il est question dans le présent travail. Pour les taxa de l'espèce collective *L. atratum* (Jacq.) sens. lat., nous admettons les conclusions de Polatschek (1966) et la nomenclature utilisée dans une publication précédente (Villard, 1968). Pour les taxa de *L. vulgare* sens. lat., les raisons de notre choix, sa justification, seront exposées dans le chapitre 6 où se trouvera également la synonymie.

	L. vulgare sens. lat.	*L. atratum* sens. lat.	Divers
2×	*L. praecox* Horvatič var. *praecox* var. *autumnale* (St-Amans) var. *alpicola* (Gremli)	*L. Halleri* (Sut.) Polat.	*L. rotundifolium* (W.K.) D.C. etc.
4×	*L. vulgare* Lam.		
6×	*L. adustum* (Koch) Gremli	*L. coronopifolium* Vill. *L. atratum* (Jacq.) Polat.	
8×	*L. heterophyllum* (Willd.) D.C. *L. cuneifolium* Legrand		

2. Morphologie

2.1 Méthodes

Le but de notre étude morphologique a été la recherche de critères permettant de distinguer à coup sûr les divers taxa composant *Leucanthemum vulgare* Lam. sens. lat. Nous avions rêvé d'une

analyse typologique qui eût permis de grouper de façon purement objective les échantillons en unités que nous aurions comparées ensuite à celles définies grâce à la cytologie. Faute de pouvoir réaliser une telle étude dont l'intérêt reste intact et dont nous pensons qu'elle confirmera les conclusions de ce chapitre, nous avons cherché une méthode qui permît d'éliminer autant que possible les erreurs de jugement. Nous avons premièrement réparti nos échantillons d'herbier selon les diverses races chromosomiques en ajoutant aux témoins des comptages effectués, soit par Favarger soit par nous-même, des échantillons provenant des mêmes populations ou encore provenant d'autres stations, mais que leur morphologie rapprochait des premiers.

Une fois ce classement fait, nous avons étudié la constance et la variabilité de certains caractères choisis soit parce qu'ils étaient précédemment utilisés dans les flores, soit parce que nous pensions qu'ils pouvaient être des critères distinctifs. Nous estimons en effet qu'il est très important de bien connaître le comportement d'un caractère morphologique avant de l'utiliser pour une analyse typologique. Nous avons considéré comme de «bons caractères» ceux qui, constants dans un ou plusieurs taxa, permettent de les différencier les uns des autres, et comme de «mauvais caractères» ceux qui sont variables dans un même taxon ou bien se présentent chez tous les individus de l'espèce collective. Les échantillons que nous avons étudiés sont déposés à l'Institut de botanique de Neuchâtel. On en trouvera la liste au chapitre 64.

Remarque: La forme et la grandeur des feuilles d'un même pied de marguerite varient beaucoup mais de façon continue, du bas vers le haut de la tige. Dans notre étude et nos descriptions, nous appelons *feuilles inférieures* celles de la base de la tige qui, longuement pétiolées et identiques à celles des rejets stériles, sont parfois desséchées à l'anthèse; *feuilles moyennes*, la première feuille nettement sessile et les suivantes immédiates; *feuilles supérieures*, les ultimes, étroites et parfois presque réduites à l'état de bractées.

2.2 Caractères étudiés

1. *La hauteur de la tige* est déterminée essentiellement par les facteurs écologiques de la station. Si, dans l'ensemble, la var. *alpicola* est caractérisée par des individus de petite taille, on peut trouver des échantillons atteignant 30 et même 40 cm. Cultivées en pleine terre au jardin botanique, ces plantes ont marqué un net accroissement de grandeur. Les *L. adustum* sont généralement assez élevés, pouvant atteindre 70 cm. Cependant, il n'est pas rare de rencontrer des individus rabougris, surtout en altitude, à la limite supérieure de l'aire de distribution, individus que l'on pourrait confondre avec des échantillons de la var. *alpicola*. Si les diploïdes de la var. *autumnale* ont généralement plus de 50 cm, il n'est pas difficile de trouver des plantes très réduites. Nous avons trouvé des individus de la var. *praecox* comme de *L. vulgare* Lam. dont les tailles s'échelonnent entre 12 et 70 cm. De même, les échantillons de *L. heterophyllum* que nous avons étudiés avaient de 20 à 80 cm environ.

2. *La pilosité de la tige* est très variable et ne peut servir de caractère taxinomique. Il est vrai que les hexaploïdes sont le plus fréquemment pubescents, voire poilus à hérissés, surtout à la base de la tige, et que les diploïdes sont généralement glabres. L'examen de 20 échantillons par taxon, pris au hasard, nous a donné les résultats représentés à la figure 1.

3. *Le nombre de capitules par hampe florale* a été utilisé par de nombreux auteurs qui opposent des taxa groupant des plantes monocéphales à d'autres dont les représentants sont le plus souvent polycéphales. Gremli (1898) dit de son *L. vulgare* var. *alpicolum:* «...monocéphale...», Willdenow (1800) de son *C. heterophyllum:* «caulis... simplex uniflorus...», Favarger (1959) de *C. montanum:* «...à tiges presque toujours monocéphales.» Saint-Amans (1821) dit de sa variété *autumnale*: «tige rameuse», Horvatič (1963) de *L. praecox*: «Caulis valde ramosus, rarius parce ramosus vel simplex...» et Lamarck (1778) de *L. vulgare:* «...tige ...quelquefois

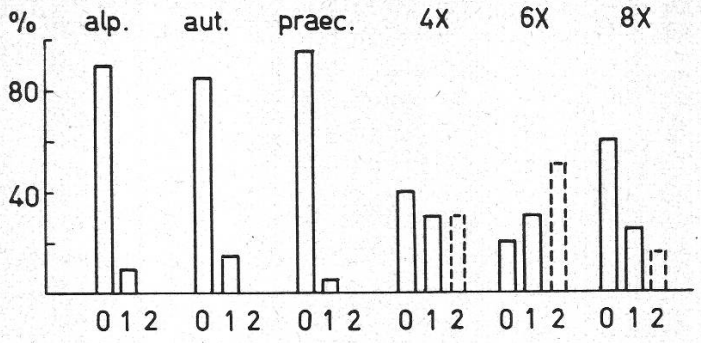


Figure 1

Pilosité de la tige. 0 tige glabre, 1 tige légèrement pubescente, 2 tige pubescente à hérissée

simple mais plus ordinairement branchue...». On pourrait multiplier les exemples qui montrent que presque tous les auteurs qualifient de monocéphales les *L. praecox* var. *alpicola*, *L. adustum*, *L. heterophyllum* et *L. cuneifolium*.

Nous avons examiné 20 échantillons par taxon, pris au hasard. Nos résultats sont réunis dans la figure 2 qui montre que:

a) Les plantes monocéphales sont fréquentes chez *L. adustum*, *L. heterophyllum* et *L. praecox* var. *alpicola*. (Nous n'avons d'ailleurs jamais vu de plantes polycéphales appartenant à cette dernière variété);

b) *L. praecox* var. *autumnale* possède le plus souvent des tiges rameuses;

c) *L. praecox* var. *praecox* et *L. vulgare* sont des taxa groupant des individus des deux types. Nous avons constaté dans la nature que, dans les endroits défavorables (talus, bard de chemin, orée d'un bois, etc.), les diploïdes de cette variété comme les tétraploïdes sont souvent de taille plus petite et monocéphales. De même, des plantes broutées peuvent devenir secondairement polycéphales.

Ce caractère doit donc être utilisé avec prudence et discernement.

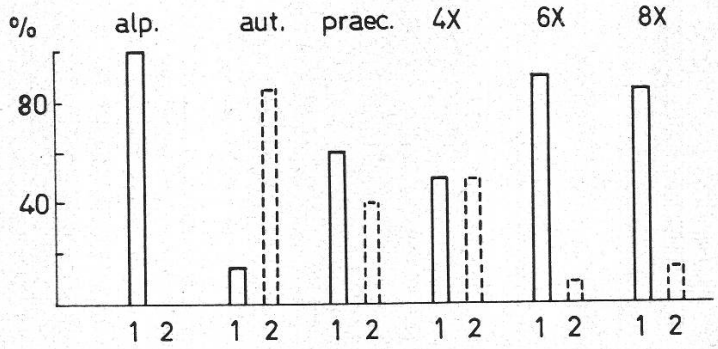


Figure 2

Nombre de capitules par hampe florale. 1 tige monocéphale, 2 tige polycéphale

4. *Le nombre de fleurs par capitule* est sans rapport avec le degré de polyploïdie. Sur 10 plantes par taxon, cultivées dans des conditions indentiques au jardin botanique depuis plus d'un an, nous avons compté les nombres suivants:

L. praecox var. *alpicola:*	211 à 489 fleurs en tube
L. praecox var. *autumnale:*	360 à 617 fleurs en tube
L. praecox var. *praecox:*	106 à 534 fleurs en tube
L. vulgare:	200 à 507 fleurs en tube
L. adustum:	243 à 751 fleurs en tube
L. heterophyllum:	318 à 529 fleurs en tube

Pour savoir dans quelle mesure le nombre de fleurs dépend du diamètre du capitule, nous avons calculé la corrélation de ces grandeurs dans des diploïdes de la var. *praecox* provenant des environs de Neuchâtel et des tétraploïdes pris dans des populations voisines des premières.

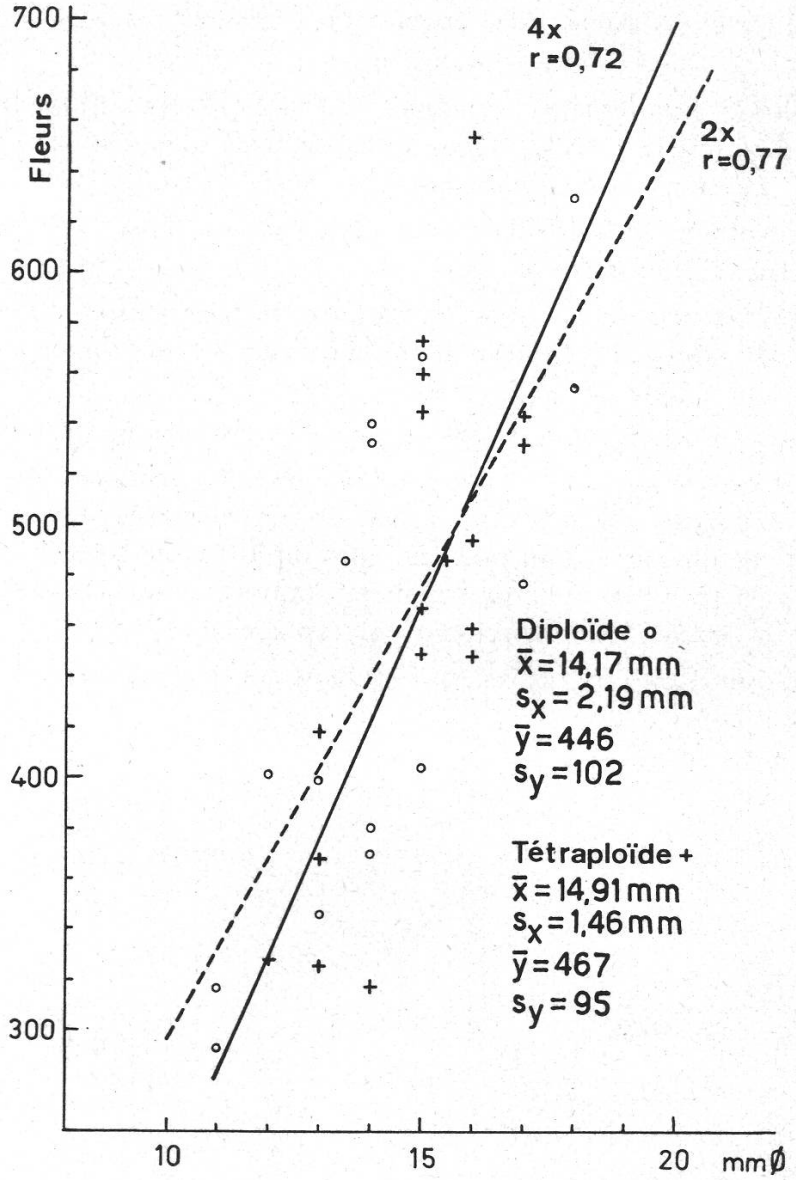


Figure 3

Relations entre nombre des fleurs et diamètre du disque chez *L. praecox* var. *praecox* diploïde et *L. vulgare* tétraploïde

Les résultats de notre enquête sont représentés dans la figure 3.

a) Les diamètres du disque sont sensiblement les mêmes pour les deux taxa. Pour les diploïdes, la moyenne vaut 14,17±2,19 mm, pour les tétraploïdes 14,91±1,46 mm.

b) Le nombre de fleurs par capitule est sensiblement le même. Chez les diploïdes testés, il vaut en moyenne 446±102, chez les tétraploïdes, 467±95.

c) Comme on pouvait s'y attendre, il existe une corrélation entre nombre des fleurs et grandeur du disque. Le coefficient de corrélation vaut 0,77 pour les diploïdes, 0,72 pour les tétraploïdes.

d) Les droites de régression de Y en X sont très proches pour les 2 échantillons. La pente un peu plus forte pour le tétraploïde traduit le fait que celui-ci a des fleurs relativement plus petites que les diploïdes (résultat inattendu!).

5. *Les formes des feuilles caulinaires* sessiles (moyennes et supérieures), peuvent être classées en 3 catégories: 1. oblongues, 2. lancéolées avec la plus grande largeur dans la moitié inférieure du limbe, 3. oblancéolées. La répartition de ces caractères dans les différents taxa ne permet aucune distinction, comme le montre un essai portant sur 20 échantillons de chaque taxon (voir figure 4).

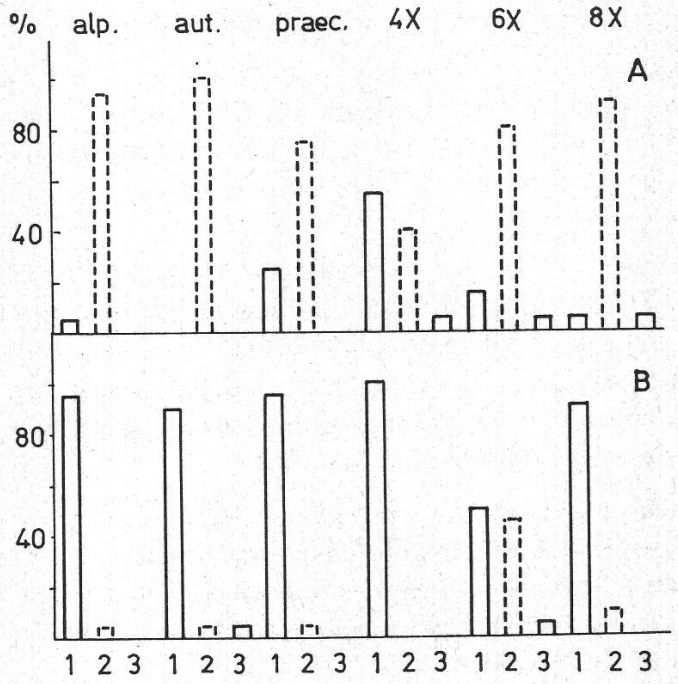


Figure 4

Forme des feuilles caulinaires (A feuilles supérieures, B feuilles moyennes). 1 feuilles oblongues; 2 feuilles lancéolées, la plus grande largeur étant située dans la moitié inférieure du limbe; 3 feuilles oblancéolées

Les feuilles inférieures des hexaploïdes et octoploïdes sont le plus souvent rétrécies insensiblement en un long pétiole alors que celles des tétraploïdes et diploïdes sont généralement contractées assez brusquement. Cependant des exceptions et des transitions rendent impossible l'utilisation de ces caractères. La forme en revanche fournit un critère permettant la distinction des *L. adustum* et *L. heterophyllum* (voir plus bas).

6. *La forme des feuilles radicales* fournit un critère utile pour la distinction de *L. heterophyllum* des autres taxa, de *L. adustum* en particulier. Il faut prendre garde au fait que les feuilles radicales sont souvent desséchées à l'anthèse (voir p. 105). Elles sont généralement longuement pétiolées, avec un limbe obové-spatulé, cunéiforme ou encore lancéolé-oblong. Nous avons réparti des échantillons choisis au hasard dans ces 3 catégories et obtenu le tableau 1.

Tableau 1

Forme des feuilles radicales chez *Leucanthemum vulgare* sens. lat.

	obovées-spatulées	cunéiformes	lancéolées-oblongues	Echantillons étudiés
L. praecox var. *alpicola*	18	2	0	20
L. praecox var. *autumnale*	14	6	0	20
L. praecox var. *preacox*	22	8	0	30
L. vulgare	29	1	0	30
L. adustum	16	3	1	20
L. heterophyllum	1*	1	28	30

L. heterophyllum possède presque toujours des feuilles inférieures lancéolées ou oblongues (le seul individu, marqué *, à feuilles obovées-spatulées, est un peu aberrant et provient du Tyrol du Sud), alors que les autres taxa ont ces mêmes feuilles obovées-spatulées ou cunéiformes.

Comme Persoon (1807) qui l'appelait *C. lanceolatum*, Willdenow (1800) qui a décrit cette espèce, lui attribue des feuilles lancéolées, suivi en cela par la majorité des auteurs qui ont décrit ce taxon. Pourtant Gaudin (1829) dit qu'elle possède des feuilles radicales spatulées alors que le reste de sa description comme les localités indiquées (In Pedemontanis subalpinis umbrosis) et la synonymie montrent bien qu'il s'agit de *C. heterophyllum* Willd.

7. *La largeur relative des feuilles moyennes* nous avait semblé un critère utile à la distinction des octoploïdes et hexaploïdes d'une part, des tétraploïdes de l'autre. Nous avons calculé le rapport *largeur : longueur* de 3 feuilles moyennes de 20 individus par taxon. Les moyennes de ces 3 rapports sont représentées à la figure 5, groupées en classes dont l'intervalle vaut 5 %.

Si les feuilles des tétraploïdes sont en général les plus larges (moyenne pour 20 individus: $\bar{x} = 28{,}8\,\%$) et celles des octoploïdes les plus étroites (moyenne: $\bar{x} = 14{,}75\,\%$), il existe un domaine de recouvrement (entre 15 et 20 %) si bien que le critère n'est pas absolu et ne doit être utilisé qu'avec prudence.

Nous avons testé nos résultats en calculant moyenne et écart type d'une nouvelle série de 20 individus de chaque taxon polyploïde. Les valeurs obtenues sont très proches des premières:

octoploïdes: $\bar{x} = 13{,}94\,\%$ $s_x = 4{,}05\,\%$
hexaploïdes: $\bar{x} = 17{,}35\,\%$ $s_x = 3{,}24\,\%$
tétraploïdes: $\bar{x} = 24{,}63\,\%$ $s_x = 7{,}63\,\%$

(Comparer avec les valeurs indiquées sur la figure 5.)

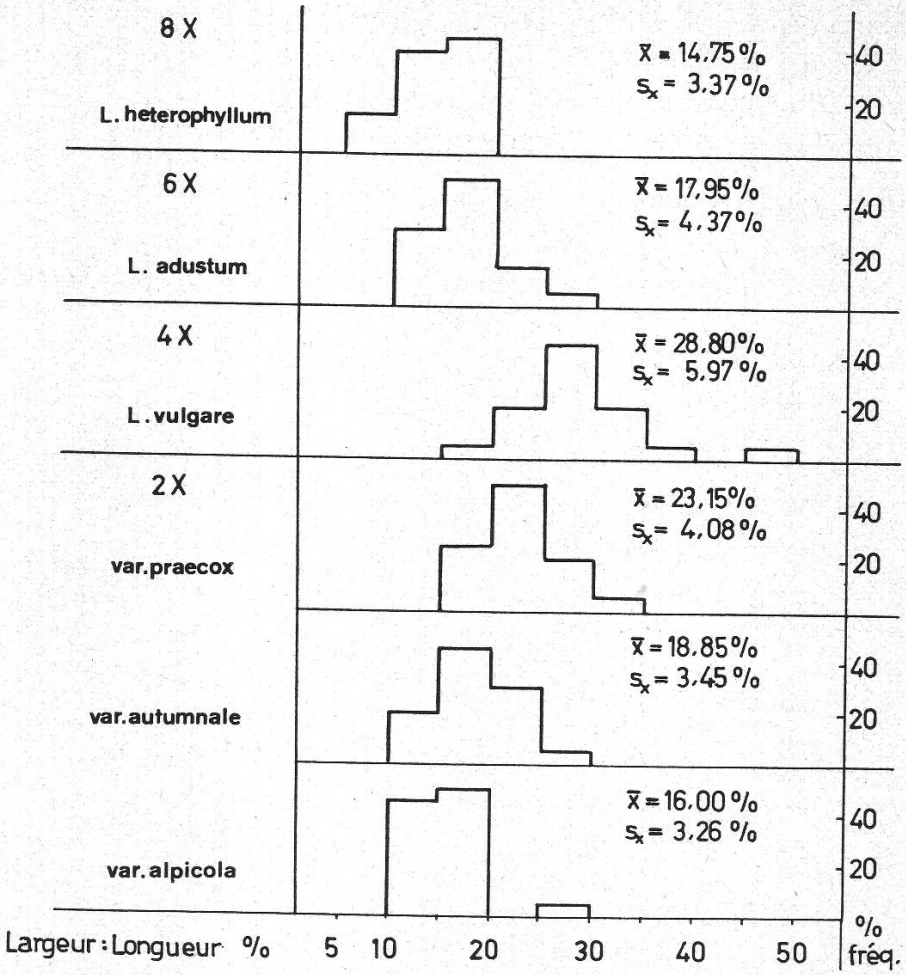


Figure 5

Largeur relative des feuilles caulinaires moyennes chez *L. vulgare* s. l. Les proportions largeur : longueur sont groupées en classes dont l'intervalle vaut 5 %

8. *Dessiccation des feuilles radicales*

Les feuilles radicales sont souvent desséchées à l'anthèse, recroquevillées ou même détruites. La figure 6 montre que *L. heterophyllum* et *L. praecox* var. *autumnale* ont

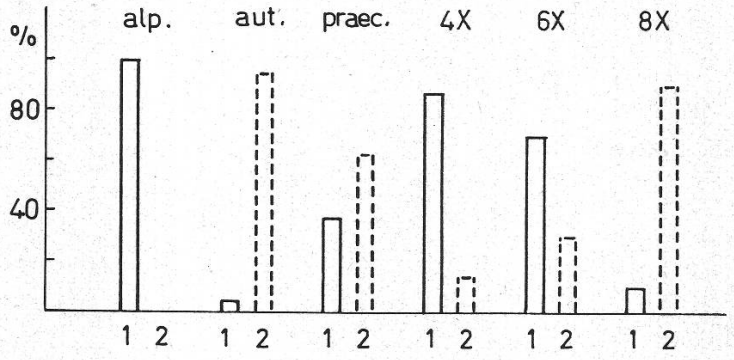


Figure 6

Feuilles radicales: 1 présentes à l'anthèse, 2 desséchées et recroquevillées ou détruites à l'anthèse. Nombre d'échantillons étudiés: 30 pour praec. et 4 ×, 20 pour les autres

presque toujours des feuilles radicales desséchées, alors que *L. praecox* var. *alpicola* possède toujours des feuilles radicales vertes. Ce critère est intéressant, mais il doit être utilisé avec prudence vu que les 2 possibilités existent chez *L. adustum* en particulier, avec lequel on a souvent confondu, soit la var. *alpicola*, soit *L. heterophyllum*.

9. *Dimensions, forme et disposition des dents des feuilles*

Parmi les formes à feuilles plus ou moins laciniées réunies par Horvatič (1935) dans sa ssp. *praecox*, nous avons constaté que certains individus pouvaient avoir des

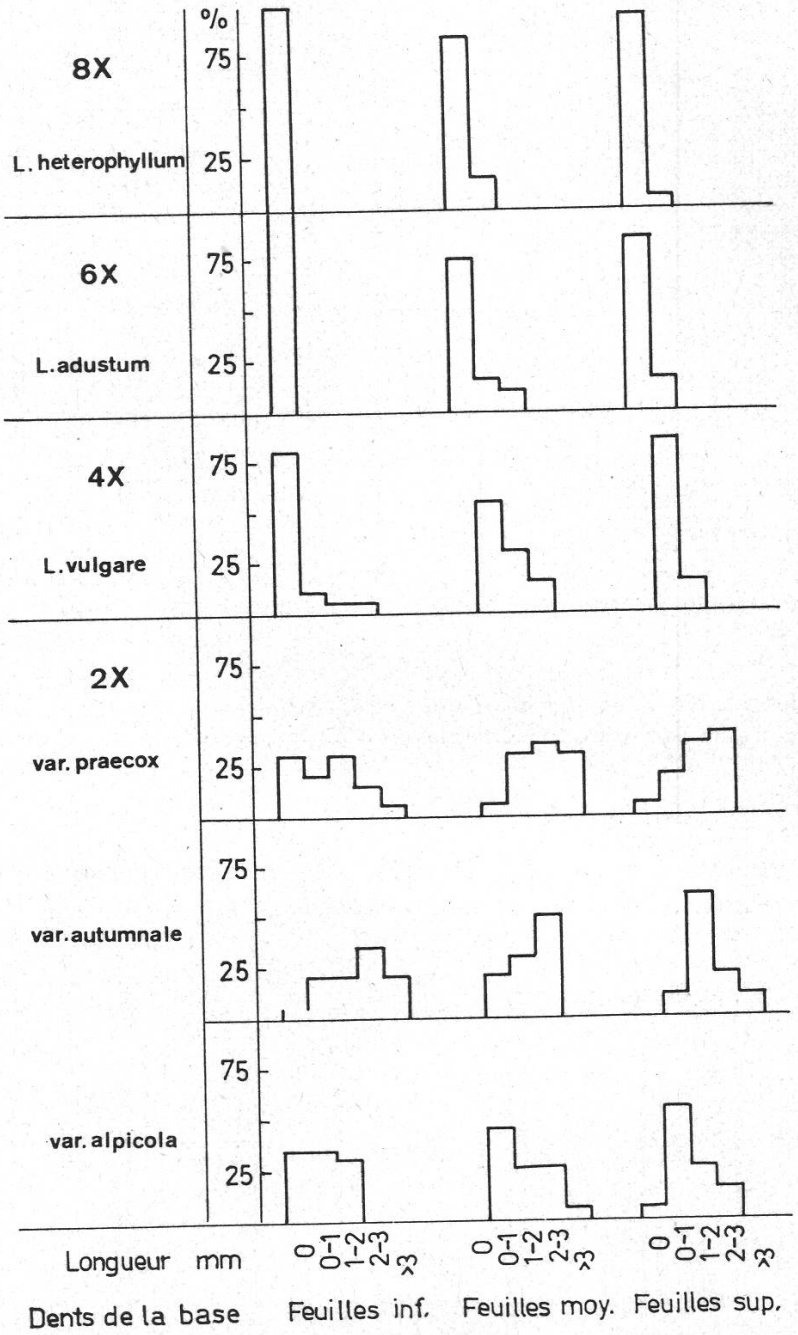


Figure 7

Longueur des dents de la base des feuilles. En ordonnée, les fréquences relatives des individus (20 par taxon). En cas de variation d'une feuille à l'autre, la valeur la plus fréquente pour l'individu est seule retenue

feuilles très laciniées, à lobes profonds et lobés à leur tour, que d'autres en revanche possédaient des feuilles moins découpées, à dents simples. D'autre part, nous avons été frappé par la serrature régulière des feuilles de *L. heterophyllum*. Entre ces deux groupes, les tétraploïdes et hexaploïdes nous paraissaient plus variables.

Les *L. heterophyllum* ont des dents serrées, régulièrement espacées alors que les *L. praecox* ont des dents moins serrées, espacées irrégulièrement. Malheureusement, il est difficile d'exprimer ces variations de façon purement objective: le nombre de

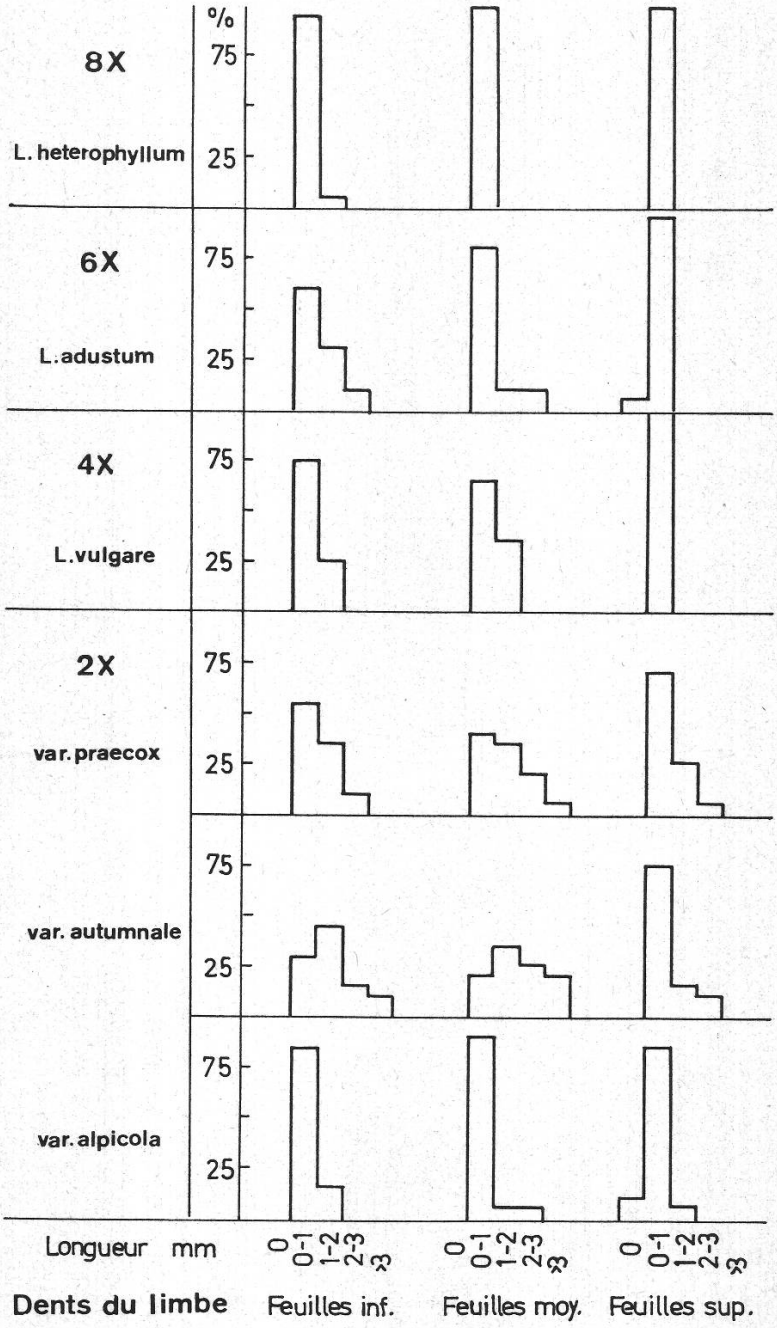


Figure 8

Longueur des dents (ou lobes) du limbe foliaire. En ordonnée, les fréquences relatives des individus (20 par taxon). Les mesures ont été faites dans la région médiane du limbe

dents par feuille dépend de la grandeur de celle-ci et le nombre de dents par unité de longueur est variable car les dents sont progressivement décroissantes du milieu du limbe au sommet.

Böcher et Larsen (1957) indiquent très justement pour les diploïdes: «base des feuilles supérieures pennatifide mais pas très régulièrement dentée» et pour les tétraploïdes: «non ou à peine pennatifides à la base». Il nous a paru intéressant de savoir quelle était la proportion de tétraploïdes possédant des feuilles pennatifides à la base.

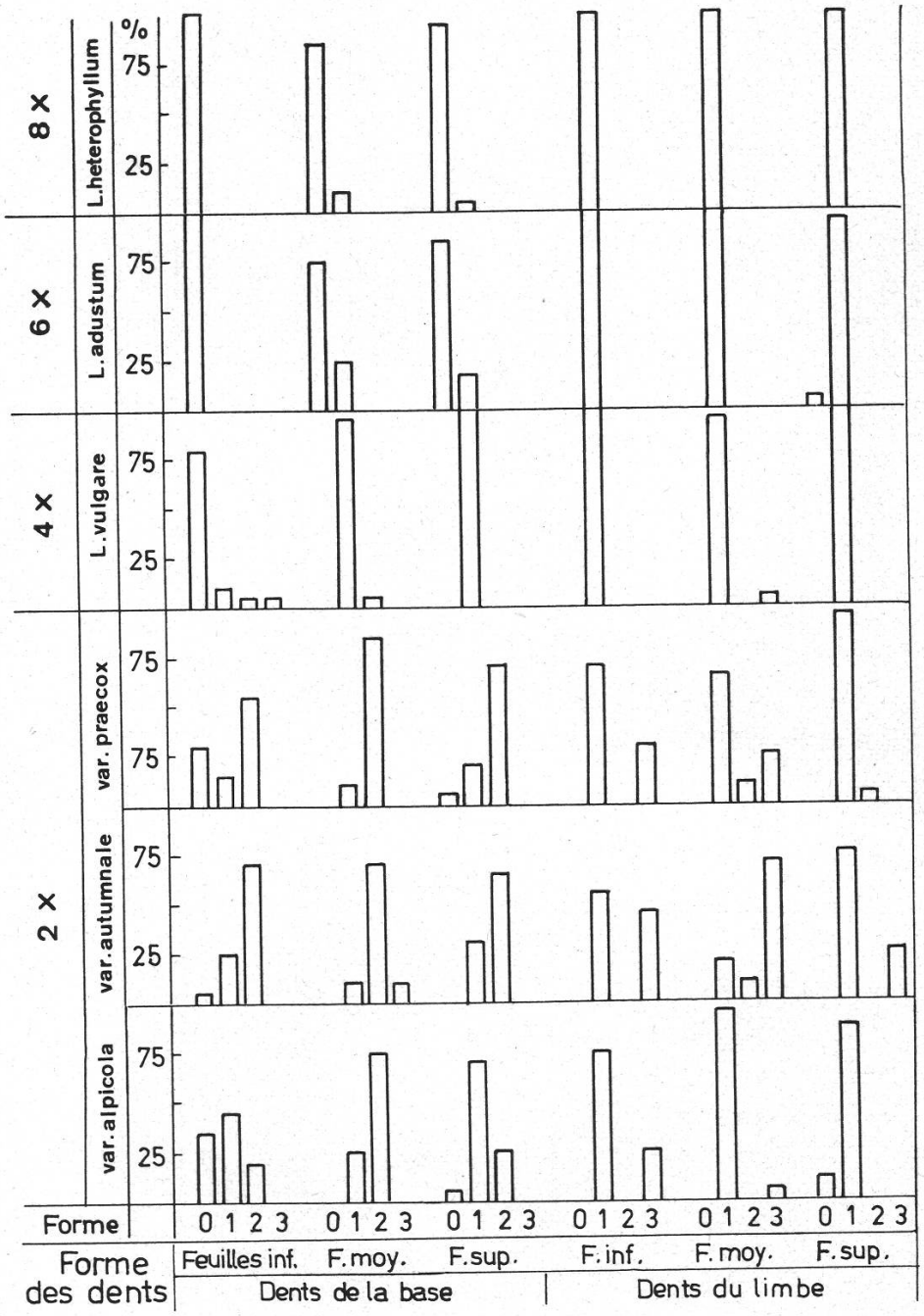


Figure 9

Forme de dents (ou lobes) des feuilles. 0 dents nulles, 1 dents ou lobes simples et dirigés en avant, 2 dents ou lobes simples et écartés, 3 lobes lobés ou dentés. 20 individus ont été étudiés par taxon

Nous avons d'abord étudié brièvement la *longueur des dents* de la base et celle des dents du limbe de la feuille. La figure 7 montre que les feuilles moyennes et supérieures des hauts polyploïdes (8 x et 6 x) sont en général dépourvues de dents à la base, alors que les diploïdes et les tétraploïdes en ont presque toujours. Ce caractère intéressant n'est toutefois pas absolu.

Si les var. *autumnale* et *praecox* ont les plus profondes découpures du limbe, elles peuvent avoir aussi des feuilles simplement dentées, à dents courtes (moins de 1 mm) (fig. 8). La longueur des dents du limbe est un mauvais caractère qui ne permet aucune discrimination entre les taxa. *La forme des dents* (fig. 9) fournit des caractères intéressants bien que non absolus. Les diploïdes *autumnale* et *praecox* ont souvent le limbe des feuilles moyennes et supérieures à lobes dentés alors que les autres taxa n'ont que des lobes ou dents simples.

La figure 9 montre aussi que les diploïdes ont généralement à la base des feuilles moyennes des dents écartées; les tétraploïdes ont des dents dirigées en avant; les autres taxa sont totalement dépourvus de dents.

Remarque: La forme des dents de la base, combinée à la forme de l'attache, fournit un caractère utile à la détermination (p. 110).

10. *Largeur relative des dents des feuilles moyennes*

Nous avons longtemps cherché un critère permettant la distinction des *L. vulgare* tétraploïdes et des diploïdes de la var. *praecox* qui peuvent parfois se ressembler beaucoup. Nous avons trouvé que la largeur relative des dents des feuilles moyennes (les premières sessiles), mesurée au point où la feuille est la plus large ou, si la feuille est oblongue, dans la partie médiane du limbe, fournit, un critère utile dans la majorité des cas (fig. 10). Les tétraploïdes ont le plus souvent ces dents plus larges que longues; les diploïdes de la var. *praecox* les ont plus longues que larges, sauf chez quelques individus chétifs dont les dents se réduisent.

11. *Feuilles moyennes (sessiles): forme de la base et des dents de la base*

Favarger (1959) indiquait une différence importante dans la forme des feuilles caulinaires des diploïdes et tétraploïdes d'une part, des hexaploïdes de l'autre. Si les

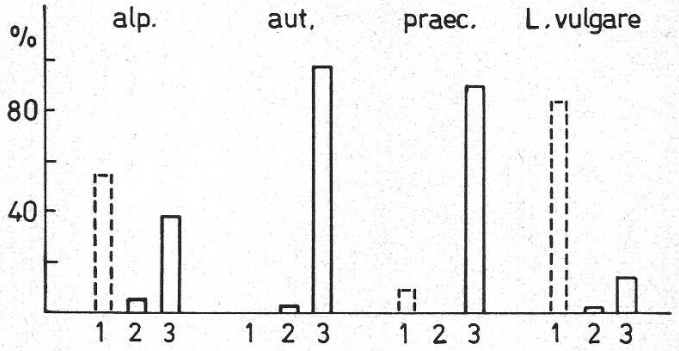


Figure 10

Largeur relative des dents de la partie médiane des feuilles moyennes. 1 dents plus larges que longues, 2 dents aussi larges que longues, 3 dents moins larges que longues.
En ordonnée, fréquences relatives des individus. Nombre d'échantillons étudiés: alp. 33, aut. 40 praec. et *L. vulgare* 50

premiers possèdent en général une base élargie, embrassante, et des oreillettes, les seconds ont le plus souvent une base non élargie et sont dépourvus d'oreillettes. Enfin, les premiers possèdent souvent des dents plus ou moins longues à la base.

L'examen de nos échantillons d'herbier nous a montré que ces règles souffraient des exceptions. Nous avons donc jugé utile de tester la valeur taxinomique de ces caractères.

Nous avons classé les formes de la base des feuilles caulinaires moyennes en 4 catégories:

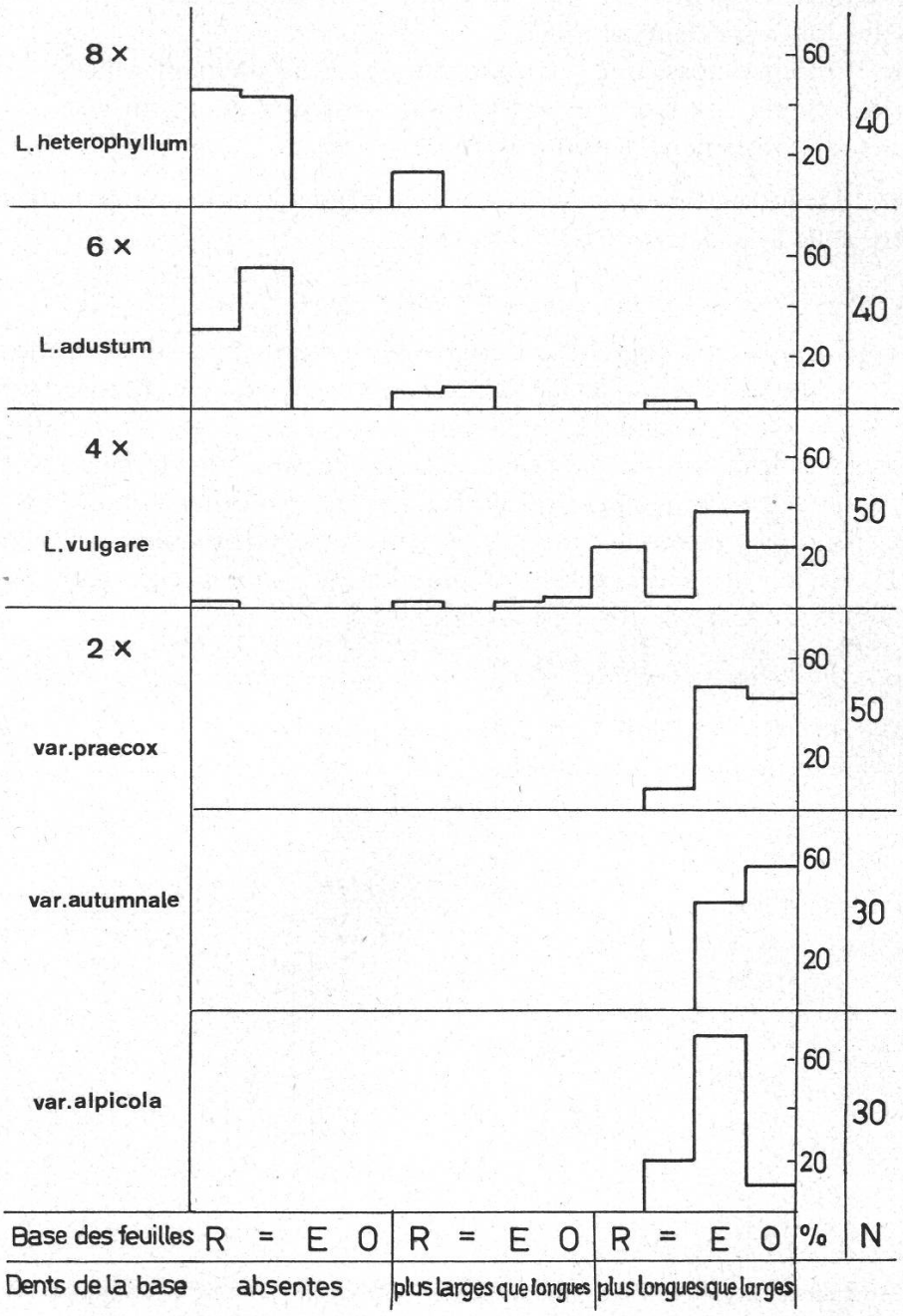


Figure 11

Feuilles moyennes (sessiles): forme de la base et des dents de la base. Explications dans le texte

R : Base de la feuille rétrécie
= : Base ni rétrécie, ni élargie
E : Base élargie, mais dépourvue d'oreillettes
0 : Base embrassant la tige par 2 oreillettes.

Pour la forme des dents de la base de la feuille, nous avons prévu 3 catégories:
0 : Pas de dents à la base
1 : Présence de dents plus larges ou aussi larges que longues
2 : Présence de dents plus longues que larges.

Il est apparu entre ces caractères une corrélation intéressante, représentée à la figure 11. En plus des symboles ci-dessus, on y trouve dans la colonne N le nombre des individus étudiés dans chaque taxon, et le pour-cent des individus de chaque catégorie.

La base des feuilles caulinaires moyennes des *L. adustum* et *L. heterophyllum* est soit rétrécie soit égale, mais jamais élargie. De plus, elle est dépourvue de dents ou, plus rarement, munie de dents plus larges que longues.

La base des feuilles caulinaires moyennes des *L. praecox* est généralement élargie, souvent pourvue d'oreillettes (sauf dans la var. *alpicola)*, plus rarement égale. De plus, elle possède toujours des dents plus longues que larges.

Les *L. vulgare* sont intermédiaires mais plus près de *L. praecox* que des autres polyploïdes. Si, dans la plupart des cas, les feuilles caulinaires moyennes des tétraploïdes sont munies à la base de dents plus longues que larges, quelques individus font exception. Enfin, la base de la feuille n'est pas toujours élargie. Elle n'était munie d'oreillettes que dans 24% des tétraploïdes étudiés.

La combinaison de ces deux caractères (forme de l'attache et forme des dents de la base des feuilles moyennes) permet donc dans la majorité des cas de séparer les *L. heterophyllum* et les *L. adustum* d'une part, des *L. vulgare* et *L. praecox* d'autre part.

12. *Dimensions de cellules épidermiques*

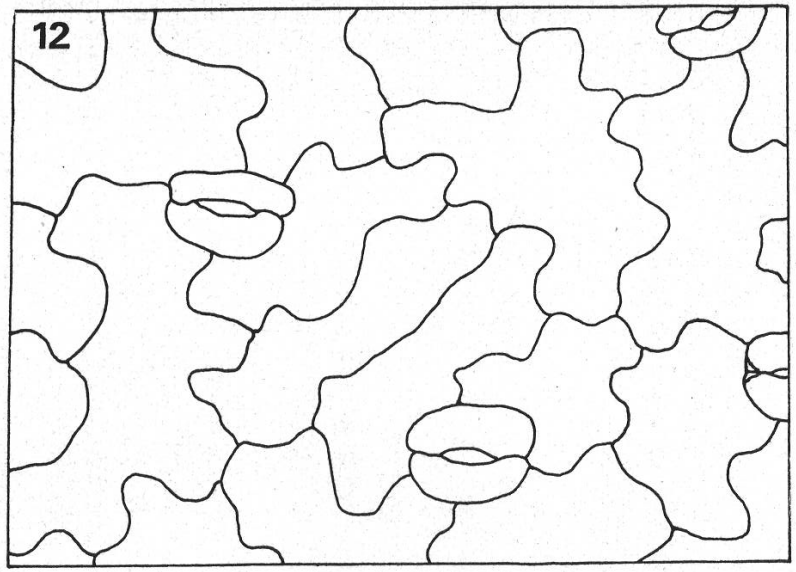
Nous avons dessiné à la chambre claire des fragments d'épiderme prélevés sur nos échantillons d'herbier et éclaircis au lactophénol selon la méthode indiquée par Brandt (1961). Après chauffage dans le lactophénol, des lambeaux d'épiderme peuvent assez facilement être détachés avec une pince fine.

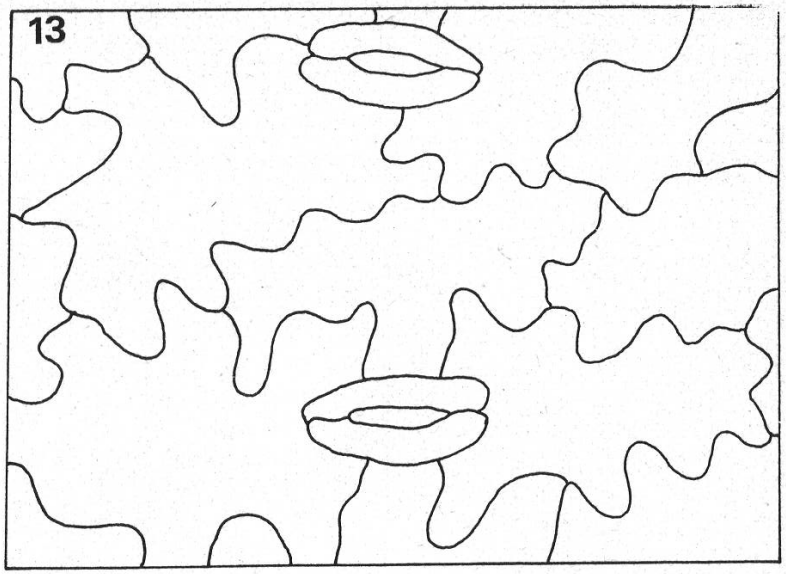
Nous espérions que le nombre de cellules par unité de surface arbitrairement choisie nous permettrait de trouver un critère utile à la détermination du degré de polyploïdie. Nous avons étudié:

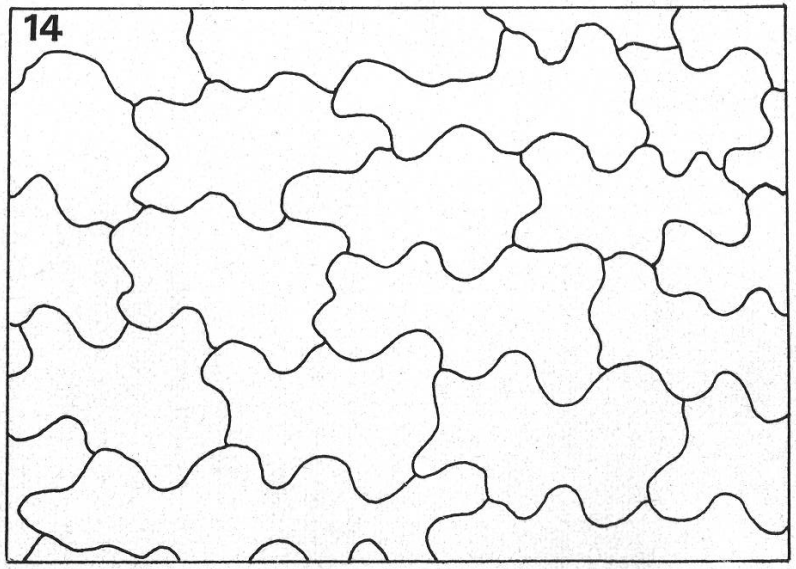
1. *Les cellules épidermiques des feuilles* au voisinage de la nervure principale. Ces cellules ont un contour très sinueux (fig. 12–13) et une taille très variable. Elles sont plus grandes à la face supérieure qu'à la face inférieure de la feuille, plus grandes à la base qu'au sommet, généralement plus grandes, dans des régions correspondantes, sur les feuilles inférieures que sur les feuilles supérieures.

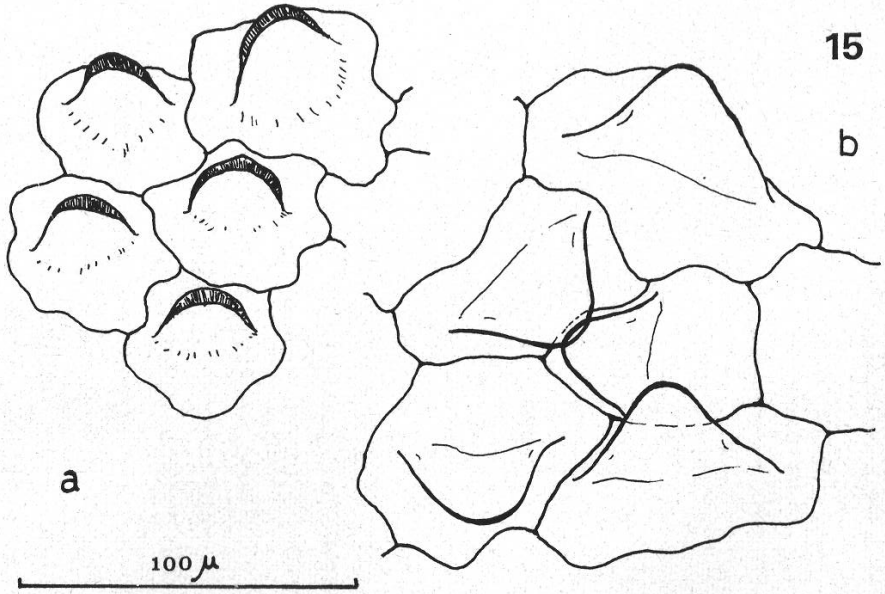
2. *Les stomates*. Les mêmes remarques sont valables pour les stomates aussi.

3. *Les cellules épidermiques des ligules*, choisies dans la région de la ligne médiane longitudinale. Les cellules de la face inférieure ressemblent à celles des feuilles (fig. 14).


12


13


14


15
a
b
100 μ

Celles de la face supérieure ont un contour plus régulier. Elles possèdent des papilles coniques de grandeur variable: plus petites dans la région du sommet, plus grandes et semble-t-il moins rigides vers la base de la corolle (fig. 15). La taille des cellules épidermiques des ligules varie avec l'âge de la fleur. D'autre part, comme les cellules épidermiques des feuilles, elles sont plus grandes vers la base que vers le sommet.

A ces variations qui, dans l'ensemble, concordent avec celles observées par Schwanitz (1952) viennent se superposer des variations individuelles qui tiennent à l'état de maturité de l'échantillon au moment de la récolte, peut-être au degré de dessication et même aux conditions écologiques de la station où croissait l'individu. Nous avons remarqué que des plantes rabougries ont en général des cellules d'une taille inférieure à la normale.

Mehra et alii (1956) ont trouvé plus grands les stomates de *C. Leucanthemum* diploïdes (longueur 27 à 29 μ) que de tétraploïdes (19 à 21 μ). D'après les valeurs indiquées, la taille des stomates fournirait un bon critère de distinction. Cependant, ces auteurs n'indiquent pas le nombre de leurs mesures, ni combien d'échantillons elles concernent. D'autre part, ils disent que les ligules de leurs diploïdes sont jaunes et donnent pour les longueurs des akènes des valeurs si aberrantes (jusqu'à 1 cm de long pour les diploïdes et 2 cm pour les tétraploïdes) que nous ne sommes pas sûr. soit de l'indentification de leur matériel, soit de leurs mesures.

D'après nos observations, la taille de cellules épidermiques ne peut servir de caractère distinctif chez *L. vulgare* sens. lat.

13. *Pappus*

Un caractère utilisé par de nombreux auteurs pour la délimitation de sous-espèces, d'espèces ou même de genres, est la présence ou l'absence de pappus ou coronule sur les akènes, soit des fleurs du disque, soit des fleurs ligulées. En opposition à un genre *Chrysanthemum* à fruits tous dépourvus de coronule, Haller (1742) distinguait le genre *Pyrethrum* à la présence d'une coronule sur tous les akènes. Lessing (1832) réunissait dans un genre *Phalacrodiscus* des plantes ne possédant de coronule que sur les akènes de la périphérie. De Candolle (1837) dit de son *Leucanthemum ircutianum:* «Simile *L. vulgari*, sed pappo radii diversum.»

Plusieurs auteurs ont cependant été frappés par le manque de constance de ce caractère lorsqu'il concerne les akènes périphériques et par l'aspect artificiel des

Figure 12

L. vulgare Lam. Epiderme inférieur, près du sommet d'une feuille moyenne. Lactophénol

Figure 13

L. vulgare Lam. Epiderme inférieur, près de la base de la même feuille moyenne. Lactophénol

Figure 14

Epiderme inférieur de la base d'une ligule de *L. vulgare* Lam. Lactophénol

Figure 15

L. vulgare Lam. Epiderme supérieur d'une ligule. a) près du sommet, b) près de la base. Les papilles sont repliées en tous sens sous la pression du couvre-objet. Lactophénol

classifications dont il est le fil conducteur. A propos de *Chrysanthemum Leucanthemum*, Fries (1846, p. 186) dit catégoriquement: «Distinctio Leucanthemorum e pappo fallax est». Visiani (1847), à propos de son *Chrysanthemum Leucanthemum* qui comprend aussi des taxa illyriens et croates écrit: «Pappum in Chrysanthemis eadem de causa ac in Anthemidibus parvi faciendum esse, nec speciebus, ne dicam generibus, discriminandis sufficere, evidenter mihi patuit ex repetita observatione in floribus radii *C. Leucanthemi*, in quo, non una vice, sed saepius in una eademque planta et non raro in eodem capitulo, inveni achenia radii nunc papposa nunc calva.»

Petermann (1844) décrivait des espèces *(Chrysanthemum auriculatum* et *C. affine)* caractérisées par la forme et la grandeur de leur pappus. Cinq ans plus tard (1849), cet auteur a modifié sa façon de voir. Il dit à propos de son *Chrysanthemum Leucanthemum:*

«Bei dieser Gattung ist ebenfalls die Fruchtkrone bei einer und derselben Art veränderlich, und es können allein nach dem Mangel oder Vorhandensein oder der Gestalt der Fruchtkrone nicht einmal die Arten geschieden, viel weniger Untergattungen oder gar Gattungen gekennzeichnet werden.» Et l'auteur de nommer quatre variétés: *vulgare* dépourvu de coronule, *auriculatum* dont les fruits du bord portent un pappus auriculiforme rudimentaire, *affine* dont les akènes périphériques portent une coronule complète fendue sur les dos et *coronulatum* dont les akènes du disque portent aussi une coronule, plus courte que celle des fleurs ligulées. Petermann dit avoir observé très souvent ces variétés et même les avoir trouvées toutes ensemble sur un petit espace, près de Leipzig, dans une prairie. (Comme Briquet et Cavillier [1916, p. 85], nous avouons n'avoir jamais rencontré la var. *coronulatum.*)

Fenzl (1853) après avoir constaté que la coronule varie en grandeur d'une fleur à l'autre, que sa forme peut changer d'une fleur à l'autre ou encore dans les capitules d'été et ceux d'automne de la même plante, que sa longueur relative varie d'un akène à l'autre, en tire la conclusion qu'il est impossible de conserver les genres *Leucanthemum* Lam., *Decaneuron* Sch.-Bip. et *Phalacrodiscus* Less. Il utilise pourtant ce caractère, combiné à d'autres, pour délimiter les différentes variétés de son espèce collective *Tanacetum Leucanthemum.* Mais – Briquet et Cavillier (1916) le relevaient déjà – la classification proposée par Fenzl est aussi artificielle que les précédentes. Après Böcher et Larsen (1957), Favarger (1959) note que la présence ou l'absence d'un pappus sur les akènes périphériques est un caractère secondaire.

Presque tous les auteurs ont distingué à la présence d'un pappus bien développé sur les akènes périphériques le *Chrysanthemum montanum* d'Allioni, souvent en le confondant avec celui, mal défini, de Linné. Cependant, Bicknell (1896) remarque que la coronule manque parfois à son *Leucanthemum montanum* qui est sans contestation possible notre hexaploïde.

Remarquons encore que Maire (1923) écrit à propos de son *Leucanthemum Gayanum:* «La présence d'une collerette pappique sur les akènes du disque qui avait fait classer cette plante dans les *Pyrethrum* est un caractère sans valeur, inconstant dans une seule et même espèce.» Il constate aussi que certains individus de *Leucanthemum gaetulum* Batt. ont tous les akènes du disque chauves tandis que d'autres les ont pourvus d'une collerette, et il a pu trouver sur un individu à akènes chauves un akène à collerette rudimentaire.

Nous avons également constaté (Favarger et Villard, 1965) que dans certains capitules de *Leucanthemum atratum* (Jacq.) Polatschek, seuls les akènes périphériques portent une coronule.

La majorité des systématiciens qui se sont occupés de ce groupe semblent cependant avoir ignoré ces remarques ou n'en avoir pas tenu compte suffisamment, si bien que presque toutes les classifications, même les plus récentes (voir par exemple celle de Nyárády, 1964) utilisent les caractères de la coronule pour délimiter certains taxa.

Nous avons cherché à préciser le comportement de ce caractère dans les diverses «races chromosomiques» de L. *vulgare* sens. lat. Les résultats de notre enquête sont représentés dans le tableau 2.

Tableau 2

Comportement de la coronule chez *Leucanthemum vulgare* sens. lat.
En cas de variations d'un akène à l'autre, seule la valeur la plus fréquente a été indiquée.

Taxon	N. d'individus étudiés	Fréquence % Pappus nul	Pointe ou oreillette	Coronule complète
L. praecox (moyenne des 3 variétés)	50	52	36	12
var. *alpicola*	12	33,3	41,7	25
var. *praecox*	17	58,8	35,3	5,9
var. *autumnale*	21	57,2	33,3	9,5
L. vulgare	50	40	60	0
L. adustum	50	38	36	26
L. heterophyllum	24	16,7	41,6	41,6

Ces résultats nous obligent à dénier toute valeur systématique à la présence ou à l'absence, à la forme et à la grandeur de la coronule sur les akènes de la périphérie des capitules de *L. vulgare* Lam. sens. lat.

Il est intéressant de noter que les var. *praecox* et *autumnale* présentent un même comportement de la coronule, et qu'il en est de même pour la var. *alpicola* et *L. adustum* qui ont été longtemps confondus ou réunis en une seule espèce.

Remarquons aussi que, la var. *alpicola* mise à part, il y a une diminution progressive, des diploïdes aux octoploïdes, de la proportion d'individus possédant des akènes périphériques dépourvus de coronule. Si l'on appliquait à *Leucanthemum vulgare* sens. lat. les idées de Zohary (1950) qui pense que, chez les Composées, l'absence de pappus est un caractère évolué et que la réduction s'est faite sur le capitule dans une direction centrifuge, il faudrait en déduire que les polyploïdes sont les plus anciens, ou alors qu'ils ont moins évolué sous ce rapport que les diploïdes. Notons que Cronquist (1951) cite aussi comme caractère primitif chez les Composées la présence d'un pappus bien développé et qu'il tire de sa réduction progressive des arguments en faveur de l'orthogenèse. Burtt (1961) cependant pense que, comme le capitule est une structure racémeuse, les fleurs les plus jeunes étant au centre, «it seems right to regard the pappus as gradually coming into development». L'exemple de *L. vulgare* semble donner raison à Burtt (même si les var. *praecox* et *autumnale*, comme *L. vulgare* tétra-

ploïde, représentent des taxa récents). Cependant, les cas de *L. atratum* sens. lat. paraît être exactement l'inverse! En effet, c'est chez l'hexaploïde oriental que les coronules peuvent manquer aux akènes centraux, et jamais chez le diploïde.

Nous pensons que les causes de la réduction du pappus, si réduction il y a, sont multiples et qu'il est vain de vouloir les réunir dans une tendance générale. Nous rejoignons ici les conclusions de Burtt: «It is wholly inadmissible to proceed to an argument that the trend, because it is widespread through the family, must be inherent and must be controlled by orthogenic mutation.»

14. *Longueur des akènes*

La longueur des akènes a été mesurée sur des lots de 20 graines provenant chacun d'un même individu. La précision de nos mesures était de ±0,1 mm. L'épiregme ou la coronule n'ont pas été compris dans nos mesures. Nous n'avons pas pris en considération certains akènes plus grands que les normaux mais plus dilatés, qui contiennent un embryon avorté et ne germent jamais. (Ainsi, chez le tétraploïde, ces graines bizarres ont plus de 3 mm de long alors que les akènes normaux ne dépassent presque jamais 2,5 mm).

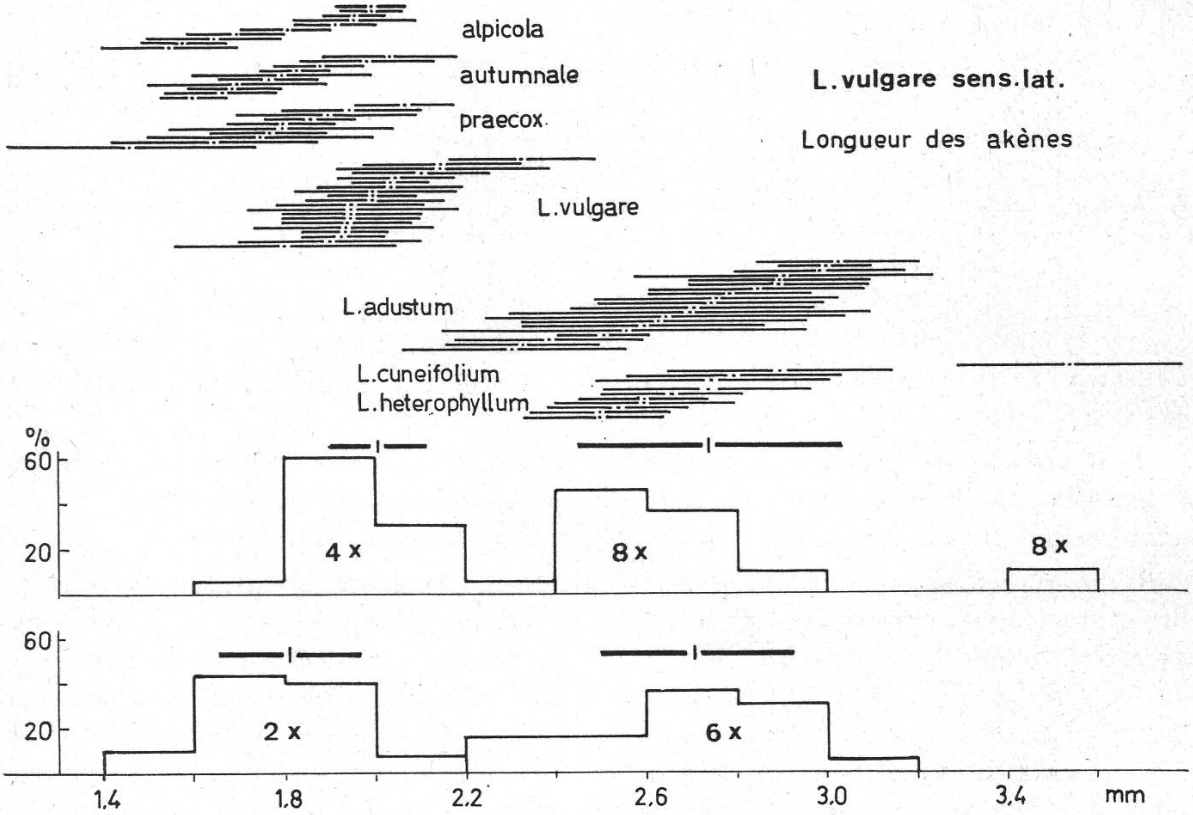


Figure 16

L. vulgare s. l. Longueur des akènes. Explications dans le texte

Nous avons représenté dans le haut de la figure 16 la moyenne et l'écart type de chacun de nos échantillons. Le point central indique la moyenne de 20 akènes, la

longueur du trait, la valeur de l'écart type. Dans le bas de la figure, à la même échelle, on trouve les fréquences relatives des individus dont les longueurs moyennes des akènes sont comprises dans un intervalle de classe de 0,2 mm. Au-dessus de chaque histogramme, les moyenne et écart type de chaque population (au sens statistique!) sont figurés par un trait épais.

Les akènes des trois variétés diploïdes ont des longueurs semblables. En revanche, les deux espèces octoploïdes semblent avoir des akènes de taille différente, ceux de *L. cuneifolium* étant plus grands que ceux de *L. heterophyllum*. Toutefois, vu le petit nombre d'individus testés, cette différence demande à être confirmée.

La longueur des akènes ne fournit donc pas un critère de détermination absolu entre les divers taxa polyploïdes de *L. vulgare* sens. lat.:

	Longueur des akènes (moyenne de 20)	Moyenne et écart type généraux	Nombre d'individus
Diploïdes	1,4 à 2,1 mm	1,80±0,16 mm	30
Tétraploïdes	1,8 à 2,4 mm	2,01±0,11 mm	20
Hexaploïdes	2,3 à 3,1 mm	2,71±0,22 mm	20
Octoploïdes	2,5 à 3,6 mm	2,74±0,30 mm	11

Cependant, ce critère permet de distinguer *L. praecox* de *L. adustum* et des octoploïdes; *L. vulgare* de *L. cuneifolium* et *L. heterophyllum*, et très souvent de *L. adustum* aussi.

15. *Diamètre des microspores*

Nous avons toujours mesuré du pollen prélevé sur des échantillons d'herbier. Les préparations ont été faites à la fuchsine acide, selon Hrishi et Müntzing (1960) ou au vert de méthyle, selon Wodehouse (1935, p. 107). Nous n'avons mesuré que des grains mûrs, bien sphériques, laissant de côté les immatures ou ceux qui, ayant subi une trop grande pression, laissaient saillir par leurs pores germinatifs une certaine quantité de protoplasme. Les grains avortés, fréquents chez certains hybrides, n'ont pas été utilisés dans le calcul de la moyenne et de l'écart type. Pour éviter un écrasement qui eût augmenté artificiellement les valeurs mesurées, nous avons renoncé à utiliser un objectif à immersion; de plus, nous avons chaque fois laissé sous le couvre-objet des débris d'anthères, de style et de corolle. Le diamètre a été mesuré chaque fois sur 100 ou 50 grains de pollen par individu, au moyen d'un oculaire micrométrique. Les épines des microspores sont comprises dans nos mesures. L'intervalle de classe (distance entre 2 traits du micromètre oculaire) valait 2,631 μ. Les diamètres observés chez les diploïdes variaient de 23 à 32 μ, chez les tétraploïdes, de 27 à 35 μ, chez les hexaploïdes, 29 à 39 μ et chez les octoploïdes, 33 à 45 μ.

Nous avons représenté dans le haut de la figure 17 la moyenne et l'écart type de chacun de nos échantillons. Le point central indique la moyenne de l'individu, la longueur du trait, la valeur de l'écart type. Dans le bas de la figure, à la même échelle, on trouve les fréquences relatives des individus dont les microspores ont un diamètre moyen compris dans des intervalles de classe de 1 μ. Au-dessus de chaque histogramme, les moyenne et écart type de chaque population statistique sont figurés par un trait épais.

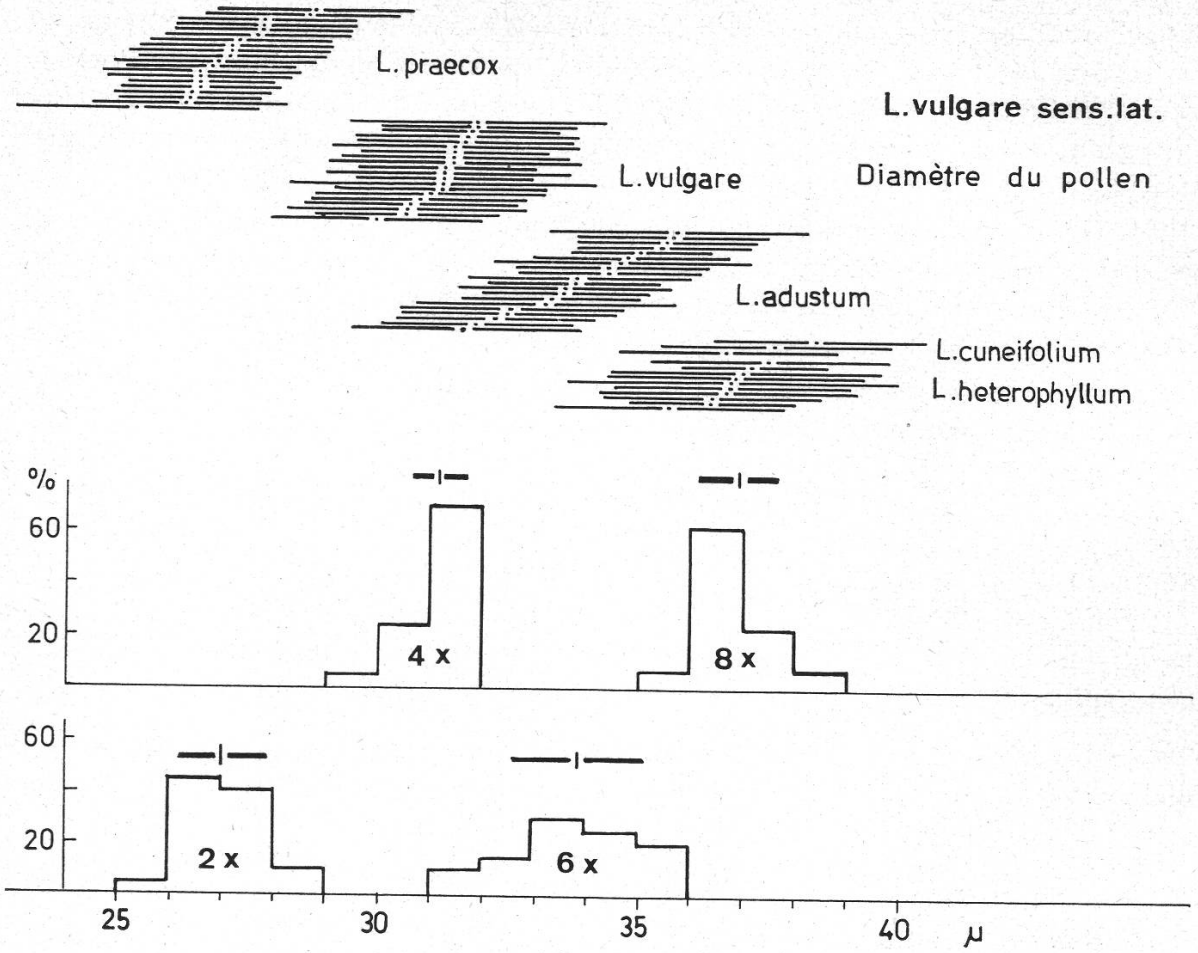


Figure 17

L. vulgare s. l. Diamètre du pollen. Explications dans le texte

Les diamètres moyens des microspores fournissent un critère intéressant pour la distinction des divers polyploïdes:

	Diamètres moyens	Moyenne et écart type généraux	Nombre d'individus
Diploïdes	25 à 29 μ	27,02 $\pm$ 0,84 μ	20
Tétraploïdes	29,5 à 32 μ	31,17 $\pm$ 0,52 μ	20
Hexaploïdes	31,5 à 36 μ	33,85 $\pm$ 1,31 μ	20
Octoploïdes	35,5 à 38,5 μ	36,91 $\pm$ 0,73 μ	13

Par ce moyen peuvent être distingués *L. praecox* des taxa polyploïdes, *L. vulgare* de *L. heterophyllum* et *L. cuneifolium*, et plus souvent, *L. vulgare* de *L. adustum*.

Les valeurs observées diffèrent de celles données par Böcher et Larsen (1957) pour 9 diploïdes et 16 tétraploïdes. Elles sont plus faibles en général et mieux groupées. Peut-être ceci est-il dû à deux faits: le mode de mensuration et la plus grande homogénéité de notre matériel (Europe centrale).

Il est intéressant de constater que les diamètres moyens croissent du niveau diploïde au niveau octoploïde. Les volumes des microspores sont dans le rapport:

	Diploïde	Tétraploïde	Hexaploïde	Octoploïde
	1	1,35	1,96	2,55
soit à peu près	2	3	4	5

16. *Couleur des bractées*

Les bractées de l'involucre des marguerites peuvent être d'une couleur unie, largement scarieuses, blanchâtres ou au contraire posséder une bande marginale plus ou moins large, d'un brun plus ou moins foncé. Tous les termes de passage peuvent exister entre les deux extrêmes. (Le *L. chloroticum* Kerner et Murbeck, espèce du Karst et de l'Illyrie qui possède des bractées vert pâle, fait exception.) Nous avons constaté la présence de bractées décolorées aussi bien chez les diploïdes des var. *praecox* et *autumnale* que chez les tétraploïdes et les hexaploïdes de *L. vulgare* sens lat. La fréquence des populations à bractées pâles nous paraît augmenter en direction du sud. Quelques taxa ont été décrits qui possèdent ce caractère:

L. vulgare var. *asperulum* (Terraciano, 1891, p. 159), taxon de l'Italie du Sud retrouvé au Monténégro par Horvatič (1963), nous paraît être un tétraploïde à feuilles un peu charnues, finement tuberculeuses-scabres sur les deux faces;

C. Leucanthemum α vulgare h. *pallidum* et sa forme *Vallisumbrosae* (Fiori et Paoletti, 1903, p. 240) répandus dans le centre de l'Italie, sont certainement des tétraploïdes à bractées pâles;

L. vulgare var. *Legraeanum* (Rouy, 1903, p. 274) qui se trouverait dans le Var et les Alpes-Maritimes, correspond peut-être à un diploïde robuste et polycéphale que seules les bractées pâles permettraient de distinguer de la var. *autumnale*.

Briquet et Cavillier (1916) réunissaient les variétés *pallidum* et *Legraeanum* en une sous-espèce *leucolepis* qui nous paraît bien artificielle. En effet, ces auteurs disent de la première variété qu'elle est réliée à leur sous-espèce *triviale* (diploïdes et tétraploïdes à bractées bordées de brun) par des échantillons à bractées involucrales pourvues d'une ligne marginale brun pâle et moins scarieuse. De plus, les échantillons de l'herbier Burnat (GE) déterminés par Briquet comme appartenant à la var. *Legraeanum* sont, à notre avis, soit des diploïdes, soit des tétraploïdes à bractées pâles.

En résumé, nous dirons que le caractère des bractées involucrales pâles doit, chez *L. vulgare* sens. lat., être subordonné à ceux tirés du nombre chromosomique et de la morphologie foliaire, et qu'il ne peut guère servir à délimiter que des formes au sein des différentes variétés.

Ce qui vient d'être dit ne s'applique pas au *L. pallens* (Gay) D.C. qui possède toujours des bractées blanchâtres. Cependant, comme maints collecteurs et taxinomistes ont commis l'erreur de réunir à cette espèce des formes à bractées pâles de *L. vulgare* sens. lat., nous comprenons très bien la remarque de Huter (1905) qui, étudiant des spécimens d'herbier certainement hétérogènes, s'étonne: «*L. pallens* me paraît une dénomination fort imprécise... Il a été compris de diverses façons. Reichenbach (1854) représente une plante très vigoureuse, ramifiée, avec des feuilles caulinaires possédant des oreillettes écartées... alors que Willkomm (1870, p. 96) dit textuellement: foliis caulinis non auriculatis...» Et de tirer une conclusion logique: «Il ne reste plus comme critère morphologique que le bord blanchâtre des bractées involucrales.»

En réalité, *L. pallens* (Gay) D.C. est une bonne espèce méditerranéenne, hexaploïde, à tige généralement polycéphale, à feuilles caulinaires moyennes oblongues, assez étroites et régulièrement crénelées-dentées. Comme le font remarquer Briquet et Cavillier qui en faisaient une sous-espèce de *L. vulgare*, il s'agit d'un taxon remarquablement peu variable.

Nous hésitons quant à la valeur taxinomique et la position systématique de la var. *parviceps* Briq. et Cav. de *L. pallens*. L'examen des échantillons cités par Briquet et Cavillier (1916, p. 101) et des nôtres (Rosans 339) montre qu'il s'agit de plantes de taille réduite qui pourraient aussi bien être des *L. pallens* monocéphales que des *L. adustum* à bractées pâles. Ce taxon mérite encore d'être recherché et étudié car il permettra peut-être d'éclairer les relations entre deux espèces hexaploïdes probablement vicariantes.

2.3 Conclusions

Aux différences de nombre chromosomique mises en évidence chez *L. vulgare* sens. lat. correspondent des différences morphologiques (caractères foliaires surtout) qui permettent de distinguer les individus appartenant aux différents niveaux de polyploïdie. Ces caractères intéressants, dont la liste est loin d'être exhaustive, sont réunis dans le tableau 3. Ils trouvent leur expression dans une clef de détermination des *L. vulgare* sens. lat. de Suisse (chapitre 7). Parmi ces caractères, le diamètre moyen des microspores et la longueur moyenne des akènes ne sont pas d'une utilisation simple. Ils constituent cependant des moyens utiles de trancher des cas douteux lorsqu'il est impossible de compter les chromosomes.

L'étude de nos échantillons confirme aussi l'existence au sein de *L. vulgare* sens. lat. de 2 groupes assez bien tranchés:

1. Les diploïdes et tétraploïdes à feuilles relativement larges *(alpicola* excepté*)* et plus ou moins amplexicaules, souvent polycéphales;

2. Les hexaploïdes et octoploïdes à feuilles étroites dont la base n'est pas élargie, généralement monocéphales et souvent pourvus d'un pappus sur les akènes de la périphérie.

L. praecox var. *alpicola* constitue un lien entre ces deux groupes. Remarquons que Polatschek (1966) adjoignait à ce deuxième groupe, qu'il appelait «Groupe de *L. maximum* – *L. graminifolium*» des espèces méditerranéennes comme *L. graminifolium* Lam. et *L. Burnatii* Briq. et Cav.

Les trois taxa diploïdes de notre dition sont proches les uns des autres, la var. *alpicola* étant un peu à l'écart.

La parenté morphologique de *L. praecox* var. *praecox* et de *L. vulgare* permet de supposer qu'ils dérivent, soit l'un de l'autre, soit d'un ancêtre commun.

Les hexaploïdes et octoploïdes ont certainement pour ancêtre un *Leucanthemum* à feuilles étroites.

Puisque des différences morphologiques permettent de reconnaître les plantes appartenant aux divers niveaux de polyploïdie, rien ne s'oppose à une distinction taxinomique des différents polyploïdes. Cette manière de comprendre notre espèce collective doit être confirmée et le statut taxinomique précisé par l'écologie, la choro-

Tableau 3

Leucanthemum vulgare sens. lat.

Caractères morphologiques stables

1. assez bons 2. bons	var. *alpicola*	var. *autumnale*	var. *praecox*	*L. vulgare*	*L. adustum*	*L. heterophyllum*	Figure
Tige monocéphale	1				1	1	
polycéphale		1		1			
Flles inf. lancéolées						2	
spatulées	2	2	2	2	2		
Flles radicales présentes à l'anthèse	1			1	1		
desséchées ou absentes		1	1			1	6
Largeur relative flles moy. > 20 %		1	1	1			
< 20 %	1				1	1	5
Dents à base flles moy. et sup. présentes	1	1	1	1			
absentes					1	1	7
Dents à base flles moy. et sup. écartées	1	1	1				
dirigées en avant				1			9
Dents du limbe flles moy. L > large		1	1				
L < large				1			10
Dents à base flles moy. L > large	2	2	2	1			
L < large					2	2	
Base flles moy. élargie ou embrassante	1	2	1	1			
rétrécie ou égale					1	2	
Combinaison des 2 précédents	2	2	2	2			
					2	2	11
Longueur moyenne des akènes l < 2,2 mm	2	2	2	2			
l > 2,2 mm					2	2	
< 2,4 mm				2			
l > 2,4 mm						2	12
Diamètre moyen du pollen d < 29 μ	2	2	2				
d > 29 μ				2	2	2	
29 μ < d < 32 μ				2			
d > 32 μ					1	2	13
31 μ < d < 36 μ					1		
d > 36 μ						1	

logie et l'existence de barrières génétiques. C'est ce que vont montrer les chapitres suivants.

3. Phénologie

Nous avions déjà signalé (Favarger et Villard, 1965) des décalages de l'époque de floraison de diploïdes et de tétraploïdes croissant dans la même station. Pour mieux connaître les relations des divers taxa polyploïdes, nous avons noté les dates de floraison du premier capitule d'individus cultivés dans des conditions identiques, au jardin botanique de Neuchâtel. Les résultats de nos observations de l'année 1966 sont consignés dans la figure 18.

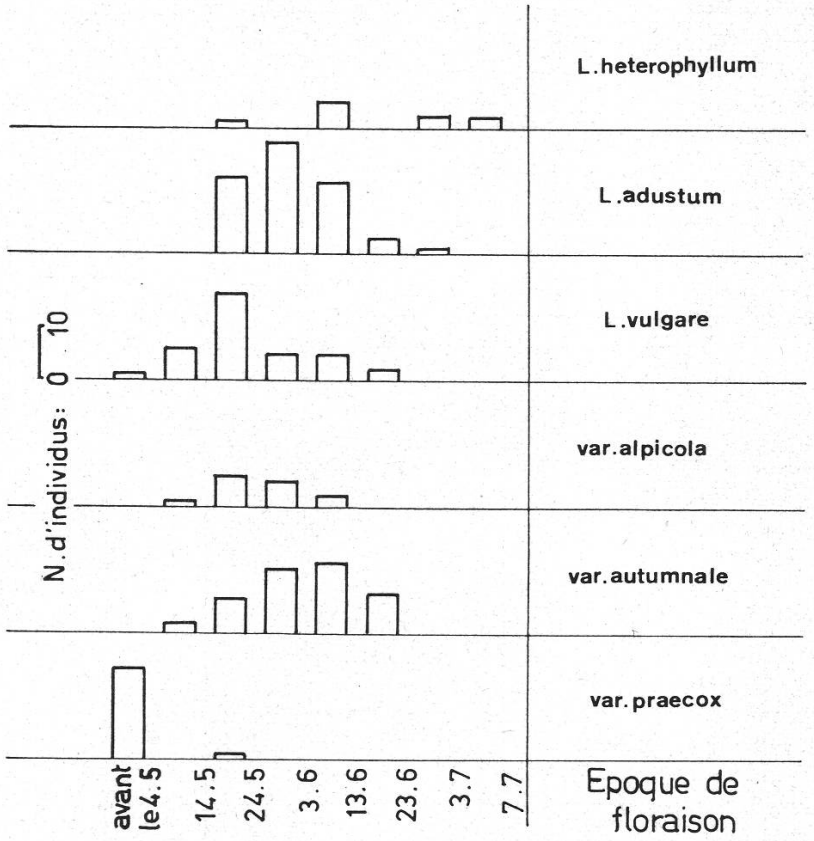


Figure 18

Epoque de floraison du premier capitule chez *L. vulgare* s. l. Périodes de 10 jours en 1966, au jardin botanique de Neuchâtel

Le taxon le plus précoce est *L. praecox* var. *praecox* qui se distingue nettement ainsi non seulement des autres diploïdes, mais encore des polyploïdes. Quelque vingt jours plus tard, on trouve l'optimum de floraison de *L. vulgare* et de la var. *alpicola* suivi à environ dix jours de celui de *L. adustum*. Viennent ensuite l'optimum de la var.

autumnale, puis celui de *L. heterophyllum*. Les observations ont été arrêtées au 7 juillet, alors que presque toutes les plantes avaient fleuri.

Il est clair que ces observations n'ont qu'une valeur relative: dans la nature, les époques de floraison sont différentes selon les conditions géographiques et écologiques. La var. *alpicola*, par exemple, fleurit dans les Alpes de juillet à la fin de septembre.

D'autre part, la figure 14 ne tient pas compte du fait qu'une même plante peut rester fleurie pendant plusieurs jours, voire plusieurs semaines. Il y a donc recoupement des époques de floraison et possibilité d'hybridation naturelle entre certains taxa qui se trouveraient dans la même station. Cette possibilité d'hybridation est encore augmentée par les floraisons tardives des individus qui ont été coupés, soit fauchés soit broutés, avant l'anthèse normale. Le 28 octobre 1968, nous avons observé un champ couvert de *L. vulgare* en pleine floraison près de Vilars (NE), région où l'anthèse normale a lieu en juin.

Le rythme phénologique étant déterminé génétiquement, nous pensons qu'il doit avoir son importance en taxinomie, à l'égal de caractères morphologiques. Chez *L. vulgare* sens. lat., il fournit une bonne raison de donner un statut taxinomique distinct aux différentes races chromosomiques.

4. Hybridations

4.1 Méthodes

Nous avons choisi comme parents des plantes dont le nombre chromosomique avait été déterminé au préalable, cultivées en pots au jardin botanique. Les divers croisements ont été effectués au fur et à mesure de la floraison des différents individus. Pour le croisement: octoploïde *heterophyllum* ♀ × diploïde var. *praecox* ♂, nous avons dû transplanter quelques jours auparavant des individus récoltés dans la nature (Savagnier NE), moins avancés grâce à l'altitude de cette station, car tous les individus de la var. *praecox* cultivés au jardin étaient défleuris.

Dans l'impossibilité manifeste de castrer les fleurs, et pour éviter autant que possible des autofécondations, nous avons utilisé la méthode de Collins et Mann (1923) employée avec succès par Shimotomai (1933) pour ses croisements de *Chrysanthemum* japonais:

a) encapuchonner les capitules avant l'anthèse (petits sacs en voile de mariée!);
b) à la floraison, laver les capitules de la plante qui servira de parent femelle avec un mince et fort jet d'eau pour enlever le pollen sans endommager les stigmates;
c) réencapuchonner, laisser sécher;
d) polliniser et réencapuchonner.

Entre chaque croisement, les pinceaux qui nous servaient à polliniser étaient soigneusement lavés dans un mélange d'alcool, d'éther et d'acétone puis séchés.

Les opérations b) à d) ont été effectuées à plusieurs reprises sur un même capitule, car les fleurs s'ouvrent successivement des bords vers le centre du disque.

Au vu de certains résultats, nous avons refait une année plus tard certaines hybridations en prenant une précaution supplémentaire: maintenir les parents en serre tempérée, à l'abri des insectes.

Nous avons testé la méthode de diverses façons:

1. En effectuant les opérations a à c à plusieurs reprises sur certains capitules, mais sans les polliniser, ce qui permettait de vérifier l'efficacité du lavage du pollen et l'étanchéité de nos petits sacs. Les résultats nous ont paru probants. Nous avons obtenu:

Diploïdes: 4 graines bien conformées sur 2 capitules
Tétraploïdes: 13 graines bien conformées sur 3 capitules
Hexaploïdes: 55 graines bien conformées sur 2 capitules

Ces résultats permettent également d'affirmer que les phénomènes d'apogamie ne jouent pas de rôle, ou tout au plus un rôle mineur chez les marguerites.

2. En effectuant des autofécondations, sans toutefois laver les capitules. Nous avons obtenu:

Diploïdes: 36 graines bien conformées sur 5 capitules
Tétraploïdes: 3 graines bien conformées sur 2 capitules
Hexaploïdes: 132 graines bien conformées sur 1 capitule
Octoploïdes: 44 graines bien conformées sur 1 capitule

Sauf pour l'hexaploïde qui s'est révélé très autofécond, les proportions d'akènes bien conformés sont très faibles.

3. Enfin, nous avons encapuchonné certains capitules sans les laver ni les féconder artificiellement. Nous avons obtenu:

Diploïdes: 39 graines bien conformées sur 7 capitules
Tétraploïdes: 5 graines bien conformées sur 2 capitules
Hexaploïdes: 54 graines bien conformées sur 2 capitules

Les résultats sont comparables à ceux de l'essai précédent.

Le faible nombre de graines bien conformées obtenues lors de ces essais nous démontre que la méthode convient parfaitement à nos croisements, d'autant plus que, dans le cas d'une fécondation croisée entre deux individus de *L. praecox* var. *praecox*, diploïdes, nous avons obtenu avec cette méthode 461 graines bien conformées sur 3 capitules. Mais, s'il y a allogamie prépondérante, il fallait tout de même s'attendre à obtenir, à côté des hybrides, des plantules résultant d'autofécondations. Les résultats de nos croisements confirment cette hypothèse.

4.2 Résultats

Les croisements que nous avons réalisés peuvent être groupés en quatre catégories:

1. Croisements entre les variétés diploïdes de *L. praecox* H-ič.;
2. Croisements entre les diverses races chromosomiques de *L. vulgare* sens. lat.;
3. Croisements entre *L. vulgare* sens. lat. et *L. atratum* sens. lat.;
4. Croisements entre *L. praecox* H-ič. et *L. rotundifolium* (W.K.) D.C.

Remarque: Chez les marguerites, le nombre de fleurs par capitule varie énormément et dépend en premier lieu du diamètre du capitule (fig. 3). Il est indépendant du degré de polyploïdie. Nous avons compté dans 1 capitule les nombres extrêmes de fleurs suivants (plantes récoltées dans les stations les plus diverses):

Diploïdes: 106–641
Tétraploïdes: 200–654
Hexaploïdes: 243–785
Octoploïdes: 318–542

La proportion des akènes bien conformés dépend de bien des facteurs: nombre de pollinisations, époque de ces pollinisations, quantité de pollen, pour ne citer que les plus importants. Or, même dans la nature, le nombre d'akènes fertiles dans un capitule est toujours considérablement inférieur au nombre de fleurs (Salisbury, 1942).

Au laboratoire, les akènes bien conformés récoltés dans la nature germent à près de 100%, l'année de la récolte, sur du papier filtre humide, en boîte de Petri (90 à 95% selon Howarth et Williams, 1968). Mais, en récoltant les capitules fécondés artificiellement, nous avons qualifié d'akènes bien conformés tous ceux qui n'étaient

pas manifestement avortés, c'est-à-dire aussi ceux qui n'étaient pas tout à fait normaux, ceci pour ne pas négliger involontairement des hybrides.

Pour toutes ces raisons, il nous semble inutile d'indiquer des pourcentages d'akènes bien conformés, comme des pourcentages de germination, qui n'auraient pas grande signification.

4.2.1 Croisements entre les variétés diploïdes de *L. praecox* H-ič.

Nous avons effectué 1 croisement de chaque type entre les trois variétés *alpicola*, *praecox* et *autumnale*, à l'exception du croisement entre *praecox* ♀ et *autumnale* ♂ qui n'a pas été possible à cause de décalage des époques de floraison. Tous ces croisements fournissent des hybrides reconnaissables à leur morphologie seulement:

Croisement	Akènes Bien conformés	Semé	Germé
autumnale × *alpicola*	114	100	18
réciproque	65	50	24
alpicola × *praecox*	356	150	73
réciproque	598	100	40
autumnale × *praecox*	246	59	30

Les hybrides ont une morphologie intermédiaire entre celles de leurs parents. Ceux résultant du croisement entre *autumnale* et *alpicola* ont des feuilles caulinaires étroites et assez régulièrement dentées, une tige de hauteur intermédiaire, généralement monocéphale, parfois bicéphale à tricéphale.

Les hybrides issus du croisement entre *alpicola* et *praecox* ont des feuilles caulinaires plus étroites que celles de la var. *praecox*, plus larges que celles de la var. *alpicola*, une tige parfois polycéphale.

Les hybrides résultant du croisement entre *autumnale* et *praecox* sont plus grands que les individus de la var. *praecox* et rarement polycéphales: leurs feuilles sont irrégulièrement dentées.

Tous ces hybrides sont évidemment diploïdes à 2n = 18. Leur méiose est absolument normale et semblable à celle de leurs parents. Leur pollen est normal, de dimensions semblables à celles du pollen des parents. Ils sont très fertiles (fécondation libre), donnant connaissance à de nombreuses plantules qui eussent envahi nos cultures si nous n'y avions mis ordre!

4.2.2 Croisements entre les diploïdes et polyploïdes de *L. vulgare* sens. lat.

Nous avons croisé deux à deux, et dans les deux sens, les taxa diploïde, tétraploïde, hexaploïde et octoploïde de *L. vulgare* sens. lat. Un seul type de croisement n'a pas pu être réalisé: octoploïde ♀ × tétraploïde ♂ car les octoploïdes ont une floraison plus tardive que les tétraploïdes. Comme les *Leucanthemum* sont protandres, seul le croisement inverse a été possible.

Les résultats sont schématisés dans la figure 19. On peut y voir que les croisements entre polyploïdes sont fructueux quel que soit le sens du croisement. En revanche, les croisements où participent les diploïdes ne réussissent que lorsque ceux-ci jouent le rôle de parents mâles. De plus, si les croisements entre diploïdes et hexaploïdes donnent naissance aux tétraploïdes escomptés, ils peuvent produire aussi des pentaploïdes par une voie différente. Cette voie est même la seule constatée dans les croisements entre diploïdes et octoploïdes qui ne nous ont fourni que des hexaploïdes au lieu des pentaploïdes attendus.

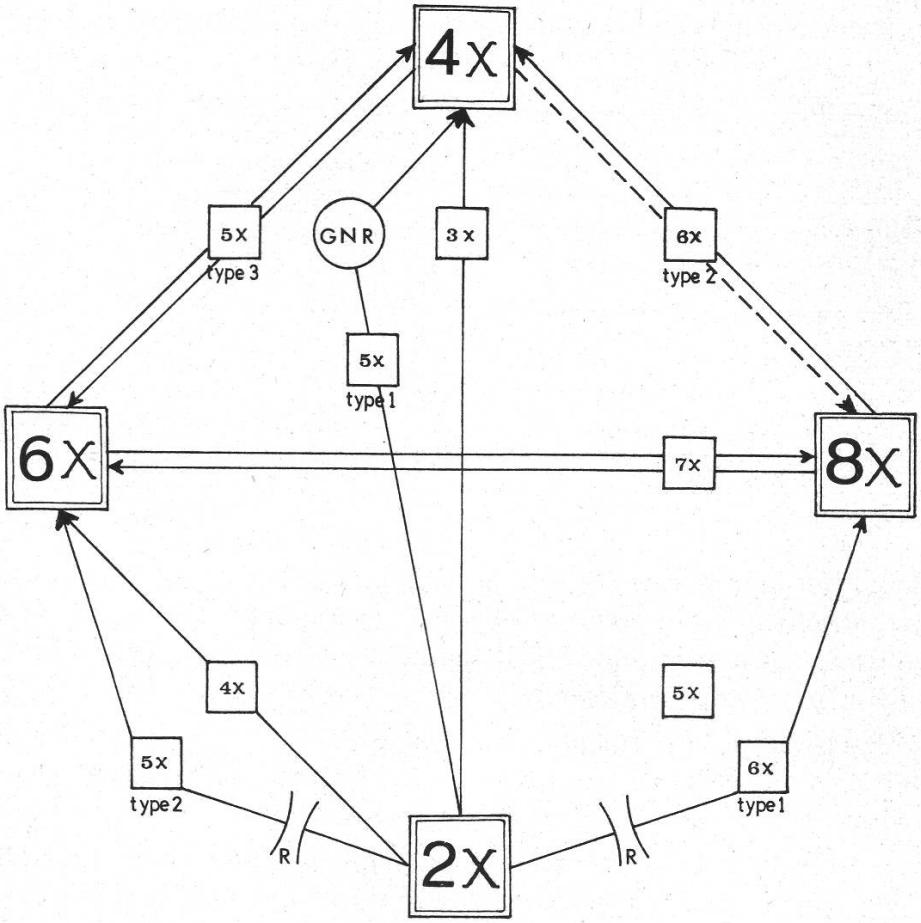


Figure 19

Résultats des croisements entre les races chromosomiques de *L. vulgare* s. l. L'absence de flèche indique un type de croisements infructueux. La flèche continue qui va du parent mâle au parent femelle (comme le pollen) indique les croisements réussis. La flèche discontinue indique le seul type de croisement qui n'a pas pu être réalisé mais qui est certainement possible et fructueux. GNR = Gamète non réduit. R = Phénomène de redoublement des chromosomes du gamète mâle

Croisements entre diploïdes et tétraploïdes: *L. praecox* et *L. vulgare*.

a) diploïde ♀ × tétraploïde ♂:

Nous avons réalisé 4 croisements de ce type en utlisant 1 fois la var. *alpicola*, 1 fois la var. *autumnale* et 2 fois la var. *praecox*. Les résultats sont les mêmes quelle que soit la variété diploïde utilisée:

	Akènes Bien conformés	Semé	Germé	Hybrides
alpicola × 4×	1401	100	11	0
autumnale × 4×	153	100	14	0
praecox × 4×	827	100	11	0

Le pourcentage de germination est donc d'environ 10%, mais l'étude cytologique ainsi que la morphologie des descendants indiquent qu'il s'agit exclusivement de diploïdes, résultant donc d'une autofécondation. Les akènes bien conformés n'ayant pas germé proviennent peut-être d'une fécondation croisée: il s'agirait de triploïdes ne parvenant pas à germer.

Notons cependant que Pearson (1967) dit avoir obtenu des triploïdes en utilisant comme parent femelle un diploïde britannique et comme parent mâle un tétraploïde du continent morphologiquement distinct (ce qui permettait d'exclure l'hypothèse d'une autofécondation par des gamètes non réduits).

b) tétraploïde ♀ × diploïde ♂:

Ce type de croisement a été réalisé 3 fois avec la var. *alpicola*, 1 fois avec la var. *autumnale* et 4 fois avec la var. *praecox*. Dans tous les cas, nous avons obtenu des hybrides triploïdes:

	Akènes Bien conformés	Semé	Germé	Hybrides obtenus
4× × *alpicola*	138	138	38	14
4× × *autumnale*	6	6	1	1
4× × *praecox*	254	254	43	24

Des 39 hybrides obtenus, 20 ont eu leur nombre chromosomique confirmé par un comptage. Parmi ceux-ci, 19 étaient triploïdes avec 2n = 27 et 1 était pentaploïde avec 2n = 45. Ce dernier individu s'est certainement formé grâce à un gamète non réduit du parent tétraploïde (voir p. 149 l'étude de la méiose).

Si certains triploïdes sont difficiles à distinguer d'un tétraploïde car ils possèdent des feuilles spatulées à dents régulières, la plupart sont reconnaissables à leur morphologie. Ceux-ci sont très vigoureux (hétérosis), généralement polycéphales, à feuilles basilaires spatulées, longuement pétiolées et grossièrement lobées, à lobes plus ou moins lobés ou dentés et à feuilles caulinaires plus ou moins irrégulièrement dentées, embrassantes, avec de longues dents à la base. Ils ont une fertilité restreinte (0–11 graines fertiles par capitule), en fécondation libre.

L'hybride pentaploïde obtenu ressemble aux triploïdes en plus vigoureux encore.

L'examen même attentif d'un hybride ne permet pas de déceler avec certitude à quelle variété appartenait son parent diploïde.

Croisements entre diploïdes et hexaploïdes: *L. praecox* et *L. adustum*

Dans ce cas aussi, nous avons utilisé comme parents des individus appartenant aux trois variétés diploïdes. Les résultats étant semblables, nous ne les séparerons plus.

a) diploïde ♀ × hexaploïde ♂:

Ce type de croisement a été réalisé 6 fois en 1965 et 3 fois, pour confirmation, en 1966.

	Akènes Bien conformés	Semé	Germé	Hybrides obtenus
En 1965	2769	600	46	0
En 1966	120	73	5	0

Les plantes obtenues résultaient d'autofécondations et avaient toutes l'aspect de diploïdes. (Nombre 2n = 18 confirmé pour 14 individus.)

b) hexaploïde ♀ × diploïde ♂:

Ce type de croisement a été réalisé 10 fois en 1965 et 3 fois, pour contrôle, en 1966.

	Akènes Bien conformés	Semé	Germé	Hybrides
En 1965	298	298	139	83
En 1966	60	60	40	19

Des 83 hybrides obtenus en 1965, reconnaissables morphologiquement parce que intermédiaires entre leurs parents, 2 seulement se sont révélés tétraploïdes alors que 28 étaient pentaploïdes avec 2n = 45. Ce résultat inattendu demandant à être confirmé, nous avons refait ces croisements l'année suivante en prenant une précaution supplémentaire: les plantes devant servir de parents ont été isolées avant l'anthèse dans une serre où ne se trouvait aucun *Leucanthemum* tétraploïde et les hybridations ont été effectuées là selon la méthode décrite p. 123. Parmi les 19 hybrides obtenus de cette façon, 4 se sont révélés pentaploïdes avec 2n = 45. Nous pensons donc qu'il faut exclure l'hypothèse d'une fécondation «illégitime» avec un tétraploïde.

Qu'ils soient tétraploïdes ou pentaploïdes, les hybrides de ce croisement sont extraordinairement variables. De leur parent diploïde, ils ont parfois les feuilles de la base irrégulièrement lobées. Ils sont souvent polycéphales (même ceux de la var. *alpicola* qui, comme *L. adustum*, est presque toujours monocéphale). Ils possèdent

des feuilles caulinaires étroitement lancéolées (caractère du parent hexaploïde) dont la base est plus ou moins élargie mais dépourvue de longues dents et d'oreillettes. Les tétraploïdes ne ressemblent pas au *L. vulgare*. Ces hybrides sont fertiles (en fécondation libre).

Croisements entre diploïdes et octoploïdes

Nous avons utilisé pour ces croisements aussi les trois variétés diploïdes de *L. praecox* qui nous ont fourni des résultats semblables, et *Leucanthemum heterophyllum*, octoploïde.

a) diploïde ♀ × octoploïde ♂:

Ce type de croisement a été réalisé seulement avec la var. *autumnale*, 1 fois en 1965 et 2 fois, pour confirmation, en 1966.

	Akènes Bien conformés	Semé	Germé	Hybrides
En 1965	199	100	27	0
En 1966	27	27		0

Les plantes obtenues avaient toutes l'aspect de diploïdes. (Nombre confirmé par 5 comptages.) Elles résultaient donc d'une autofécondation.

b) octoploïde ♀ × diploïde ♂:

Ce type de croisement a été réalisé 4 fois en 1965 et 3 fois, pour contrôle, en 1966.

	Akènes Bien conformés	Semé	Germé	Hybrides
En 1965	233	168	77	≥ 9
En 1966	94	94	44	≥ 6

Il est très difficile de distinguer morphologiquement les hybrides, avec certitude, des plantes octoploïdes obtenues par autofécondation. Des comptages nous ont révélé 9 hybrides hexaploïdes et 9 octoploïdes parmi les 77 plantes obtenues en 1965, mais aucun pentaploïde alors qu'il serait logique d'en obtenir. Pour vérifier et confirmer ce résultat inattendu, nous avons refait ces croisements l'année suivante en isolant avant l'anthèse les plantes devant servir de parents dans une serre où ne se trouvait aucun tétraploïde. Des plantes obtenues en 1966, 3 se sont révélées octoploïdes et 6 hexaploïdes avec $2n = 54$. Nous pensons que, dans ce cas aussi, il faut exclure l'hypothèse d'un croisement accidentel avec une plante tétraploïde.

Les hybrides obtenus ressemblent bien plus à leur parent octoploïde qu'au diploïde. Ce sont de grandes plantes monocéphales à polycéphales, à longues feuilles

basilaires oblongues, à feuilles caulinaires oblongues à lancéolées. Les dents des feuilles sont parfois moins nombreuses et plus longues que chez *L. heterophyllum*. Ils sont très fertiles (en fécondation libre).

Croisements entre tétraploïdes et hexaploïdes: *L. vulgare* et *L. adustum*

a) tétraploïde ♀ × hexaploïde ♂:

Ce type de croisement a été réalisé 2 fois. Nous avons obtenu 1103 akènes bien conformés dont 232 ont été semés. 49 plantes ont germé dont 32 nous ont paru hybrides. Parmi celles-ci, 6 ont fait l'objet d'un comptage; elles se sont toutes révélées pentaploïdes avec 2n = 45.

b) hexaploïde ♀ × tétraploïde ♂:

Ce type de croisement a été réalisé 3 fois. Il a fourni 375 akènes bien conformés dont 170 ont été semés. 56 plantes ont germé dont 45 nous ont paru hybrides. Parmi celles-ci, 24 ont fait l'objet d'un comptage et ont été trouvées pentaploïdes avec 2n = 45.

Les hybrides obtenus sont morphologiquement très variables. Monocéphales ou polycéphales, ils ont des feuilles basilaires spatulées parfois irrégulièrement lobées (rappelant les diploïdes). Les feuilles caulinaires sont généralement oblongues-lancéolées à lancéolées (caractère du parent hexaploïde), plus ou moins élargies à la base, avec parfois de longues dents. Ils rappellent beaucoup les pentaploïdes du 2e type. Ils sont fertiles (en fécondation libre).

Croisements entre tétraploïdes et octoploïdes

Nous avons croisé *L. vulgare* Lam. avec *L. heterophyllum* (Willd.) D.C. seulement. A cause du décalage des époques de floraison, nous n'avons pu réaliser qu'une fois le croisement

tétraploïde ♀ × octoploïde ♂:

Nous avons obtenu 110 akènes bien conformés qui ont été semés. Seules 2 plantes ont germé qui se sont révélées toutes deux hexaploïdes. Ces 2 hybrides sont monocéphales à grand capitule. Les feuilles basilaires et celles des rejets stériles sont oblongues, régulièrement dentées. Les caulinaires sont étroitement lancéolées, décroissant régulièrement vers le haut de la tige où elles se réduisent à des bractées, régulièrement dentées à dents petites et régulières, moins serrées que celles du parent octoploïde. La base des feuilles caulinaires n'est ni élargie ni pourvue de dents ou d'incisions. Ce sont des plantes qui rappellent beaucoup les hexaploïdes naturels. Elles sont fertiles.

Croisements entre hexaploïdes et octoploïdes: *L. adustum* et *L. heterophyllum*

a) hexaploïde ♀ × octoploïde ♂:

Ce type de croisement, réalisé 1 fois, nous a fourni 95 graines bien conformées qui, semées, ont donné naissance à 44 plantes. Parmi celles-ci, 9 se sont montrées heptaploïdes avec 2n = 63. 5 étaient hexaploïdes, résultant d'autofécondations.

b) octoploïde ♀ × hexaploïde ♂:

Ce type de croisement, réalisé 1 fois, nous a fourni 190 graines bien conformées. 100 ont été semées qui ont donné naissance à 21 plantes. Parmi celles-ci, 6 se sont révélées heptaploïdes avec 2n = 63.

Il n'est pas toujours facile de décider avec certitude, d'après leur morphologie seulement, si les descendants sont hybrides ou résultent d'autofécondations.

Les hybrides peuvent être des plantes très vigoureuses, polycéphales, à feuilles basilaires oblongues, longuement pétiolées, irrégulièrement et grossièrement dentées, à feuilles caulinaires larges, oblongues-lancéolées à lancéolées, irrégulièrement et grossièrement dentées. Mais ont peut aussi trouver des hybrides monocéphales à feuilles plus étroites et régulièrement dentées, difficiles à distinguer de leurs parents. Ils sont fertiles (fécondation libre).

D'autre part, l'hétérosis marquée qui caractérise certains heptaploïdes s'atténue d'année en année lorsqu'ils sont cultivés en pots. Ces hybrides, après deux ans de culture, sont devenus des plantes monocéphales souvent difficiles à distinguer de leurs parents.

4.2.3 Croisements entre *L. vulgare* sens. lat. et *L. atratum* sens lat.

Ces croisements ont été réalisés en 1960 et 1961. Ils avaient pour but de préciser les affinités des deux espèces collectives et d'étudier le comportement de la coronule des akènes.

Croisements au niveau diploïde

Nous n'avons utilisé que la variété *alpicola* pour ces croisements, la seule susceptible de s'hybrider naturellement avec *L. Halleri*.

a) *L. Halleri* (2×) ♀ × *L. praecox* var. *alpicola* (2×) ♂:

5 croisements de ce type ont été effectués. Nous avons obtenu 313 graines bien conformées qui, semées, ont donné naissance à 31 plantes dont 24 nous ont paru hybrides.

b) *L. praecox* var. *alpicola* ♀ × *L. Halleri* ♂:

5 croisements de ce type ont été réalisés. Ils nous ont fourni 372 graines bien conformées qui, semées, ont donné naissance à 56 plantes dont 42 nous ont paru hybrides.

Les hybrides ont même aspect quel que soit le sens du croisement. Ils sont plus vigoureux, possèdent un feuillage plus dense, des capitules et des feuilles plus grands que leurs parents (hétérosis). Leur hampe monocéphale est feuillée sauf dans le quart supérieur. Les feuilles basilaires et des rejets stériles sont longuement pétiolées, irrégulièrement lobées, à lobes lobés. Les feuilles caulinaires sont oblongues-lancéolées, à très longues dents espacées et souvent courbées en dehors. Tous les hybrides avaient une coronule sur les akènes périphériques, et là seulement.

Des autofécondations de ces hybrides ne nous ont donné que des graines avortées.

Croisements au niveau polyploïde

Nous avons croisé le *L. vulgare* Lam. tétraploïde avec le *L. coronopifolium* Vill. et le *L. atratum* (Jacq.) Polatschek, hexaploïdes, pour tenter premièrement de recréer un hybride obtenu spontanément au jardin botanique à partir d'un *L. coronopifolium* originaire de l'Alpe di Balma (Piémont), deuxièmement pour tester le degré de compatibilité des génomes de ces espèces qui sont fréquemment en contact, à la limite des champs fauchés où croît le tétraploïde et des stations naturelles où se trouvent les hexaploïdes de *L. atratum* sens. lat.

a) *L. vulgare* (4×) ♀ × *L. coronopifolium* (6×) ♂:

Nous avons effectué 3 croisements de ce type et obtenu 198 graines bien conformées qui, semées, nous ont donné 48 plantes.

b) *L. coronopifolium* ♀ × *L. vulgare* ♂:

Un croisement de ce type nous a fourni 113 graines. Toutes ont été semées et 29 ont germé.

Nous avons compté le nombre chromosomique de 25 plantes parmi les 77 obtenues (48+29). Quinze étaient pentaploïdes avec 2n = 45. Cinq étaient pentaploïdes aussi, avec 2n = 45±3. Cinq enfin résultaient d'une autofécondation.

Les hybrides obtenus ont même aspect quel que soit le sens du croisement. Ce sont des plantes monocéphales (parfois bicéphales). Les feuilles des rejets stériles sont longuement pétiolées, à contour largement cunéiforme, à limbe irrégulièrement et profondément incisé, parfois pennatifides à divisions presque linéaires. Les feuilles caulinaires sont lancéolées avec de très longues dents irrégulières, espacées. Les moyennes sont un peu élargies à la base qui est munie parfois de quelques longues dents. Ces hybrides ressemblent beaucoup aux hybrides diploïdes du croisement précédent. Tous possèdent une coronule sur les akènes de la périphérie alors que les akènes du disque en sont dépourvus. Ils sont fertiles, donnant à la 2e génération des hybrides dont les nombres chromosomiques varient entre 2n = 37 et 2n = 52 (68 plantes étudiées).

Notons que des hybrides naturels de ce type ont été ensuite découverts dans la région de Ceillac (voir p. 135).

c) *L. vulgare* (4×) ♀ × *L. atratum* (6×) ♂:

Un croisement de ce type nous a fourni 506 graines bien conformées. 100 ont été semées mais nous n'avons obtenu que 8 plantes dont 6 nous ont paru hybrides. Parmi celles-ci, 2 se sont révélées pentaploïdes avec 2n = 45. Ce sont des plantes monocéphales à tige feuillée dans le tiers inférieur seulement. Les feuilles basilaires sont spatulées, longuement pétiolées, à grosses dents irrégulières et espacées. Les feuilles caulinaires sont lancéolées, pourvues de longues dent aiguës, espacées, parfois recourbées en dehors. Ces hybrides se rapprochent plus de *L. vulgare* que les pentaploïdes du croisement précédent.

4.2.4 Croisements entre *L. praecox* H-ič. (2×) et *L. rotundifolium* (W.K.) D.C. (2×)

Ces croisements ont été réalisés pour vérifier une hypothèse susceptible d'expliquer la genèse du *L. vulgare* tétraploïde. Seules les variétés *praecox* et *alpicola* dont les époques de floraison correspondent à celle de *L. rotundifolium* ont été utilisées, avec des résultats semblables.

	Akènes Bien conformés	Semé	Germé	Hybrides
L. rotundifolium × *L. praecox*	359	149	11	10
réciproque	797	257	69	56

Le croisement *L. rotundifolium* × *L. praecox* a été réalisé 3 fois, le croisement réciproque, 4 fois.

Les hybrides obtenus, intermédiaires entre leurs parents, sont des plantes monocéphales ou à hampe faiblement rameuse et à grands capitules (jusqu'à 7 cm de diamètre). La tige est nue supérieurement. Les feuilles basilaires et celles des rejets stériles sont obovales, pétiolées, à dents aiguës dirigées en avant. Les feuilles caulinaires sont lancéolées à oblongues, les moyennes et supérieures sessiles, plus ou moins élargies à la base qui est munie de dents étroites et longues; les dents du limbe sont assez régulièrement espacées, aiguës et dirigées en avant. Tous ces hybrides sont diploïdes avec 2n = 18 (confirmation pour 14 individus). Ils sont presque complètement stériles.

4.3 Hybrides naturels

1. Hybrides entre les divers taxa compris dans *Leucanthemum vulgare* Lam. sens. lat.

Ces hybrides sont très rares. En effet, les divers taxa de cette espèce collective ne colonisent pas très souvent une même station. Cependant, nous avons vu croître dans les mêmes stations des plantes de la var. *praecox* diploïde et de *L. vulgare* Lam. sens. strict., tétraploïde, par exemple à Dombresson NE, Villiers NE et Neuchâtel. Jamais nous n'avons trouvé d'hybrides entre ces deux taxa. Le décalage de leur époque de floraison suffit pour expliquer l'isolement génétique de ces deux races chromosomiques (voir figure 18).

Leucanthemum vulgare Lam. et *L. adustum* (Koch) Gremli ont des aires de répartition souvent juxtaposées. Comme l'époque de leur floraison commune est assez longue, le tétraploïde étant un peu plus précoce, on pourrait s'attendre à rencontrer de nombreux hybrides entre ces deux espèces. Tel n'est pas le cas: nous n'avons trouvé qu'une seule fois une plante hybride dans la nature, à la Clusette NE (témoin 676), au bas d'un éboulis calcaire. Il s'agissait d'un pentaploïde à 2n = 45 chromosomes. Une autre plante récoltée en 1956 à Champex VS (témoin 707), dans un éboulis siliceux, s'est probablement hybridée au jardin botanique. Des fixations faites en 1964 montrent qu'il s'agit d'un pentaploïde. La méiose de ces deux individus présentait les mêmes caractères que celle de nos hybrides pentaploïdes artificiels.

Nous n'avons jamais trouvé d'hybrides entre la ssp. *alpicola* et *L. adustum* qui sont cependant assez souvent en contact, ni entre *L. heterophyllum* et *L. vulgare* qui peuvent avoir des aires juxtaposées; par exemple, à la Grigna (Carlo Porta), le tétraploïde est abondant dans les prairies fauchées, l'octoploïde dans les stations naturelles qui les bordent.

Comme les croisements expérimentaux le démontrent, il ne s'agit pas d'incompatibilités physiologiques ni génétiques: les hybridations sont possibles et faciles à réaliser. Nous avons vu que les croisements se réalisent aussi en présence du pollen de l'individu que sera parent femelle, même si l'autofécondation est possible. Faut-il rechercher la cause de cette absence d'hybrides dans le comportement des insectes pollinisateurs dont Good (1956, p. 353) relève l'importance qu'ils peuvent avoir au point de vue évolutif tout en déplorant que l'étude n'en ait été que trop négligée?

D'après Leppik (1960), certains pollinisateurs sont sensibles non seulement à des différences de grandeur des fleurs ou capitules mais encore au nombre des fleurs

ligulées ou des pétales, d'où la sélection, dans bien des cas, d'idiotypes particuliers. La taille des capitules pourrait jouer ici le rôle déterminant. Les insectes qui pollinisent les marguerites sont très variés. D'après Howarth et Williams (1968), les insectes visiteurs sont (en Grande-Bretagne) divers Coléoptères, des Diptères (particulièrement des *Calliphoridae*, *Conopidae*, *Stratiomyiidae*, *Syrphidae*), des Hyménoptères (surtout des *Apidae*, spécialement *Halictus* sp.), des Lépidoptères et des Thysanoptères. D'après W. Matthey (communication orale), dans les environs de la tourbière du Cachot (NE), les marguerites (tétraploïdes) sont fréquemment visitées par des Syrphides et des Cryptocéphales, de mœurs plutôt sédentaires. Nous pensons que la majorité des insectes pollinisateurs des marguerites doivent être assez «casaniers» et ne se déplacer guère.

C'est ainsi seulement que peut s'expliquer l'isolement des populations morphologiques homogènes, mais assez différentes les unes des autres bien que géographiquement proches, que nous signalions chez les *L. adustum* des Alpes suisses (Favarger et Villard, 1965).

2. Hybrides avec *Leucanthemum atratum* (Jacq.) sens. lat.

a) avec *L. Halleri*, diploïde:

Hegi (1928, p. 622) signale l'existence d'hybrides naturels entre les deux espèces collectives, non sans préciser qu'ils sont rares: «Es werden beschrieben: *C. coronopifolium* Vill. × *C. Leucanthemum L.* (= *C. intersitum* Hausskn.) von verschiedenen Orten im Allgäu.» Dans la note originale, Haussknecht (1894) nommait *Leucanthemum intersitum* des plantes qui lui paraissaient intermédiaires entre ce qu'il appelait *L. vulgare* et *L. coronopifolium*. D'après la répartition géographique (voir Polatschek, 1966) et les stations indiquées (alpages), nous pensions qu'il ne pouvait s'agir que d'hybrides entre *L. Halleri* (Sut.) Polatschek et *L. adustum* (Koch) Gremli. Cependant la description trop succincte ne nous paraissait pas convaincante. De plus, Haussknecht dit expressément que la coronule des akènes est indistincte. Or, les hybrides expérimentaux que nous avons réalisés entre ces deux espèces collectives possèdent tous une coronule sur les akènes de la périphérie.

Les échantillons originaux de Haussknecht que nous avons pu étudier à Neuchâtel ont deux provenances.

Les premiers, datés du 6. 8. 1893, proviennent de l'Obermädelalpe et sont notés: «*Leucanthemum coronopifolium* × *vulgare* v. *montanum*, mit den Eltern.» A notre avis, il s'agit uniquement de *L. Halleri* assez grands (jusqu'à 25 cm), tels qu'on les trouve dans des stations fraîches et ombragées, sous des buissons, par exemple. Tous les akènes possèdent une coronule et le diamètre du pollen (épines comprises) vaut 28,1 $\pm$ 1,6 μ (moyenne et écart type de 50 grains), ce qui correspond bien au domaine du diploïde *L. Halleri*. De plus, le pollen est absolument normal, sans microcytes ni grains avortés.

Les seconds échantillons, datés du 24. 7. 1893, proviennent de la Linkersalpe et sont notés: «*Leucanthemum montanum* × *coronopifolium*.» Il s'agit de petits individus (au maximum 5 cm de haut) à souche très épaisse, aux feuilles basales assez larges, et qui doivent avoir été cueillies dans un éboulis mobile, où l'on peut trouver de telles formes aberrantes de *L. Halleri*. Le diamètre du pollen, calculé sur 50 grains, vaut 28,45$\pm$2,25 μ. Les akènes de ces plantes sont tous surmontés d'une coronule.

En conclusion, nous pensons que les plantes signalées par Haussknecht ne sont pas des hybrides mais des échantillons un peu aberrants de *L. Halleri* (Sut.) Polatschek.

Bien que nous les ayons recherchés très souvent là où les deux espèces collectives sont en contact, nous n'avons jamais rencontré d'hybrides naturels de *L. Halleri* avec un des représentants de *L. vulgare* sens. lat. C'est avec *L. adustum* que les contacts sont les plus fréquents. Nous avons souvent observé *L. Halleri* dans les éboulis, le lit des torrents coupant une pelouse alpine peuplée de *L. adustum*. Les deux espèces fleurissaient simultanément, parfois à moins d'un mètre l'une de l'autre, chacune dans son association végétale, mais jamais mélangées. Un croisement aussi peu équilibré peut-il donner naissance à des tétraploïdes? Nous en doutons. Nous n'en avons jamais trouvé quoique nous ayons recueilli et étudié cytologiquement plusieurs échantillons qui nous paraissaient être morphologiquement intermédiaires.

b) avec *L. atratum* sens. str., hexaploïde:

Dans les Alpes orientales, le *L. atratum* (Jacq.) Polatschek présente avec *L. adustum* (Koch) Gremli un certain degré de parenté morphologique qui n'est pas étranger aux nombreuses confusions dont ces deux taxa ont été l'objet.

Bien que nous n'ayons pas mis en évidence d'hybrides naturels de ce type, nous sommes persuadé qu'il en existe et qu'il y a probablement la possibilité d'un échange de gènes entre *atratum* et *vulgare* sensu lato, soit à la suite d'une introgression favorisée par la polyploïdie, soit à la suite d'un ancien croisement qui aurait donné naissance à un allohexaploïde: *L. atratum* (Jacq.) Polatschek.

D'autre part, nous avons réalisé le croisement artificiel de *L. atratum* (Jacq.) Polatschek avec *L. vulgare* Lam. sens. strict. et obtenu des hybrides pentaploïdes. Il est probable que ce type de croisement se réalise aussi spontanément.

c) avec *L. coronopifolium*, hexaploïde:

Nous avons pu constater dans la région de Ceillac (Hautes-Alpes), de Fenestrelle et de Prali (TO) (Alpes cottiennes), que *L. coronopifolium* Vill. se croise dans la nature avec *L. vulgare* Lam., donnant naissance à des hybrides pentaploïdes. Le caractère le plus constant de ces hybrides est la présence d'une coronule bien développée sur les akènes de la périphérie alors que les akènes du disque en sont dépourvus. (*L. vulgare* ne possède qu'une coronule très réduite quand elle existe. (Cf. p. 115.) Ce sont des plantes monocéphales, assez élevées, à hampe florale généralement longuement nue sous le capitule, à feuilles basilaires cunéiformes à spatulées, longuement pétiolées, à feuilles caulinaires cunéiformes à oblongues, progressivement sessiles vers le haut de la tige, les moyennes à base plus ou moins élargie, rarement un peu embrassantes et munies de longues dents. Toutes les feuilles sont munies de dents longues, aiguës, irrégulièrement espacées et courbées vers l'extérieur.

La méiose a été étudiée chez 3 individus (voir p. 158).

Ces hybrides sont fertiles, comme ceux que nous avons obtenus expérimentalement, et il est probable qu'il y a de nombreux croisements en retour avec les parents, d'où la possibilité dans ce cas aussi, d'une introgression des gènes d'une espèce dans le génome de l'autre.

Les akènes d'une plante récoltée à Ceillac (858, leg. C. Favarger), probablement

pentaploïde, ont donné naissance à des plantules qui avaient les nombres chromosomiques suivants:

2n ≈ 43, 46; 2n = 48, 49+2 B, 50 et 70. Il est probable qu'il s'agissait essentiellement de graines obtenues par autofécondation naturelle de l'hybride de première génération. (Comparer avec la F_2 d'hybrides artificiels du même type, p. 132.)

Enfin, les akènes récoltés sur une plante de *L. coronopifolium* de la région de Ceillac (Le Villard, 829, leg. C. Favarger), loin d'être hexaploïdes comme il était permis de le supposer, se sont révélées pentaploïdes: 7 avec 2n = 45 et 12 avec 2n ≈ 45. Ces akènes sont très certainement issus d'un croisement de la plante mère avec *L. vulgare* tétraploïde des prairies fauchées voisines.

Un dernier type d'hybrides naturels a été mis en évidence dans la région de Ceillac (Hautes-Alpes) où *L. coronopifolium* Vill. est parfois en contact avec un taxon octoploïde de *L. vulgare* sens. lat.: *L. cuneifolium* Legrand. Trois hybrides heptaploïdes ont été étudiés: Ceillac 65–1023 et 65–1060, leg. C. Favarger, et Ceillac 67–953, leg. M. Villard.

Morphologiquement, ces hybrides sont impossibles à distinguer de façon sûre des hybrides pentaploïdes précédents. Comme eux, ils ont une hampe florale longuement nue, des feuilles basales cunéiformes à longues dents, des feuilles caulinaires cunéiformes à oblongues munies de très longues dents aiguës, assez espacées et recourbées vers l'extérieur.

Leurs akènes périphériques possèdent une coronule aussi, alors que les akènes centraux en sont dépourvus. Mais ces hybrides se trouvent dans des stations naturelles, loin des prairies fauchées où croît le taxon tétraploïde.

Pour l'étude de la méiose, voir p. 159.

4.4 Conclusions

1. Les *Leucanthemum* sont à la fois autogames et allogames. Il nous paraît que l'allogamie, favorisée par la protandrie des fleurs du disque, est prépondérante. Les fleurs ligulées, dépourvues d'étamines, ont leurs stigmates réceptifs au même moment que les fleurs du disque (Howarth et Williams, 1968); elles aussi doivent donc en principe être fécondées par du pollen provenant d'un autre capitule.

2. Les phénomènes d'apomixie ne paraissent jouer aucun rôle chez les *Leucanthemum*. A notre connaissance, aucun auteur n'en a jamais signalé.

3. *Leucanthemum praecox* H-ič est une écospecies diploïde dont les variétés *praecox*, *alpicola* et *autumnale* sont des écotypes. En effet, ces trois variétés sont interfertiles. Or, dans la nature, des barrières écologiques et géographiques les empêchent d'échanger librement des gènes.

4. Il est peu probable que le *L. vulgare* tétraploïde ait pu prendre naissance grâce à un croisement entre diploïde et hexaploïde: les hybrides tétraploïdes que nous avons obtenus de cette façon ne ressemblent pas au tétraploïde naturel. Il leur manque surtout un caractère essentiel: l'élargissement basal des feuilles caulinaires moyennes, les oreillettes qui embrassent la tige. De plus, les feuilles de la base irrégulièrement lobées rappellent beaucoup celles du parent diploïde.

5. En revanche, il est probable que le *L. vulgare* est un autotétraploïde à la genèse duquel a participé un au moins des écotypes du *L. praecox:* certains hybrides entre ces deux espèces sont difficiles à distinguer morphologiquement d'un tétraploïde.

6. Il est très peu probable que *L. rotundifolium* ait participé à la genèse du *L. vulgare* tétraploïde. Par leur morphologie, les hybrides obtenus avec *L. praecox* ne rappellent en rien les tétraploïdes naturels.

7. L'hexaploïde *L. adustum* est peut-être né d'un croisement entre *L. vulgare* tétraploïde et *L. heterophyllum* octoploïde. Cette hypothèse peut prêter à discussion, étant donné le petit nombre d'hybrides obtenus (2).

8. Les rapports entre les deux espèces collectives *L. atratum* sens. lat. et *L. vulgare* sens. lat. sont éclairés par la réalisation des hybrides artificiels et la découverte d'hybrides naturels. Si une barrière de stérilité semble exister au niveau diploïde (rappelons que les hybrides artificiels sont presque complètement stériles à la F_1), il paraît en être autrement au niveau polyploïde. Les *L. atratum* et *L. coronopifolium* hexaploïdes peuvent se croiser avec le *L. vulgare* tétraploïde et le *L. cuneifolium* octoploïde.

Il est permis de supposer que le croisement est plus facile encore au niveau des hexaploïdes, entre *L. adustum* et *L. atratum* sens. str. aussi bien qu'avec *L. coronopifolium*, là où ces espèces sont en contact. Peut-être que l'introgression qui peut ainsi se réaliser n'est pas étrangère à la variabilité manifestée par *L. adustum.*

9. Nous avons mis en évidence un curieux phénomène de redoublement des chromosomes du gamète mâle, lorsqu'il est diploïde et qu'il féconde une oosphère d'un individu hexaploïde ou octoploïde, c'est-à-dire lorsque le déséquilibre est grand entre les génomes des deux parents. Le croisement réciproque est infructueux.

Ce redoublement peut s'expliquer de 3 façons:

a) Une fécondation illégitime par du pollen d'une plante tétraploïde. Nous pensons qu'il faut exclure cette possibilité étant donné les précautions prises et les vérifications effectuées.

b) Une fécondation par des gamètes non réduits. Cette possibilité implique soit l'existence d'une forte proportion de gamètes non réduits chez les diploïdes, soit l'existence d'un mécanisme favorisant, au moment de la fécondation, les gamètes non réduits. La première hypothèse nous paraît peu vraisemblable. En effet, nous aurions dû trouver alors des plantes triploïdes dans nos croisements entre des écotypes diploïdes. De plus, l'examen des tétrades aussi bien que du pollen des diploïdes ne révèle pas cette forte proportion de gamètes non réduits. La deuxième hypothèse pourrait s'expliquer par des propriétés physiologiques différentes (pression osmotique, par exemple), favorisant la croissance du tube pollinique.

c) Un mécanisme de redoublement des chromosomes au moment de la cytomixie. Shimotomai (1933) signale un phénomène analogue dans ses croisements de *Chrysanthemum* japonais, mais du côté femelle, lorsque le déséquilibre est grand entre les gamètes. Cet auteur a essayé en vain d'observer le redoublement dans le sac embryonnaire, immédiatement après la pollinisation. Pas plus que lui, nous ne pouvons expliquer de quelle façon ce redoublement aurait lieu.

C'est également ainsi que Söllner (1954) explique un phénomène semblable découvert en croisant des *Cerastium arvense* L. tétraploïdes et diploïdes: «Nous pensons

plutôt à un redoublement (endomitose?) du génome du parent à nombre chromosomique bas au moment de la fécondation.»

5. Cytologie

5.1 Méthodes

La méiose dans les cellules mères des microspores a été observée essentiellement sur des squashes au carmin acétique, après fixation à l'alcool acétique 3 : 1 ou au Carnoy. Le stade le plus favorable pour la fixation est le stade 2 de Preece et Wilcox (1966).

Les mitoses dans les pointes de racines ont été observées essentiellement grâce à deux techniques:

1. Prétraitement pendant 1 à 2 heures à l'α-bromo-naphtalène, selon O'Mara (1948), pour raccourcir les chromosomes, puis fixation et coloration comme ci-dessus:

2. Prétraitement à la 8-oxyquinoléine et coloration à l'orcéine acétique, une méthode de Tjio et Levan (1950) modifiée par Shimotomai et alii (1956) et utilisée par Tanaka (1959) pour l'étude du caryotype de divers *Chrysanthemum* japonais. Certaines préparations ont été rendues permanentes par la méthode de Bradley (1948): déshydratation par l'alcool absolu et montage dans l'euparal. Ces préparations sont déposées à l'Institut de botanique de Neuchâtel.

5.2 Caryogrammes

Nous avons cherché à définir le caryogramme de nos *Leucanthemum* dans l'espoir de reconnaître dans une hybride les chromosomes de chacun des parents, ainsi qu'a pu le faire Tanaka (1959) pour des *Chrysanthemum* d'Extrême-Orient. Nous avons travaillé essentiellement sur des métaphases mitotiques dans des pointes de racines prétraitées à l'oxyquinoléine. Nous avons choisi la méthode suivante:

1. Sélection d'une bonne plaque métaphasique où les chromosomes sont assez dispersés et disposés dans un seul plan;

2. Dessin des chromosomes en place qui sont numérotés:

3. Dessin très précis, à un fort grossissement (environ 5000 diamètres), à la chambre claire, de chaque chromosome préalablement amené au centre du champ visuel, pour éviter les déformations marginales;

4. Mesure, sur le dessin, de chaque bras le long de la ligne médiane (satellite non compris).

Les mesures ont été comparées grâce à la méthode indiquée par Tjio et Hagberg (1951): chaque chromosome est caractérisé par deux valeurs:

– la longueur relative (1) qui est, exprimé en %, le quotient de la longueur du chromosome par la longueur totale du complément,

– l'index (i) qui est le rapport des longueurs des bras exprimé en %. Théoriquement, les n couples de valeurs obtenues devraient pouvoir se grouper en n paires sans difficultés. Tel n'est pas le cas. Quel que fût le soin apporté à nos dessins, nous avons

obtenu des valeurs variables, même en effectuant le prétraitement dans des conditions rigoureusement identiques: même concentration d'oxyquinoléine (0,02 M), même température (12 °C), même temps (2 h), et en travaillant sur des diploïdes, plus

	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	l	i	l	i	l	i	l	i	l	i	l	i	l	i	l	i	l	i
1.	6,7	91	6,9	86	6,2	80	6,4	78	6,8	98	6,8	94	6,5	70	6,3	83	6,8	87
2.	6,6	85	6,5	93	5,9	90	6,2	94	6,1	85	6,5	82	6,1	86	6,1	98	6,1	93
3.	5,9	100	6,2	70	5,9	78	6	84	5,7	92	5,7	90	5,6	88	5,7	86	5,9	79
4.	*5,6*	*68*	5,6	86	*5,8*	*77*	5,6	83	*5,5*	*70*	5,7	80	5,5	72	5,7	79	5,9	80
5.	5,6	85	5,4	90	5,7	90	5,6	97	5,6	92	5,6	90	5,5	98	5,5	85	5,8	87
6.	5,2	81	4,8	92	5,2	94	5,6	81	5,3	83	5,2	78	5,4	68	5,4	89	5,6	100
7.	*5,3*	*75*	5,3	65	*5,4*	*59*	*5,4*	*59*	*5,1*	*54*	*5,1*	*55*	5,2	66	5,4	45	*4,9*	*73*
8.	4,8	85	4,8	96	5,1	92	5,1	85	5,1	73	4,8	66	5,2	87	5,1	85	4,8	86
9.	*4,4*	*66*	4,5	80	4,8	62	*4,7*	*73*	*4,7*	*84*	*4,6*	*82*	4,8	83	4,8	91	*4,4*	*68*

	10		11		12		13		14	
	l	i	l	i	l	i	l	i	l	i
1.	6,3	93	6,6	82	6,6	80	7	83	6,8	84
2.	6	90	6	92	6	80	6,4	92	6,2	92
3.	5,8	86	5,8	94	5,7	90	5,9	70	5,6	62
4.	*5,8*	*60*	5,7	66	*5,7*	*68*	*5,9*	*50*	*5,7*	*65*
5.	5,8	86	5,6	95	5,5	90	5,6	78	5,6	87
6.	5,1	95	5,4	84	5,2	85	4,8	81	5,3	96
7.	5,2	76	4,9	80	*5,2*	*60*	5,4	48	5,2	67
8.	5,1	84	5,2	92	5,1	75	4,7	69	4,9	84
9.	5	72	*4,7*	*65*	4,8	85	4,3	47	4,8	98

	15		16		17		18		19	
	l	i	l	i	l	i	l	i	l	i
1.	7,2	70	7,3	60	6,4	80	6,7	98	6,6	90
2.	6,3	99	6,3	75	6,2	89	6,1	90	6,1	91
3.	5,5	70	5,9	95	5,9	88	5,7	87	5,7	90
4.	*5,7*	*82*	*5,4*	*94*	5,8	70	*5,6*	*60*	*5,6*	*65*
5.	5,4	92	5,6	65	5,6	86	5,5	70	5,5	82
6.	5,1	76	5,3	84	5,4	89	5,2	75	5,4	94
7.	5,2	64	4,8	83	5	79	*5,2*	*61*	*5,5*	*58*
8.	5	85	4,8	93	5,1	94	5,2	93	4,9	100
9.	*4,6*	*63*	*4,7*	*85*	4,5	97	4,8	77	*4,6*	*68*

Tableau 4

Caryotypes

Les colonnes non séparées concernent un même individu. (Exemple: 1 à 4).

l = longueur relative de la paire (moyenne des 2 chromosomes).

i = index (moyenne des 2 chromosomes).

Les valeurs indiquées sont indiquées en italique lorsque nous avons vu un satellite au moins.

Leucanthemum praecox Horvatič
var. *autumnale* (St-Amans)
1–9: Arbaz VS

var. *alpicola* (Gremli)
10–12: Realp UR
13–14: Les Barthelémy NE

var. *praecox* Horvatič
15: Villiers NE
16: Savagnier NE

Leucanthemum Halleri (Sut.) Polatschek
17: Kandersteg BE
18–19: Thälifurke GR

faciles à observer. Nous avons apparié les chromosomes qui se ressemblaient le plus et calculé la moyenne de la valeur relative et de l'index pour chaque couple formé. Ces moyennes sont indiquées dans le tableau qui montre que les variations observées d'une métaphase à l'autre d'un même individu sont du même ordre de grandeur que celles observées

- d'un individu à l'autre de la même population,
- d'une variété à l'autre de *L. praecox* Horvatič,
- de *L. praecox* Horvatič à *L. Halleri* (Sut.) Polatschek.

Il nous a donc été impossible de définir un caryogramme de façon objective. En effet, les différences de taille entre les chromosomes sont très faibles (le plus petit a environ les deux tiers de la longueur du plus grand) et le centromère est toujours médian ou submédian, si bien que toute erreur de mesure est cause de confusions inextricables.

Il serait possible de choisir une plaque qui paraisse typique, après une observation attentive de nombreuse préparations excellentes et d'en donner le caryogramme comme représentatif de celui d'un taxon. C'est d'ailleurs ainsi qu'a procédé Tanaka (In litt.). Mais cette méthode ne nous paraît valable que lorsque les chromosomes d'un même complément sont assez différents les uns des autres.

L'examen du tableau 4 permet tout de même quelques constatations intéressantes:

1. Il existe chez *L. praecox* Horvatič comme chez *L. Halleri* (Sut.) Polatschek 3 paires de chromosomes à satellite (rarement tous visibles dans une même préparation).

2. Les chromosomes à satellite sont hétérobrachiaux (index variant généralement de 50 à 70%) alors que les autres sont plus ou moins métacentriques (index variant généralement de 80 à 100%).

3. Il y a chez les 2 espèces:

- 2 paires de chromosomes grands (longueur relative généralement >6),
- 3 paires de chromosomes moyens ($5{,}5<1<6$) dont 1 avec satellite,
- 3 paires de chromosomes petits ($4{,}8<1<5{,}5$) dont 1 avec satellite,
- 1 paire de chromosomes très petits ($1<4{,}8$) avec satellite.

Ces généralisations n'ont pas été possibles avec les polyploïdes.

5.3 Les chromosomes B

Favarger (1936 b) signalait chez 8 individus de l'espèce collective *L. vulgare* sens. lat. la présence de 1 à 3 chromosomes surnuméraires. Ceux-ci ne se trouvaient pas chez les diploïdes, mais uniquement chez les polyploïdes et leur fréquence croissait avec le degré de polyploïdie.

Nos propres observations confirment celles de Favarger. Nous n'avons trouvé qu'une seule fois un diploïde possédant un chromosome surnuméraire ($2n = 18+1$ B) en faisant germer les akènes d'un *L. praecox* var. *autumnale* récoltés à Liddes (VS). Nous sommes retourné dans la même station et avons compté les chromosomes de 15 plantes de la même population ainsi que ceux de 100 plantules obtenues par germination d'akènes récoltés au même endroit. Aucun de ces individus ne possédait de chromosomes B.

Nous estimons intéressant de refaire le tableau de Favarger (1963 b) en ajoutant à nos numérations celles de cet auteur et celles de Favarger et Villard (1965).

Degré de polyploïdie:	2×	4×	6×	8×
N. de populations concernées:	54	56	69	23
N. d'individus examinés:	215	63	81	31
N. d'individus avec chromosomes B:	1	6	8	13
Fréquence relative:	0,5%	9,5%	9,9%	41,9%

(Les octoploïdes comprennent *L. heterophyllum* et *L. cuneifolium.)*

Il convient de ne pas attacher une importance excessive aux fréquences indiquées, l'échantillonnage, pour les octoploïdes surtout, étant encore trop faible. Cependant, le fait est frappant: la fréquence des individus à chromosomes B augmente avec le degré de polyploïdie.

Le nombre de chromosomes B peut être assez élevé dans un même individu: nous avons compté 2n = 36 + 4 B chez un *L. vulgare* de Nax (VS) et 2n = 72 + 5 B chez un *L. heterophyllum* de Roncobello (BG, Italie).

5.4 Microsporogenèse des parents

A. De l'espèce collective *L. vulgare* Lam. sens. lat.

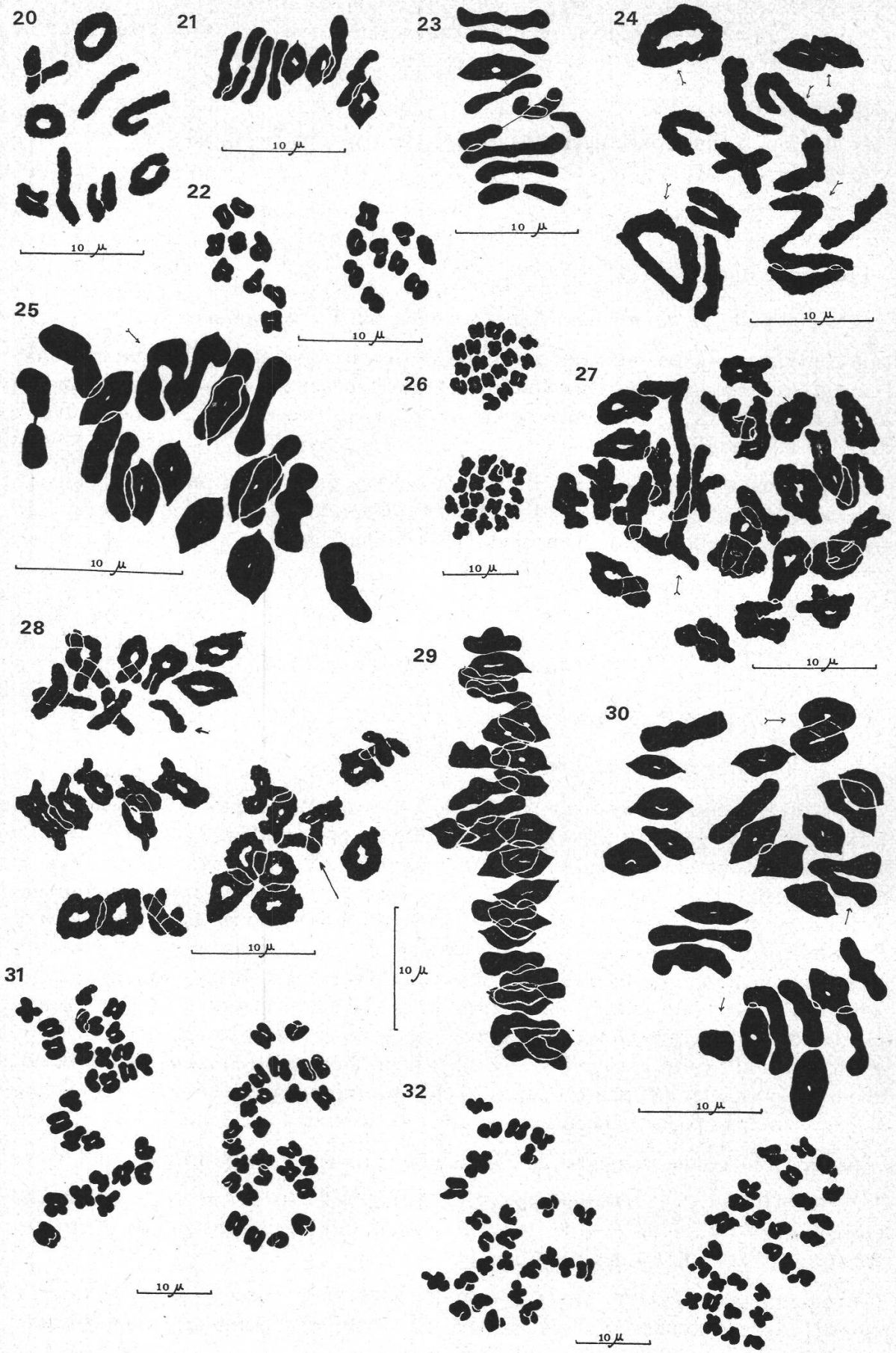
1. Diploïdes (n = 9): *L. praecox* H-ič.

Nos observations ne font que confirmer celles de Favarger (1959) et celles de Favarger et Villard (1965). Quel que soit l'écotype considéré, il se forme toujours 9 bivalents, droits ou en anneau à la diacinèse (fig. 20–23). La division est régulière et la deuxième anaphase mène toujours à la formation de 4 microspores contenant 9 chromosomes chacune. Les anomalies de la cytodiérèse signalées en 1956 chez des diploïdes par Duckert et Favarger sont donc de nature accidentelle, dues peut-être à une fixation trop tardive après la récolte des plantes. Nous avons en effet observé des troubles du mécanisme fusorial et des phénomènes de cytomixie chez des plantes diploïdes coupées vers 16 heures, mises dans l'eau vers 20 heures et fixées le surlendemain après un séjour d'environ 1 heure hors de l'eau. Une seule fois, nous avons observé une métaphase II avec 10 chromosomes sur une plaque, 8 sur l'autre. Il s'agissait aussi d'une particularité à caractère purement accidentel.

Nous avons étudié la méiose de 50 individus provenant de 20 localités différentes:

Suisse: Armont NE, Dombresson NE, Neuchâtel, St-Martin NE, Villiers NE, Gorges de l'Areuse NE, Ardez GR, Savognin GR, Tiefencastel GR, Lenz GR, Realp UR, Nax VS, Liddes VS, Grimsel VS.

Etranger: Ecot (France, Doubs), Entraigues (France, Indre), Pic du Midi de Bigorre (France, Pyrénées), Col de Jau (France, Pyrénées-Orientales), Mäls (Liechtenstein), Lochenstein (Allemagne, Wurtemberg).



Figures 20–32

2. Tétraploïdes (n = 18): *L. vulgare* Lam.

Böcher et Larsen (1957) ainsi que Favarger (1959) signalaient une méiose régulière, sans multivalents. (Chaque étude ne concernait qu'une seule population.) En 1959 (Favarger et Villard), nous faisions état de tétravalents, presque toujours 1 à 3 par cellule mère. Nous avons précisé l'étude de la méiose et obtenu les résultats figurés dans le tableau 5.

Tableau 5

Configurations méiotiques chez *L. vulgare* Lam.

Configurations	Fréquences %	Remarques
18_{II}	41	Nombre de cellules mères observées: 200
$1_{IV}+16_{II}$	30	Nombre d'individus concernés: 16
$16_{II}+1_{III}+1_{I}$	3	
$2_{IV}+14_{II}$	15	Nombre de populations concernées:16
$3_{IV}+12_{II}$	7	
$4_{IV}+10_{II}$	3,5	
$5_{IV}+8_{II}$	0,5	

Suisse: St-Martin NE, Savagnier NE, Nods BE, Gabi VS, Ardez GR, Lavin GR, Realp UR, Churfirsten SG.

Etranger: Pic du Jer (France, Pyrénées), Pic Péric (France, Pyrénées-Orientales), Col de la Pierre plantée (France, Hérault), Grigna (Italie, CO), Bratislava (Tchécoslovaquie), Porvoo, Suomenhylä (Finlande, J. bot. Helsinki), Smolandia (Suède, J. Bot. Lund), Udine (Italie).

La méiose, régulière, aboutit à la formation de tétrades normales, chaque microspore contenant 18 chromosomes (fig. 24–26).

Le tableau 5 appelle les remarques suivantes:

1. Les configurations à $16_{II}+1_{III}+1_{I}$ sont à rapprocher de celles à $16_{II}+1_{IV}$. Le tétravalent «potentiel» ne s'est pas formé, l'un des quatre partenaires homologues restant à l'état d'univalent.

2. Le nombre de tétravalents peut être assez élevé: jusqu'à 5 par cellule mère (sur 9 possibles).

3. Les cellules mères dépourvues de tétravalents sont moins fréquentes (41 %) que celles possédant 1 à 5 tétravalents (59 %).

L. praecox var. *alpicola* (Gremli). Fig. 20. Diacinèse à 9 bivalents. Fig. 21. Métaphase I à 9 bivalents. Fig. 22. Métaphase II regulière.

L. praecox var. *autumnale* (St-Amans). Fig. 23. Métaphase I à 9 bivalents dont l'un se divise précocement.

L. vulgare Lam. Fig. 24. Diacinèse à $5_{IV}+8_{II}$. Fig. 25. Métaphase I à $1_{IV}+16_{II}$. Fig. 26. Métaphase II régulière.

L. adustum (Koch) Gremli. Fig. 27. Diacinèse à $1_{IV}+25_{II}$. Fig. 28. Diacinèse à $1_{III}+25_{II}+1_{I}$. Fig. 29. Métaphase I à 27 bivalents. Fig. 30. Métaphase I à $1_{IV}+1_{III}+23_{II}+1_{I}$. Fig. 31. Métaphase II régulière. Fig. 32. Métaphase II anormale à 28+26 chromosomes.

De ceci, nous inférons que le tétraploïde est certainement un autotétraploïde intervariétal, né peut-être de deux écotypes diploïdes.

3. Hexaploïdes (n = 27): *L. adustum* (Koch) Gremli.

Personne, à notre connaissance, n'avait encore étudié la méiose des marguerites hexaploïdes. Les résultats de nos observations sont figurés dans le tableau 6.

Tableau 6

Configurations méiotiques chez *L. adustum* (Koch) Gremli

Configurations	Fréquences %		Remarques
27_{II}	54	56	Nombre de cellules mères observées: 200
$26_{II}+2_{I}$	2		
$1_{IV}+25_{II}$	22,5	29,5	Nombre d'individus concernés: 14
$25_{II}+1_{III}+1_{I}$	7		
$2_{IV}+23_{II}$	8,5	14	Nombre de populations concernées: 11
$1_{IV}+23_{II}+1_{III}+1_{I}$	4,5		
$23_{II}+2_{III}+1_{I}$	1		
$1_{IV}+21_{II}+2_{III}+2_{I}$	0,5	0,5	

Suisse: Pertuis NE, Chasseral BE, Orvin BE, Tiefencastel GR, Lenz GR, Corviglia/St-Moritz GR, Solalex/Bex VD.

Etranger: Umbrail (Italie, SO), Creux de Praffion et Fierney, région du Crêt de la Neige (France, Ain).

La méiose est en général régulière (fig. 27–32). Cependant, la présence d'univalents dans un nombre de cas non négligeable (15% des cellules mères étudiées), peut perturber la microsporogenèse et mener à la formation de tétrades anormales avec micronuclei (univalents éliminés dans le cytoplasme) et même à l'avortement de certaines microspores. Il n'y a cependant que moins de $1^0/_{00}$ de grains de pollen avortés ou microcytes.

Ce comportement explique bien que puissent se former des aneuploïdes. Favarger (1959) cite des hypohexaploïdes à 2n = 52 provenant de Mürren BE. La formation d'hyperploïdes est également expliçable. Nous avons trouvé 2 plantules à 2n = 56 + 1–2 B en faisant germer des graines récoltées sur une plante hexaploïde à Bessans (France, Savoie).

Nous ferons les remarques suivantes au sujet du tableau 6:

1. Nous n'avons jamais vu d'hexavalents.

2. Les cellules mères dépourvues de multivalents sont les plus fréquentes (56%).

3. Le nombre des univalents est presque toujours égal à celui des trivalents. Ici aussi, nous pensons qu'il s'agit de «tétravalents potentiels».

4. Le nombre des tétravalents dépasse rarement 2. Il faut remarquer que les fréquences des cellules mères à 1 et 2 tétravalents sont très proches de celles indiquées pour les tétraploïdes (tableau 5).

Ces faits nous permettent de formuler les hypothèses suivantes:

a) l'hexaploïde serait né d'un croisement entre un tétraploïde (autotétraploïde intervariétal) et d'un diploïde, après redoublement des chromosomes du triploïde résultant. Ainsi s'expliqueraient et la présence et la fréquence relative des tétravalents, de même que la viabilité des hypohexaploïdes formés accidentellement;

b) l'hexaploïde serait né d'un croisement entre un tétraploïde et un octoploïde. Les tétravalents proviendraient alors soit de l'octoploïde qui serait un amphitétraploïde, hypothèse extrêmement peu probable, soit d'un appariement de 4 chromosomes provenant des 2 génomes et révélant une étroite parenté des tétraploïdes et octoploïdes.

4. Octoploïdes (n = 36): *L. heterophyllum* (Willd.) D.C.

La méiose des octoploïdes n'avait pas encore été étudiée. Le tableau 7 résume nos obsérvations.

Tableau 7

Configurations méiotiques chez *L. heterophyllum* (Willd.) D.C.

Configurations	Fréquences %		Remarques
36_{II}		64	Nombre de cellules mères observées: 1000
$1_{IV}+34_{II}$	20	26	Nombre d'individus concernés: 10
$24_{II}+1_{III}+1_{I}$	6		
$2_{IV}+32_{II}$	4	7	Nombre de populations concernées: 6
$1_{IV}+32_{II}+1_{III}+1_{I}$	3		
$3_{IV}+30_{II}$	0	2	
$2_{IV}+30_{II}+1_{III}+1_{I}$	2		
$2_{IV}+28_{II}+2_{III}+2_{I}$		1 (?)	

Suisse: Alpe Bolla TI, Arzo TI.

Italie: Lago di Braies BZ, Grigna meridionale CO, Pizzocolo BS, Cima di Tombea BS.

La méiose est le plus souvent régulière (fig. 33–34). Nous avons compté plusieurs fois 2 groupes de 36 chromosomes à la métaphase II. Les tétrades sont régulières et le pollen normal.

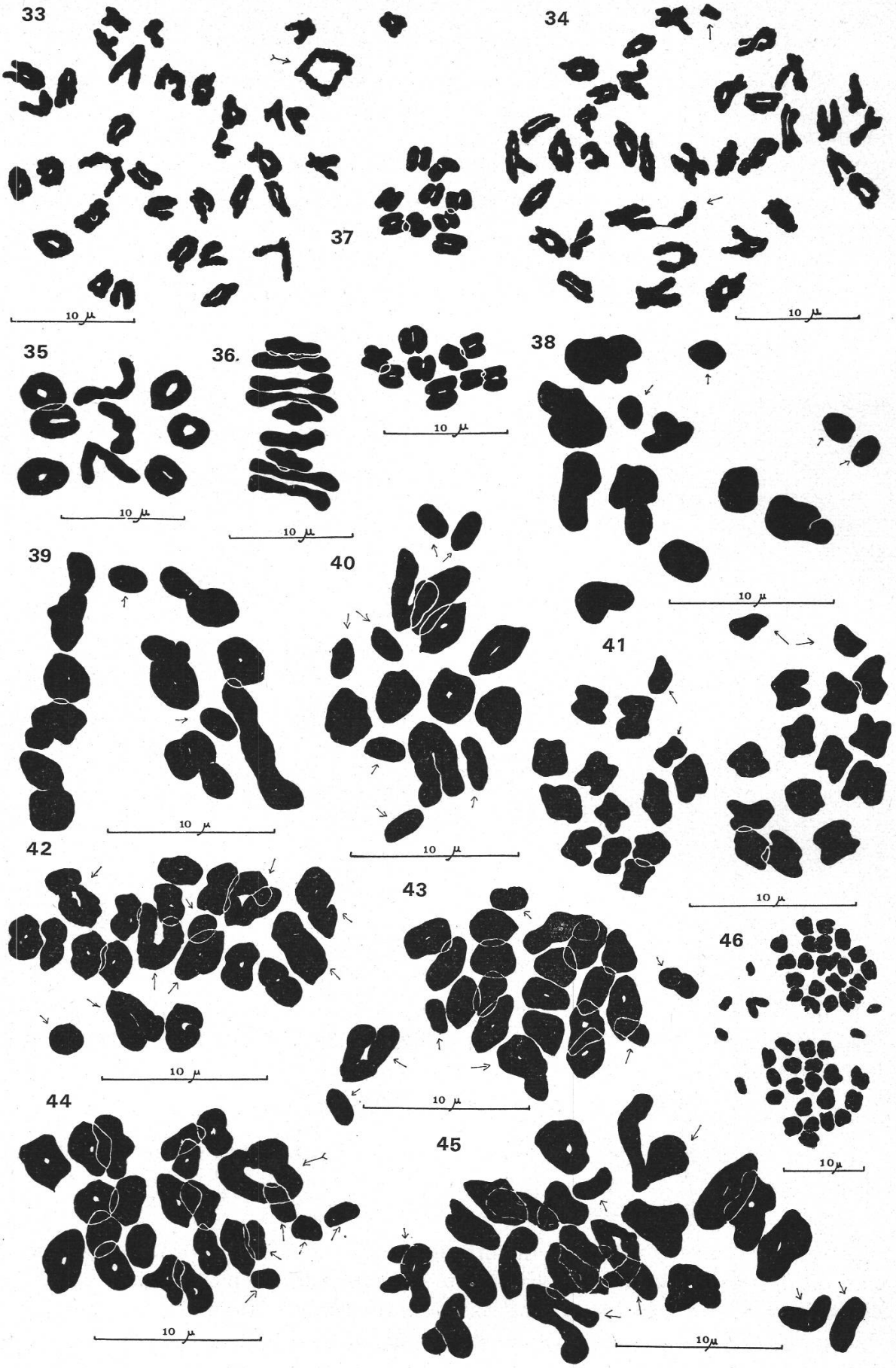
Le tableau 7 appelle quelques remarques:

1. Nous n'avons jamais vu de multivalents où seraient associés plus de 4 chromosomes.

2. Les cellules mères dépourvues de multivalents sont les plus fréquentes (64%).

3. Les multivalents apparaissent surtout dans les cellules en prophase. L'association n'est le plus souvent que temporaire: elle persiste rarement au-delà de la diacinèse et les métaphases I sont le plus souvent formées de bivalents seulement.

4. La proportion de cellules ayant 1 ou plusieurs «tétravalents potentiels» est plus faible que celle, correspondante, des hexaploïdes et des tétraploïdes.



Figures 33–46

Que tirer de ces valeurs au sujet de l'origine des octoploïdes? L'hypothèse d'un croisement entre un hexaploïde et un diploïde suivi du redoublement des chromosomes du tétraploïde résultant n'est pas à rejeter, mais il nous paraît impossible de dire maintenant quelle est la part prise par les diverses races de *L. vulgare* sens. lat. dans la genèse de ce taxon.

L'étude ci-dessus a été faite alors que nous ne connaissions pas le deuxième taxon octoploïde dont nous nous sommes occupé par la suite: *Leucanthemum cuneifolium* Legrand. Nous avons vu, à la méiose d'un individu de cette espèce, fixé dans la nature près de Ceillac (Hautes-Alpes), 36 bivalents et, 1 fois, 34 bivalents + 4 univalents. La méiose nous a paru régulière. Le pollen est normalement constitué, à l'exception d'une très faible proportion de microcytes (moins de 1 %).

Les remarques faites pour *L. heterophyllum* nous paraissent valables pour cette espèce aussi.

B. De l'espèce collective *L. atratum* (Jacq.) sens. lat.

1. Diploïdes (n = 9): *L. Halleri* (Sut.) Polatschek.

Il se forme toujours 9 bivalents, droits ou en anneau à la diacinèse. La division est régulière et mène toujours à la formation de 4 microspores contenant 9 chromosomes chacune. Les tétrades sont régulières et le pollen est bien conformé.

Nous avons étudié la méiose de 8 individus provenant de 6 localités suisses: Hohgant BE, Kandersteg (Stock) BE, Klausen UR, Pilate LU, Gumen GL et Cresta GR.

2. Hexaploïdes (n = 27): *L. coronopifolium* Vill.

Nous avons étudié la microsporogenèse de 3 individus (Villard, 1968). Rappelons que la méiose est régulière et qu'il se forme généralement 27 bivalents mais aussi 25 bivalents + 1 tétravalent.

C. De *L. rotundifolium* (W.K.) D.C.

Espèce diploïde à n = 9, selon Shimotomai (1938) et Zelený (1965). La méiose n'avait, à notre connaissance, pas encore été étudiée. Nous avons vu toujours 9 bivalents droits ou en anneau à la diacinèse. La division est régulière et il se forme toujours 2 groupes de 9 à la métaphase II, 4 microspores à 9 chromosomes chacune (fig. 35–37). Les tétrades sont régulières et le pollen bien conformé. Nous avons étu-

L. heterophyllum (Willd.) D.C. Fig. 33. Diacinèse à $1_{IV}+34_{II}$. Fig. 34. Diacinèse à $1_{III}+34_{II}+1_{I}$.

L. rotundifolium (W.K.) D.C. Fig. 35. Diacinèse à 9 bivalents. Fig. 36. Métaphase I à 9 bivalents. Fig. 37. Métaphase II régulière.

Hybride triploïde. Fig. 38. Début de métaphase I avec $5_{III}+4_{II}+4_{I}$. Fig. 39. Métaphase I à $7_{III}+2_{II}+2_{I}$. Fig. 40. Métaphase I à $2_{III}+7_{II}+7_{I}$. Fig. 41. Métaphase II à 14+13 chromosomes, un de chaque plaque équatoriale étant déjà divisé.

Hybride pentaploïde du premier type. Fig. 42. Métaphase I à $7_{III}+11_{II}+2_{I}$.

Hybride pentaploïde du deuxième type. Fig. 43. Métaphase I à $2_{III}+17_{II}+5_{I}$. Fig. 44. Métaphase I à $1_{IV}+18_{II}+5_{I}$. Fig. 45. Métaphase I à $3_{III}+16_{II}+4_{I}$. Fig. 46. Métaphase II à 20+21+4 chromosomes déjà divisés au voisinage de l'équateur.

dié la méiose de 3 individus provenant de graines récoltées dans la nature et provenant de: Montes Belanské Tatry (Kosiče), Tanap (Bratislava) et Sivy vrch (Bratislava).

5.5 Microsporogenèse des hybrides

A. Hybrides obtenus entre les diverses races chromosomiques *L. vulgare* sens. lat.

1. Diploïdes: Nous avons dit (p. 125) que la méiose de ces hybrides est absolument normale.

2. Triploïdes: *(L. vulgare × L. praecox)*

L'étude de la méiose de ces hybrides révèle une grande parenté structurale des chromosomes de leurs parents. Les triploïdes se comportent comme des autotriploïdes: on peut observer des univalents, des bivalents et un grand nombre de trivalents (fig. 38–41). Le comportement est le même quelle que soit la variété diploïde utilisée pour le croisement (tableau 8.).

Tableau 8

Configurations méiotiques chez des triploïdes

Configurations	Fréquences %	Remarques
9_{III}	11,1	Nombre de cellules
$8_{III}+1_{II}+1_{I}$	7,4	mères observées: 54
$7_{III}+2_{II}+2_{I}$	38,9	
$6_{III}+3_{II}+3_{I}$	16,7	Nombre d'individus
$5_{III}+4_{II}+4_{I}$	20,4	concernés: 6
$4_{III}+5_{II}+5_{I}$	5,5	

Il est probable que la fréquence observée des cellules mères à 9 trivalents est un peu exagérée par le fait qu'elle est la plus facile à comprendre et que nous ne tenons compte ici que des configurations qui ne prêtaient à aucune ambiguïté.

A l'anaphase I, les univalents se répartissent au hasard à chaque pôle. Ils restent parfois à l'équateur où ils subissent très souvent une division précoce (fig. 41).

Nous avons observé à la métaphase II les groupes de chromosomes suivants: 13+14, 12+15, 11+16, 10+17, 13+13 et 1 univalent déjà divisé à l'équateur, 11+15 et 1 univalent déjà divisé à l'équateur. Nous avons vu quelquefois un pont chromatique à l'anaphase I et même une fois à l'anaphase II.

Ces irrégularités ont pour conséquence la formation de tétrades anormales renfermant quelques micronuclei. Voici les fréquences des divers types observés sur 100 tétrades provenant de 2 individus:

Tétrades à	4 noyaux (normales)	: 53 %
	4 noyaux+1 micronucleus	: 38 %
	4 noyaux+2 micronuclei	: 5 %
	4 noyaux+3 micronuclei	: 1 %
Diades (gamètes non réduites)		: 3 %

Le pollen est cependant bien conformé en général. Nous n'avons trouvé que 4 à 6% de microcytes ayant le plus souvent un diamètre de 8 à 16 μ alors que le diamètre des microspores normales varie entre 23 et 32 μ (épines comprises).

3. Pentaploïdes:

a) Pentaploïde du premier type. Issu du croisement entre *L. vulgare* tétraploïde (gamète non réduit) et *L. praecox* diploïde.

Nous avons pu observer à la méiose les configurations suivantes (fig. 42).:

$7_{III}+11_{II}+2_{I}$	2 fois
$6_{III}+12_{II}+3_{I}$	1 fois
$1_{IV}+6_{III}+10_{II}+3_{I}$	1 fois
$1_{IV}+3_{III}+13_{II}+6_{I}$	1 fois

Nous avons vu 2 fois 1 pentavalent dans des diacinèses dont une partie prêtait malheureusement à confusion.

Les chromosomes se répartissent assez régulièrement à chaque pôle. Nous avons observé à la métaphase II les groupes suivants:

22+23, 21+24, 25+ ?.

On peut observer parfois des univalents en retard, qui se divisent souvent précocement.

Malgré ces anomalies, la proportion de microcytes est faible: moins de 1%, et la majorité des grains de pollen sont bien conformés, mesurant 26 à 34 μ (épines comprises).

b) Pentaploïdes du deuxième type. Issus du croisement entre *L. adustum* hexaploïde et *L. praecox* diploïde, avec redoublement des chromosomes du gamète mâle.

Ce qui frappe d'emblée lors de l'étude de la méiose, c'est le grand nombre de bivalents formés (tableau 9). Si l'on compte les tétravalents pour 2 bivalents et les trivalents pour 1 bivalent+1 univalent, on s'aperçoit du fait que:

1. le nombre des univalents varie de 1 à 9,

2. le nombre des bivalents «potentiels» n'est jamais inférieur à 18 et varie de 18 à 22 (fig. 43–45).

Il y a donc tendance très nette à un appariement maximum qui implique à la fois autosyndèse et allosyndèse, ce qui révèle une grande parenté structurale des chromosomes des deux parents.

Les univalents se répartissent au hasard à chaque pôle. Ils restent parfois à l'équateur où ils subissent très fréquemment une division précoce (fig. 46). Nous avons observé à la métaphase II les groupes de chromosomes suivants: 22+23, 21+24, 20+25, 19+25 et 1 univalent à l'équateur, 20+23 et 2 univalents à l'équateur, 22+22 et

Tableau 9

Configurations méiotiques chez des pentaploïdes du 2e type

Configurations	Fréquences observées	Bivalents potentiels	Fréquences %
$22_{II}+1_{I}$	1	22	7,4
$1_{III}+21_{II}+1_{I}$	1		
$21_{II}+3_{I}$	2	21	7,4
$20_{II}+5_{I}$	1	20	29,6
$1_{IV}+18_{II}+5_{I}$	1		
$1_{III}+19_{II}+4_{I}$	2		
$2_{III}+18_{II}+3_{I}$	2		
$1_{IV}+2_{III}+16_{II}+3_{I}$	2		
$19_{II}+7_{I}$	0	19	33,3
$2_{IV}+1_{III}+14_{II}+6_{I}$	1		
$2_{III}+17_{II}+5_{I}$	3		
$3_{III}+16_{II}+4_{I}$	3		
$4_{III}+15_{II}+3_{I}$	0		
$5_{III}+14_{II}+2_{I}$	2		
$1_{IV}+5_{III}+12_{II}+2_{I}$	1		
$18_{II}+9_{I}$	1	18	22,2
$1_{III}+17_{II}+8_{I}$	0		
$2_{III}+16_{II}+7_{I}$	1		
$3_{III}+15_{II}+6_{I}$	2		
$1_{IV}+4_{III}+12_{II}+5_{I}$	1		
$5_{III}+13_{II}+4_{I}$	1		

Nombre de cellules mères observées: 28

Nombre d'individus concernés: 6

1 univalent déjà divisé à l'équateur, 21+22 et 2 univalents divisés à l'équateur, 21+23 et 1 univalent divisé à l'équateur, 20+23 et 2 univalents divisés à l'équateur, 19+23 et 3 univalents divisés à l'équateur, 21+24 et 3 univalents divisés à l'équateur, 20+21 et 4 univalents déjà divisés à l'équateur.

Ces irrégularités ont pour conséquence la formation de tétrades anormales. Voici les fréquences des différents types observés sur 500 tétrades provenant de 5 individus:

Tétrades à	4 noyaux (normales)	44 %
	4 noyaux +1 micronucleus	31,6
	4 noyaux +2 micronuclei	14,4
	4 noyaux +3 micronuclei	5,8
	4 noyaux +4 micronuclei	1,8
	4 noyaux +5 micronuclei	0,8
Triades (1 gamète non réduit)		0,2
	+2 micronuclei	0,2
	+3 micronuclei	0,2
	+6 micronuclei	0,2
Diades (2 gamètes non réduits)		0,2
5 noyaux (à peu près égaux)		0,2
	+3 micronuclei	0,2
6 noyaux égaux	+7 micronuclei	0,2

Cependant, les microspores sont en général bien conformées. Il se forme quelques microcytes dont le diamètre varie le plus souvent entre 8 et 18 μ, dans une proportion voisine de 1 %. (Dans 2 cas, cette proportion s'élevait à 3,5 % et 5,8 %.) Les grains de pollen normaux ont un diamètre variant entre 26 et 42 μ (épines comprises).

c) Pentaploïdes du troisième type. Issus du croisement entre *L. adustum* hexaploïde et *L. vulgare* tétraploïde.

Les configurations observées à la méiose sont rassemblées dans le tableau 10. Il est intéressant de constater que ce sont les mêmes structures que chez les pentaploïdes du type précédent (fig. 47–49). La tendance à un appariement maximum est à peine moins marquée ici.

Tableau 10

Configurations méiotiques chez des pentaploïdes du 3e type

Configurations	Fréquences observées	Bivalents potentiels	Fréquences %
$22_{II}+1_{I}$	0	22	0
$21_{II}+3_{I}$	0	21	1,7
$1_{IV}+2_{III}+17_{II}+1_{I}$	1		
$20_{II}+5_{I}$	11	20	22
$1_{IV}+18_{II}+5_{I}$	1		
$1_{III}+19_{II}+4_{I}$	1		
$19_{II}+7_{I}$	14	19	52,5
$1_{IV}+17_{II}+7_{I}$	1		
$1_{III}+18_{II}+6_{I}$	9		
$2_{III}+17_{II}+5_{I}$	5		
$3_{III}+16_{II}+4_{I}$	1		
$4_{III}+15_{II}+3_{I}$	1		
$18_{II}+9_{I}$	7	18	22
$2_{III}+16_{II}+7_{I}$	1		
$1_{IV}+2_{III}+14_{II}+7_{I}$	1		
$1_{III}+17_{II}+8_{I}$	3		
$3_{III}+15_{II}+6_{I}$	1		
$3_{III}+14_{II}+8_{I}$	1	17	1,7

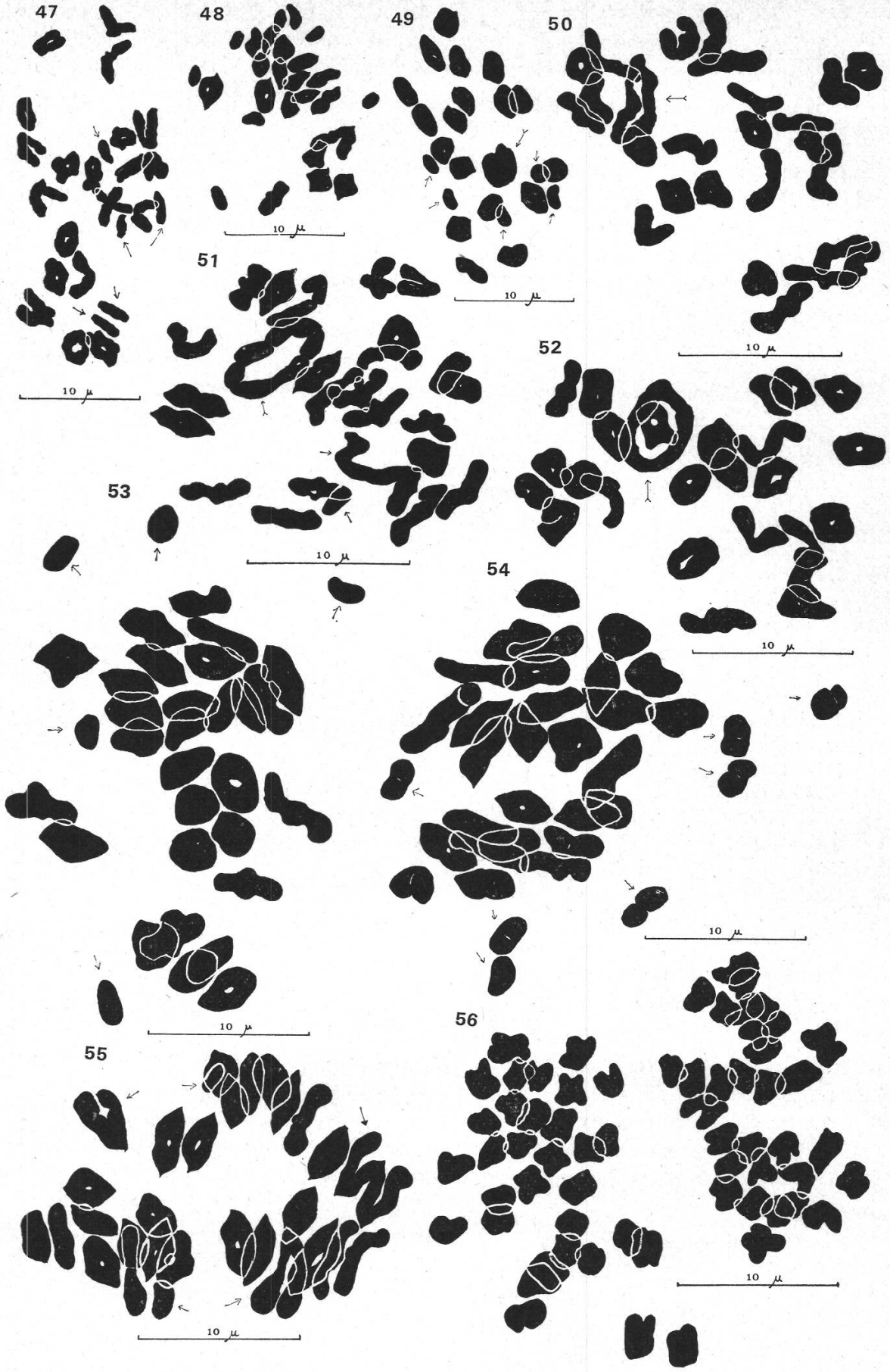
Nombre de cellules mères observées: 59

Nombre d'individus concernés: 6

Nous avons observé à la métaphase II les groupes de chromosomes suivants: 22+23, 21+24, 20+25, 19+26. Les univalents formés restent parfois à l'équateur où ils peuvent se diviser précocement.

Il se forme des tétrades anormales renfermant un certain nombre de micronuclei. Voici les fréquences des différents types observés sur 400 tétrades provenant de 4 individus:

Tétrades à 4 noyaux (normales)	64 %
+1 micronucleus	20,5
+2 micronuclei	5,75
+3 micronuclei	2,0
+4 micronuclei	0,25
+5 micronuclei	0,25



Figures 47–56

Triades (1 gamète non réduit)	2,75%
+1 micronucleus	0,75
Triades (noyaux à peu près égaux)	0
+1 micronucleus	0,25
5 noyaux (à peu près égaux)	1,75
+1 micronucleus	1,0
+3 micronuclei	0,25
6 noyaux (à peu près égaux)	0,25
+2 micronuclei	0,25

Cependant, les microspores sont en général bien conformées. Il se forme quelques microcytes, dans une proportion viosine de 2%. (Dans 1 cas, cette proportion s'élevait à 4,3%.) Les grains de pollen normaux ont un diamètre variant entre 24 et 42 μ (épines comprises).

4. Hexaploïdes:

a) Hexaploïdes du premier type. Issus du croisement entre *L. heterophyllum* octoploïde et *L. praecox* diploïde, avec redoublement des chromosomes du gamète mâle.

La méiose de ces hybrides rappelle celle des hexaploïdes naturels (tableau 11) (fig. 50–51).

Tableau 11

Configurations méiotiques chez des hexaploïdes du 1er type

Configurations	Fréquences observées	Fréquences %
27_{II}	7	53,5
$26_{II}+2_{I}$	8	
$1_{IV}+25_{II}$	4	28,6
$25_{II}+1_{III}+1_{I}$	2	
$25_{II}+4_{I}$	2	
$2_{IV}+23_{II}$	0	10,7
$2_{IV}+22_{II}+2_{I}$	1	
$1_{IV}+23_{II}+1_{III}+1_{I}$	2	
$3_{IV}+20_{II}+2_{I}$	1	3,6
$2_{IV}+20_{II}+2_{III}$	1	3,6

Nombre de cellules mères observées: 28

Nombre d'individus concernés: 6

A la métaphase II, les chromosomes forment le plus souvent 2 groupes de 27. Nous avons observé également les groupes suivants: 26+28, 25+29, 24+29 et 1 univalent à l'équateur.

Hybride pentaploïde du troisième type. Fig. 47. Diacinèse à $20_{II}+2_{I}$. Fig. 48. Métaphase I à $1_{III}+17_{II}+8_{I}$. Fig. 49. Métaphase I à $1_{IV}+18_{II}+5_{I}$.

Hybride hexaploïde du premier type. Fig. 50. Métaphase I à $1_{IV}+25_{II}$. Fig. 51. Métaphase I à $1_{IV}+1_{III}+23_{II}+1_{I}$.

Hybride hexaploïde du deuxième type. Fig. 52. Diacinèse à $1_{IV}+25_{II}$.

Hybride heptaploïde. Fig. 53. Métaphase I à $29_{II}+5_{I}$. Fig. 54. Métaphase I à $28_{II}+7_{I}$. Fig. 55. Métaphase I à $1_{V}+2_{III}+25_{II}+2_{I}$. Fig. 56. Métaphase II à 31+32 chromosomes.

Les tétrades formées sont normales en majorité, comme le montrent les fréquences ci-dessous, observées sur 400 tétrades provenant de 4 individus:

Tétrades à 4 noyaux (normales)		85 %
	+1 micronucleus	14,5
	+2 micronuclei	0,5

Les microspores sont bien conformées, mesurant 29 à 42 μ (épines comprises). Il n'y a que très peu de microcytes: moins de 5 $^0/_{00}$.

b) Hexaploïdes du deuxième type. Issus du croisement entre *L. vulgare* tétraploïde et *L. heterophyllum* octoploïde.

La méiose de ces hybrides rappelle, elle aussi, celle des hexaploïdes naturels (tableau 12) (fig. 52).

Tableau 12

Configurations méiotiques chez des hexaploïdes du 2e type

Configurations	Fréquences observées	Fréquences %
27_{II}	4	38,4
26_{II} $+2_{I}$	1	
$1_{IV}+25_{II}$	4	38,4
$25_{II}+1_{III}+1_{I}$	1	
$2_{IV}+23_{II}$	1	15,4
$1_{IV}+23_{II}+1_{III}+1_{I}$	1	
$24_{II}+2_{III}$	1	7,7

Nombre de cellules mères observées: 14

Nombre d'individus concernés: 1

A la métaphase II, les chromosomes forment le plus souvent 2 groupes de 27. Nous avons cependant observé aussi les groupes: 28+26 et 29+25.

Il ne se forme que très peu de tétrades anormales. Voici les fréquences des différents types observés sur 100 tétrades provenant d'un individu (le second est mort avant que nous ayons pu étudier la méiose):

Tétrades à 4 noyaux (normales)		82 %
	+1 micronucleus	12
	+2 micronuclei	1
	+3 micronuclei	1
5 noyaux (à peu près égaux)		3
6 noyaux (à peu près égaux)		1

Les microspores sont cependant bien conformées en général. Nous n'avons vu que 1 % de microcytes. Diamètre des grains de pollen: 31 à 40 μ.

5. Heptaploïdes: Croisements de *L. adustum* et *L. heterophyllum*

L'étude de la méiose de ces hybrides révèle une grande parenté structurale des chromosomes des deux parents, hexaploïde et octoploïde. Les bivalents sont en majorité. On trouve souvent des trivalents, quelquefois des tétravalents et des pentavalents (fig. 53–55). Les chromosomes tendent à s'apparier au maximum: nous n'avons pas vu plus de 9 univalents par cellule mère. Le tableau 13 montre quelques configurations élucidées avec certitude à la méiose.

Tableau 13

Configurations méiotiques chez des heptaploïdes

Configurations	Fréquences observées	Fréquences %
31_{II} $+1_{I}$	2	25
$30_{II}+1_{III}$	2	
$1_{IV}+29_{II}$ $+1_{I}$	1	
$2_{IV}+27_{II}$ $+1_{I}$	1	
30_{II} $+3_{I}$	1	12,5
$29_{II}+1_{III}+2_{I}$	2	
29_{II} $+5_{I}$	2	33,3
$28_{II}+1_{III}+4_{I}$	1	
$26_{II}+3_{III}+2_{I}$	1	
$1_{IV}+24_{II}+3_{III}+2_{I}$	3	
$25_{II}+4_{III}+1_{I}$	1	
28_{II} $+7_{I}$	4	20,8
$24_{II}+4_{III}+3_{I}$	1	
27_{II} $+9_{I}$	0	4,2
$26_{II}+1_{III}+8_{I}$	1	
1_{V} $+25_{II}+2_{III}+2_{I}$	1	4,2

Nombre de cellules mères observées: 24

Nombre d'individus concernés: 7

Les seuls groupes de chromosomes que nous ayons pu compter à la métaphase II sont: 30+33 et 31+32 (fig. 56). Nous avons vu aussi un groupe de 29 sans pouvoir compter le groupe correspondant. Nous avons vu des univalents attardés à l'équateur où ils peuvent se diviser précocement.

Les tétrades formées sont normales en majorité. Voici les fréquences des différents types observés sur 400 tétrades provenant de 4 individus:

Tétrades à 4 noyaux (normales)	79 %
+1 micronucleus	15
+2 micronuclei	1,75
+3 micronuclei	0,5
Triades (1 gamète non réduit)	2,5
Diades (2 gamètes non réduits)	0,25
5 noyaux (à peu près égaux)	0,75
6 noyaux (à peu près égaux)	0,25

Les microspores sont en général bien conformées. Il se forme quelques microcytes dans une proportion variant de 1% à 4%. (Dans 1 cas, cette proportion s'élevait à 6,7%.)

Diamètre du pollen: 29 à 40 μ.

B. Hybrides obtenus avec *L. atratum* sens. lat.

1. Diploïdes (hybrides entre *L. Halleri* et *L. praecox* var. *alpicola*)

En général, la méiose est régulière (fig. 57–60). L'appariement est normal et il se forme 9 bivalents droits ou en anneau. Nous avons toutefois constaté quelques irrégularités (tableau 14).

Tableau 14

Configurations méiotiques chez des hybrides de *L. Halleri* et *L. praecox*

Configurations	Fréquences %	Remarques
9_{II}	93,7	Nombre de cellules mères observées: 298
$8_{II}+2_{I}$	6	Nombre d'individus concernés: 2
$7_{II}+4_{I}$	0,3	

A la métaphase I, certains bivalents montrent une tendance à se séparer précocement: on trouve sur certaines plaques des bivalents encore à l'équateur alors que, d'autres ayant déjà subi la division, leurs constituants remontent vers les pôles. Les univalents sont généralement clivés (mais non séparés) à la métaphase I déjà.

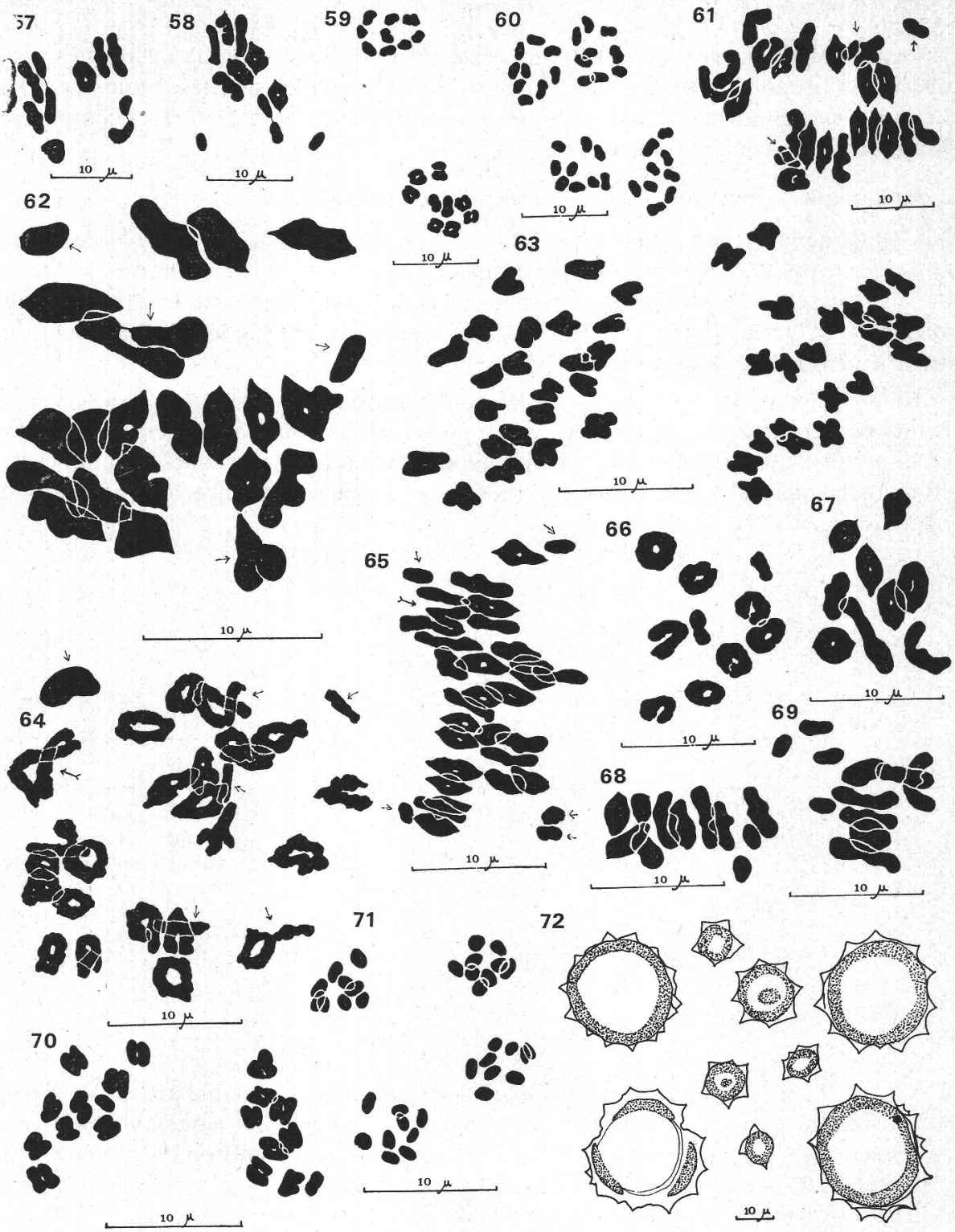
Nous avons observé quelques anaphases I avec des univalents en retard (lagging), également quelques ponts anaphasiques dus probablement à des inversions accidentelles. La conséquence de ces irrégularités est la formation de tétrades anormales renfermant parfois des micronuclei, au nombre de 1 (à 2) par microspore. Voici la fréquence des divers types observés sur 278 tétrades provenant de 2 individus:

Tétrades à 4 noyaux (normales)	90,8%
+1 micronucleus	3,6
+2 micronuclei	1,8
+3 micronuclei	0,5
+4 micronuclei	0
+5 micronuclei	0,1
Triades (1 gamète non réduit)	3,1
5 noyaux (à peu près égaux)	0,1

Hybride diploïde de *L. praecox* et de *L. Halleri*. Fig. 57. Métaphase I à 9 bivalents. Fig. 58. Métaphase I à $8_{II}+2_{I}$. Fig. 59. Métaphase II régulière. Fig. 60. Anaphase II régulière.

Hybride pentaploïde de *L. vulgare* et de *L. coronopifolium*. Fig. 61. Métaphase I à $21_{II}+3_{I}$. Hybride artificiel. Fig. 62. Métaphase I à $2_{III}+18_{II}+3_{I}$. Hybride naturel, Ceillac 67–955. Fig. 63. Métaphase II à 23+22 chromosomes. Hybride naturel, Ceillac 67–956.

Hybride heptaploïde de *L. coronopifolium* et de *L. cuneifolium*. Fig. 64. Diacinèse à $1_{IV}+2_{III}+$



Figures 57–72

$25_{II}+3_{I}$. Hybride naturel, Ceillac 65–1023. Fig. 65. Métaphase I à $1_{IV}+27_{II}+5_{I}$. Hybride naturel Ceillac 65–1023.

Hybride diploïde de *L. rotundifolium* et de *L. praecox*. Fig. 66. Diacinèse à $8_{II}+2_{I}$. Fig. 67. Métaphase I à 9 bivalents. Fig. 68. Métaphase I à $8_{II}+2_{I}$. Fig. 69. Métaphase I à $7_{II}+4_{I}$. Fig. 70. Métaphase II à 8+1 fragment et 9+1 fragment, les fragments simulant des B-chromosomes. Fig. 71. Anaphase II régulière.

Fig. 72. Grains de pollen et microcytes de l'hybride pentaploïde de *L. vulgare* Lam. et *L. coronopifolium* Vill.

Ces irrégularités peuvent avoir pour conséquence la formation de microcytes dans une faible proportion (moins de 1 %) et de grains de pollen avortés (moins de 5 %). Les microspores normales ont un diamètre compris entre 19 et 32 μ (épines comprises). Rappelons que ces hybrides sont stériles.

2. Pentaploïdes (hybrides entre *L. coronopifolium* et *L. vulgare*)

L'étude de la méiose révèle la parenté des génomes des deux parents. Nous avons constaté la présence de tétravalents droits ou en anneau (0 à 2 par cellule mère), de trivalents (0 à 3), d'un grand nombre de bivalents et d'un nombre variable d'univalents (0 à 7, mais le plus souvent 2 à 3 par cellule mère) (fig. 61–62). Souvent, un appariement maximum est réalisé.

Nous donnons dans le tableau 15 les configurations que nous avons observées à la méiose, sans indiquer de fréquences, car nous ne les avions pas notées lorsque nous étudions nos premiers hybrides. Nous avons retrouvé des formules identiques en étudiant la méiose de pentaploïdes naturels de même ascendance, récoltés dans la région de Ceillac (Hautes-Alpes).

Tableau 15

Configurations méiotiques chez des hybrides de *L. vulgare* Lam. et *L. coronopifolium* Vill.

Configurations		Remarques
22_{II} $+1_{I}$	x	x = Observé seulement chez l'hybride artificiel
$1_{IV}+20_{II}$ $+1_{I}$		
$21_{II}+1_{III}$	o	o = Observé seulement chez l'hybride naturel
21_{II} $+3_{I}$		
$1_{IV}+19_{II}$ $+3_{I}$		
20_{II} $+5_{I}$	o	
$19_{II}+1_{III}+4_{I}$	x	
$18_{II}+2_{III}+3_{I}$		
$17_{II}+3_{III}+2_{I}$	o	

A l'anaphase I, les univalents se répartissent en nombre variable aux pôles opposés ou restent dans le cytoplasme, au voisinage de l'équateur. Nous avons observé également des ponts anaphasiques. Voici les groupes de chromosomes observés à la métaphase II: 22+23 (fig. 63), 21+24, 20+25, 19+26, 19+25 et 1 univalent clivé à l'équateur, 20+24 et 1 univalent clivé à l'équateur du fuseau.

La division homéotypique présente les mêmes troubles: ponts, univalents en retard qui, restant parfois dans le cytoplasme, y forment des micronuclei fréquemment pycnotiques. Voici la proportion des différents types de tétrades (fréquences observées sur 1380 tétrades provenant de 4 individus):

Tétrades à 4 noyaux (normales)	67,8 %
+1 micronucleus	22,5
+2 micronuclei	6,2
+3 micronuclei	1,5

+4 micronuclei	0,2%
+5 micronuclei	0,1
Triades (1 gamète non réduit)	1,2
5 noyaux (à peu près égaux)	0,1
+2 micronuclei	0,1
6 noyaux (à peu près égaux)	0,1
+2 micronuclei	0,1

La fréquence des tétrades normales était plus élevée, voisine de 80% dans un hybride naturel.

La proportion des microcytes formés est assez forte: 10 à 11%. Les microspores normales ont un diamètre variant entre 24 et 40 μ (épines comprises) (fig. 72).

3. Heptaploïdes (hybrides entre *L. coronopifolium* et *L. cuneifolium*)

Nous avons brièvement étudié la méiose d'hybrides naturels récoltés dans la région de Ceillac (Hautes-Alpes). Nous avons pu observer les constitutions suivantes: $31_{II}+1_{I}$; $30_{II}+3_{I}$; $28_{II}+2_{III}+1_{I}$; $1_{IV}+25_{II}+2_{III}+1_{I}$; $29_{II}+5_{I}$; $1_{IV}+27_{II}+5_{I}$; $26_{II}+3_{III}+2_{I}$ (fig. 64–65).

En examinant 100 tétrades provenant d'un idividu, nous avons trouvé:

Tétrades normales	76%
+1 micronucleus	21
+2 micronuclei	3

La proportion des microcytes formés varie beaucoup; moins de 1% pour 2 individus, voisine de 17% pour 1 individu.
Diamètre du pollen: 29 à 40 (–47) μ.

C. Hybrides entre *L. praecox* H-ič. et *L. rotundifolium* (W.K.) D.C.

L'étude de la méiose de ces hybrides, en général très régulière, révèle une grande parenté structurale des chromosomes des deux parents (fig. 66–69). Les anomalies sont peu fréquentes (voir tableau 16).

Tableau 16

Configurations à la méiose des hybrides entre *L. praecox* et *L. rotundifolium*

Configurations	Fréquences %	Remarques
9_{II}	67,3	Nombre de cellules mères observées: 107
$8_{II}+2_{I}$	28,0	Nombre d'individus concernés: 3
$7_{II}+4_{I}$	4,7	

Les univalents peuvent se répartir plus ou moins également aux pôles ou rester à l'équateur où très souvent ils se divisent précocement. Sur 40 cellules mères, nous avons observé à la métaphase II les groupes de chromosomes suivants: 9+9 dans 34 cas (85%), 10+8 dans 2 cas (5%), 9+8 et 1 univalent à l'équateur dans 1 cas (2,5%)

et dans 3 cas (7,5%), 9+8 et 1 univalent déjà divisé dont les deux parties, lorsqu'elles se mêlent aux chromosomes en métaphase, simulent des B-chromosomes (fig. 70).

A l'anaphase II, il se forme le plus souvent 4 groupes de 9 chromosomes (fig. 71), mais aussi (1 seul cas) 2 groupes de 8+2 groupes de 10. Malgré ces irrégularités, le pollen est en grande partie bien conformé. Il ne se forme qu'environ 3% de microcytes. Les microspores normales ont un diamètre variant entre 23 et 31 (–37) μ. Cependant, ces hybrides sont stériles.

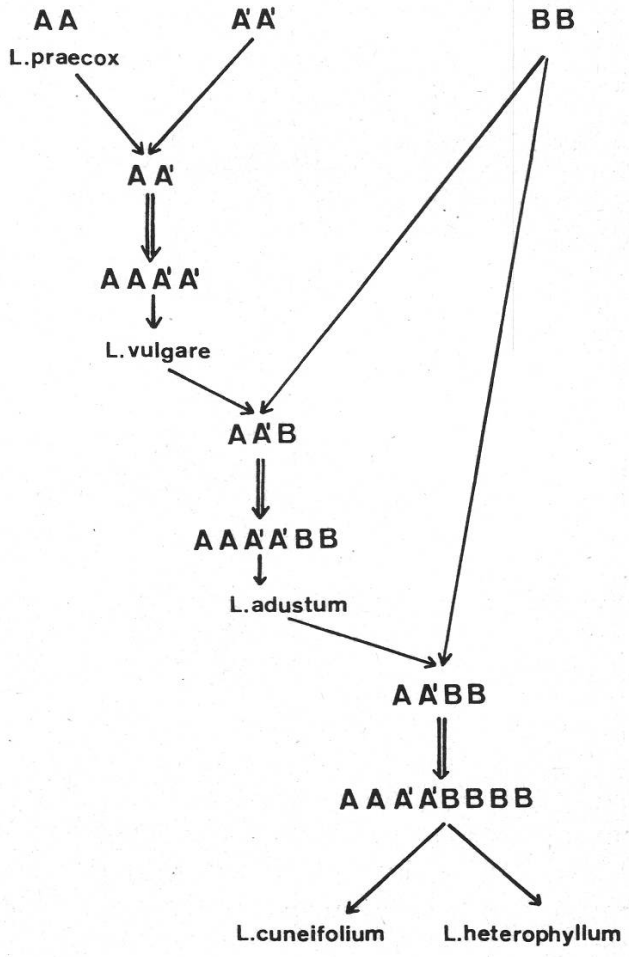
5.6 Conclusions

1. L'étude de la microsporogenèse des parents et des hybrides révèle l'étroite parenté des génomes des diverses espèces de *L. vulgare* sens. lat., *L. atratum* sens. lat. et *L. rotundifolium.*

a) Les polyploïdes ont un comportement d'autopolyploïdes ou d'autoalloploïdes: on trouve des tétravalents et des trivalents chez les tétraploïdes, hexaploïdes et octoploïdes.

Tableau 17

Genèse possible des divers polyploïdes de *L. vulgare* s. l. (d'après les configurations méiotiques)



b) Tous les hybrides ont un appariement à la méiose proche du maximum possible ou égal à celui-ci.

c) Le pollen est bien conformé en règle générale chez tous les hybrides. Il y a peu de microcytes ou de microspores avortées.

2. Cette étude permet de préciser les rapports entre les divers polyploïdes de *L. vulgare* sens. lat. et d'émettre une hypothèse valable sur leur origine (voir tableau 17).

Notre explication fait intervenir 3 génomes de diploïdes dont deux, très voisins (A et A'), appartiennent sans doute à des écotypes de *L. praecox*. Le troisième (B) doit appartenir à une espèce voisine du genre *Leucanthemum* (Adans.) em. Briq. et Cav. Grâce aux croisements, nous savons que ce n'est pas *L. rotundifolium* (W.K.) D.C.

a) Genèse de *L. vulgare* Lam., tétraploïde:

L'étude de la méiose montre qu'il s'agit d'un autotétraploïde, probablement autopolyploïde intervariétal. Cette espèce est étroitement apparentée à *L. praecox:*

1. Dans l'hybride triploïde de ces 2 espèces, le nombre de trivalents est élevé.

2. Dans l'hybride pentaploïde obtenu entre ces deux espèces grâce à un gamète non réduit du tétraploïde, on trouve des pentavalents, des tétravalents et une fréquence élevée de trivalents.

3. Les configurations méiotiques des pentaploïdes du 2e type et du 3e type, qui possèdent, l'un le génome de *praecox* redoublé, l'autre le génome de *vulgare* sont très semblables. La même constatation peut se faire pour les hexaploïdes du 1er et du 2e type.

Nous pouvons donc imaginer la genèse de *L. vulgare* Lam. de la façon suivante: croisement de 2 écotypes de *L. praecox* H-ič. (génotypes AA et A'A') donnant un hybride diploïde instable (AA') qui, par doublement de ses chromosomes, donne le tétraploïde (AAA'A').

Ainsi peuvent s'expliquer:

1. Chez *L. vulgare*, la formation de tétravalents qui auraient la constitution A–A–A'–A' (ou tout autre arrangement des chromosomes partenaires, aussi bien linéaire qu'en anneau, en poêle à frire, etc.) et celle des trivalents (rares), de formule A–A–A', l'univalent complémentaire étant A'.

2. Chez l'hybride triploïde, la formation de trivalents de constitution A–A–A' et d'univalents A' à côté de bivalents A–A.

3. Chez l'hybride pentaploïde du 1er type (avec gamète tétraploïde non réduit), la formation de pentavalents de constitution A–A–A'–A'–A', de tétravalents A–A–A'–A' ou autres, une fréquence élevée de trivalents et la présence d'univalents.

b) Genèse de *L. adustum* (Koch) Gremli, hexaploïde:

L'hypothèse proposée doit pouvoir expliquer les faits suivants:

1. Nous avons vu à la méiose des hexaploïdes, des tétravalents et des trivalents, mais pas d'hexavalents ni de pentavalents

2. A la méiose des hybrides pentaploïdes des 2e et 3e types, qui ont l'hexaploïde comme parent, l'appariement est différent de celui observé chez l'hybride pentaploïde du 1er type. En particulier, nous n'y avons pas vu de pentavalents.

3. Le croisement de *L. adustum* avec *L. praecox* fournit des tétraploïdes différant de *L. vulgare* Lam. (voir p. 136).

4. Le croisement de *L. heterophyllum* et de *L. vulgare* fournit des hybrides qui ressemblent aux *L. adustum*. Les configurations observées à la méiose sont semblables chez les hexaploïdes naturels et artificiels.

La genèse de *L. adustum* (Koch) Gremli peut donc s'expliquer ainsi: croisement d'un autotétraploïde (génotype AAA'A') qui est probablement *L. vulgare* Lam. avec un diploïde autre que *L. praecox* (génotype BB) donnant un hybride triploïde instable (AA'B) qui, par doublement de ses chromosomes, donne l'hexaploïde (AAA'A'BB).

Ainsi peuvent s'expliquer:

1. La présence chez l'hexaploïde de tétravalents, de trivalents et d'univalents à côté de bivalents.

2. L'absence des pentavalents et hexavalents.

3. La différence de constitution entre les pentaploïdes du 1er type (AAA'A'A'), du 2e type (AA'A'A'B) et du 3e type (AAA'A'B), ainsi que la ressemblance des deux derniers, qui se reflètent dans leur comportement à la méiose.

4. La différence entre les hybrides artificiels de *L. adustum* et *L. praecox*, tétraploïdes de constitution AAA'B et les tétraploïdes naturels de constitution AAA'A'.

c) Genèse de *L. heterophyllum* (W.K.) D.C., octoploïde:

Nous pensons que l'hexaploïde *L. adustum* (génotype AAA'A'BB), par recroisement avec le même taxon diploïde qui lui avait donné naissance (génotype BB), a pu donner un tétraploïde instable (AA'BB) qui, par doublement de ses chromosomes, est devenu l'octoploïde (génotype AAA'A'BBBB). Une différenciation ultérieure aurait créé les deux taxa octoploïdes actuels et vicariants: *L. heterophyllum* et *L. cuneifolium*.

Ainsi peuvent s'expliquer:

1. Le fait que le croisement de *L. heterophyllum* avec *L. vulgare* nous a fourni des hexaploïdes ressemblant aux *L. adustum:* ils contiendraient en effet les mêmes génomes AAA'A'BB. De plus, la similitude des configurations méiotiques et de leurs fréquences se trouve justifiée.

2. La présence de tétravalents, trivalents et univalents chez l'octoploïde.

Notre hypothèse postule une plus grande ancienneté du taxon tétraploïde qui aurait donné naissance à l'hexaploïde. Or, en se basant sur le comportement écologique du *L. vulgare* Lam., Favarger (1959) indiquait que cette espèce était probablement un polyploïde plus récent que *L. adustum* et se demandait si elle n'était pas née d'un croisement entre hexaploïde et diploïde. Pour expliquer l'écologie du tétraploïde, on peut se demander si le tétraploïde ancestral (existe-t-il encore?) n'a pas donné naissance par différenciation suivie de ségrégation, au *L. vulgare* Lam., tout comme le diploïde a différencié, à côté de taxa à caractère ancestral vivant dans des stations naturelles, tel *L. praecox* var. *alpicola*, des taxa plus récents vivant dans des stations influencées par l'homme, ainsi *L. praecox* var. *praecox*.

6. Nomenclature

6.1 Introduction

Baksay (1957) ainsi que Böcher et Larsen (1957) ont été les premiers à proposer pour certains taxa de ces espèces collectives une classification dont le nombre chromosomique fut le fil d'Ariane. Favarger (1959) notait avec raison que ces essais lui paraissaient prématurés: «Il ne sera possible de reconstruire une taxinomie solide de cette espèce collective *(L. vulgare)* qu'après avoir étudié toutes les races européennes.» Et la nomenclature utilisée par Favarger (1959, 1963, 1966), par Favarger et Villard (1965) a toujours eu un caractère provisoire. Dans cette optique, le présent travail apparaît aussi comme prématuré, puisque l'inventaire du nombre chromosomique de toutes les races européennes est loin d'être terminé. Cependant, la somme des résultats acquis s'est considérablement augmentée avec les travaux de Skalińska (1961, 1963), de Horvatič (1963), de Polatschek (1966) et de Mirkovič (1966), pour ne citer que les plus importants, de sorte qu'une solution se dessine qui nous paraît valable.

Les classifications basées sur des critères morphologiques seulement sont toujours, par quelque aspect, artificielles et tous les taxinomistes présentant un nouveau système ne se sont pas fait faute de critiquer les précédents. Nous ne pensons pas que la cytologie suffise à l'édification d'une classification et que, à quelques exceptions près, à chaque nombre chromosomique doive correspondre une espèce différente, opinion défendue par Löve et Löve (1961 b): «...since differences in chromosome number are very reliable indicators of isolation, it is but logical to regard all taxa differing in chromosome number as distinct species». Cependant, le nombre chromosomique peut être un fil conducteur. Grâce à lui, des caractères morphologiques communs, un comportement écologique semblable et parfois une répartition géographique propre ont été mis en évidence, qui correspondent souvent à ceux d'entités systématiques décrites précédemment. L'exemple le plus frappant nous est fourni par les formes de *L. vulgare* à feuilles pennatilobées ou quasi pennatifides que Horvatič (1935) réunissait en une ssp. *praecox*, et qui se sont révélées diploïdes.

Rappelons que dans l'espèce collective *L. atratum* (Jacq.) D.C. sens. lat., l'étude du nombre chromosomique, de la répartition géographique et de la morphologie ont permis de définir quatre espèces distinctes (Polatschek, 1966; Villard, 1968):

L. atratum (Jacq.) Polatschek, hexaploïde des Alpes orientales,

L. Halleri (Sut.) Polatschek, diploïde des Alpes centrales,

L. coronopifolium Vill., hexaploïde des Alpes cottiennes et maritimes, et

L. ceratophylloides (All.) Bicknell, hexaploïde de la partie septentrionale des Apennins, dont l'aire de répartition atteint les Alpes maritimes.

Si l'on en croit Mirkovič (1966), le *L. atratum* ssp. *lithopolitanicum* Mayer serait octoploïde et non diploïde comme le supposait Polatschek (1966). Toutefois, comme le matériel qui a servi au comptage provenait de jardins botaniques et que Mirkovič fait état de différentes anomalies de la méiose, fréquentes chez les hybrides hautement polyploïdes de *Leucanthemum*, nous pensons que ce résultat demande confirmation.

6.2 Statut taxinomique

Nous avons dit (p. 120) que deux groupes pouvaient être distingués au sein de *L. vulgare* sens. lat. d'Europe centrale: les diploïdes et tétraploïdes d'une part, les hexaploïdes et octoploïdes de l'autre. Il paraîtrait possible de faire une espèce de chacun de ces groupes. Ainsi Pearson (1967) n'arrivant pas à distinguer morphologiquement les tétraploïdes et les diploïdes de Grande-Bretagne, les réunit en une espèce: *Chrysanthemum Leucanthemum* L. Polatschek (1966) réunit les hexaploïdes et octoploïdes en un *L. maximum* (Ram.) D.C. auquel viennent s'ajouter les dodécaploïdes pyrénéens, adoptant les idées de Baksay (1957) et, sans le savoir, celles de Grenier et Godron (1850).

Cette manière de voir ne nous satisfait pas. En effet, nous avons constaté qu'il existe une barrière de stérilité entre les diploïdes et les tétraploïdes d'Europe centrale: les hybrides triploïdes artificiels sont très peu fertiles. D'autre part, les hexaploïdes et octoploïdes possèdent une répartition géographique propre (fig. 52). Favarger (1959) puis Favarger et Villard (1965) indiquaient des différences de comportement écologique. Enfin, il nous paraît possible de distinguer morphologiquement les populations des divers niveaux de polyploïdie.

Nous pensons que les diploïdes de notre dition constituent une espèce distincte (voir p. 136) dont les variétés *praecox* et *autumnale* pourraient être groupées en une ssp. *praecox* et dont la var. *alpicola* que la morphologie et l'écologie éloignent un peu des deux autres, peut constituer à elle seule une sous-espèce (Favarger, 1959). Les tétraploïdes d'Europe centrale nous paraissent constituer une bonne espèce comprenant plusieurs variétés. D'après les échantillons de l'herbier Burnat (GE), les var. *praestans*, *pratense* et *laticeps* de Briquet et Cavillier (1916). Les tétraploïdes des Pyrénées en revanche, qui vivent dans des stations naturelles (Favarger et Villard, 1965), appartiennent probablement à un autre taxon. Nos échantillons possèdent en effet des feuilles caulinaires étroites, très découpées, à dents longues et écartées; ils sont presque tous monocéphales et difficiles à distinguer de la var. *praecox*.

Les hexaploïdes qui croissent dans les stations naturelles des Alpes et du Jura nous paraissent aussi mériter le rang d'espèce. Le taxon ainsi compris devra probablement être fragmenté en de nombreuses variétés. Polatschek (1966) distingue chez les hexaploïdes une «Westalpensippe» en Europe centrale et une «Pannonische Sippe» qui s'étend de l'Autriche aux Tatra et aux Carpates, ce dernier taxon étant difficile à distinguer des octoploïdes des Alpes insubriennes. D'après les échantillons de l'herbier Burnat (GE), notre espèce hexaploïde doit comprendre les var. *glossopodum* et peut-être *parviceps* de Briquet et Cavillier (1916).

Les octoploïdes des Alpes insubriennes, géographiquement et morphologiquement distincts des hexaploïdes de Suisse, nous paraissent mériter aussi le rang d'espèce. En 1967, le Prof. C. Favarger attirait notre attention sur un deuxième taxon octoploïde, différent du précédent, vicariant occidental de celui-ci et plus proche morphologiquement de notre espèce hexaploïde. La répartition de ce deuxième taxon, trouvé dans les Hautes-Alpes, reste à préciser.

6.3 Choix des épithètes

Nous avons dit (p. 99) les noms que nous avons choisis. Pour le moment, nous laissons ouverte la question de la nomenclature du taxon décaploïde, encore trop

mal connu. Les problèmes de nomenclature que posent les taxa diploïdes et tétraploïdes se cristallisent autour de quatre épithètes: *Chrysanthemum Leucanthemum* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Leucanthemum ircutianum* D.C. et *Leucanthemum praecox* Horvatič.

La première question qui se pose est celle de l'identification de ce que Linné (1753, p. 888) appelait *Chrysanthemum Leucanthemum.* La diagnose, reprise de Linné (1737, p. 416) est assez imprécise: «C. foliis amplexicaulibus oblongis: superne serratis, inferne dentatis» et peut s'appliquer aussi bien aux diploïdes qu'aux tétraploïdes de notre dition. Cependant, les illustrations citées par Linné représentent des plantes tétraploïdes. Celle de Camerarius (1586, p. 653 et non 635) est une figure assez grossière qui montre une touffe de 4 hampes dont l'une est bicéphale. Les feuilles caulinaires moyennes sont amplexicaules. Celle de Fuchs (1542, p. 148) représente une tige bicéphale à feuilles moyennes amplexicaules, régulièrement dentées. D'après Böcher et Larsen (1957), le nom de Linné ne s'appliquerait qu'au diploïde, le type se trouvant au British Museum. Il nous paraît évident que Linné ne faisait pas la distinction entre les taxa diploïdes et tétraploïdes et que l'espèce linnéenne réunit les uns et les autres. Une preuve en est fournie par l'exemplaire du Linnean Herbarium cité par Böcher et Larsen, qui est tétraploïde!

Un deuxième problème consiste à savoir ce que Lamarck (1778, p. 137) désignait par *Leucanthemum vulgare*, d'autant plus qu'il donne pour synonyme *C. Leucanthemum* L. La description s'applique bien au tétraploïde: «Tige... quelquefois simple, mais plus ordinairement branchue... garnie de feuilles amplexicaules, oblongues, un peu étroites, obtuses et dentées en scie, surtout à leur sommet...». Les diploïdes possédant de longues dents à la base des feuilles caulinaires, nous pensons que ce caractère aurait été signalé par cet auteur. Malheureusement, le *L. vulgare* Lam. comprend une variété γ (=*L. montanum minus* Tourn.) croissant «dans les provinces méridionales». Cette variété serait d'après Briquet et Cavillier (1916, p. 107) la var. *controversum* du *Leucanthemum graminifolium* et serait à l'origine des confusions quasi inextricables entre *Chrysanthemum montanum* Linné (1753) et *Chrysanthemum montanum* Allioni (1785).

Le premier auteur qui ait distingué clairement les taxa qui se sont révélés diploïdes de ceux que nous savons aujourd'hui être tétraploïdes est De Candolle qui, en 1805 (in Lamarck et De Candolle, p. 178), distingue dans son *Chrysanthemum Leucanthemum* une var. γ *foliis semipinnatifidis* qui semble avoir été négligée par les taxinomistes, à commencer par lui-même puisque cette variété ne se retrouve plus dans le Prodrome (1837) où De Candolle nomme *L. vulgare* des marguerites à akènes tous dépourvus de coronule et *L. ircutianum* des plantes «morphologiquement semblables» mais dont les akènes des fleurs ligulées portent une coronule. Nous avons vu (p. 115) combien cette distinction est artificielle.

L'étude des échantillons de l'herbier De Candolle (G) nous a permis de voir que sous *L. vulgare* sont réunis 9 exemplaires typiquement tétraploïdes, 2 qui sont peut-être diploïdes *(C. lyratum* Bertoloni 1810 et *Chrysanthemum* Richmond*)*, 1 peut-être hexaploïde (Lecoq, 1829). Sous *C. Leucanthemum* var. β se trouvent 5 échantillons n'ayant guère en commun que la pâleur de leurs hampes florales poilues. La variété γ rassemble 4 individus qui nous paraissent être des diploïdes dont l'un (Thomas, 1817) appartient sans doute à la var. *alpicola.* La variété δ est représentée

par deux tétraploïdes à feuilles radicales très grosses, rappelant celles de la var. *praestans* Briq. et Cav.

Sous *L. ircutianum*, on trouve deux individus nettement tétraploïdes et provenant d'Irkutsk (leg. Turczaninov).

Nous éprouvons donc la plus grande réticence à baptiser *L. vulgare* Lam. le taxon diploïde, comme l'ont fait Löve et Löve (1961 b) et *L. ircutianum* le taxon tétraploïde (Löve et Löve, op. cit.) ou *C. ircutianum* Turcz. comme l'ont proposé Böcher et Larsen (1957).

Dans leur magistrale revision, Briquet et Cavillier (1916) appelaient *Leucanthemum vulgare* Lam. l'espèce collective qu'ils subdivisaient en 5 sous-espèces. D'après la description et les échantillons des herbiers Thuret et Burnat que nous avons examinés à Genève et qui ont servi de base au travail de Briquet et Cavillier, les plantes diploïdes sont réparties dans 2 sous-espèces différentes: la ssp. *leucolepis* qui nous paraît rassembler des diploïdes et des tétraploïdes à bractées pâles et la ssp. *triviale* dont les var. *pratense*, *praestans* et *laticeps* doivent être tétraploïdes, les var. *autumnale* et *lobatum*, diploïdes, alors que la var. *alpicolum* doit être diploïde d'après la description et la synonymie bien que les deux échantillons de l'herbier Burnat soient à notre avis des tétraploïdes rabougris.

Divers auteurs ont décrit certains taxa diploïdes. Le premier à les avoir réunis est Horvatič (1935) qui a été frappé par l'existence, chez certaines marguerites à floraison précoce, de caractères morphologiques communs: la forme des feuilles caulinaires assez étroites et plus ou moins profondément laciniées à pennatifides, embrassant la tige par une base élargie, densément et profondément laciniée. En conséquence, il a créé avec les var. *lobatum* Briq., *autumnale* St-Am. et *Legraeanum* Rouy la ssp. *praecox* de son *L. vulgare*.

La ssp. *praecox* H-ič. rassemble donc des diploïdes mais exclut cependant la var. *alpicola* Gremli qui n'existe pas en Yougoslavie, et que Horvatič (1935) rattachait à sa ssp. *triviale* qui réunit des tétraploïdes (Horvatič, 1963). Favarger (1959) propose de grouper les plantes diploïdes en deux sous-espèces (Sub. *C. Leucanthemum* L. sensu stricto): la ssp. *praecox* H-ič. et la ssp. *alpicola* Gremli (pro varietate). (Noté Gaudin par erreur.)

Horvatič (1963) élève au rang d'espèce son ancienne sous-espèce *praecox*, précisant qu'il s'agit de diploïdes, sans mentionner toutefois la ssp. *alpicola*.

Comme le nom de *praecox* est le premier qui ait désigné un taxon diploïde d'une certaine étendue, nous pensons qu'il est légitime de l'utiliser pour baptiser ce taxon.

Leucanthemum praecox Horvatič ampl. Villard, taxon diploïde, comprend les var. *praecox*, *autumnale* St-Amans et *alpicola* Gremli. Remarquons ici que Löve et Löve (1961 b) font 3 sous-espèces de leur *L. vulgare* diploïde: une ssp. *alpicolum* qui correspond à notre var. *alpicola*, une ssp. *praecox* qui doit réunir nos var. *praecox* et *autumnale*, enfin une ssp. *vulgare* dont nous ne savons pas ce qu'elle représente.

Nous appellerons *Leucanthemum vulgare* Lam. (sens. str., excl. var. γ) notre taxon tétraploïde, rejoignant ainsi l'opinion de Horvatič (1963), adoptée par Mirkovič (1966). On pourra évidemment objecter que le nom de *L. vulgare*, comme celui de *C. Leucanthemum* avec lequel il a été mis en synonymie, prête à confusion puisqu'il a été pris dans bien des acceptions différentes par les auteurs des XIXe et XXe siècles.

Plusieurs raisons majeures nous poussent cependant à le conserver: le fait qu'aucun autre nom n'ait été proposé pour notre taxon tétraploïde uniquement, notre répugnance à en proposer un nouveau qui ne servirait qu'à allonger la liste déjà surchargée des synonymes, le fait que ce nom ait été employé très souvent par les tenants du genre *Leucanthemum* pour désigner, soit l'espèce collective, soit l'ensemble des diploïdes et des tétraploïdes.

Et nous désignerons par *L. vulgare* Lam. sensu lato l'espèce collective.

Le taxon hexaploïde pose des problèmes de nomenclature à peine moins compliqués que les précédents. Favarger (1959), Favarger et Villard (1965) utilisaient provisoirement l'épithète *montanum*. Briquet et Cavillier (1916, p. 106), faisant l'histoire de ce nom, démontrent que l'espèce *C. montanum* était ambiguë pour Linné lui-même qui voulait désigner un taxon proche morphologiquement de son *C. graminifolium* et que Lamarck (1778, p. 137) était responsable de bien des confusions ultérieures puisqu'il avait malheureusement rattaché le *C. montanum* L. comme var. γ à son *L. vulgare*.

La source des confusions est à rechercher dans la figure grossière de Bauhin (1651, p. 115) que Linné indique dans sa synonymie. Cette figure qui est censée représenter une forme du *C. graminifolium* pourrait fort bien s'appliquer à une plante hexaploïde de l'espèce collective *L. vulgare* sens. lat. Le premier auteur qui ait commis cette erreur est probablement Jacquin (1771, p. 9 et tab. 91) dont la figure représente sous le nom de *C. montanum* un haut polyploïde de *L. vulgare* sens. lat., octoploïde ou éventuellement hexaploïde, alors que la description laisse entrevoir une confusion possible avec le tétraploïde aussi: «...in sylvestri planta simplices unifloresque, qualem tab repraesentat, in culta ramosos et habitu toto ad *C. Leucanthemum* accedentes...»

Allioni (1785) indique pour son *C. montanum* la diagnose et la synonymie indiquées par Linné. Cependant, l'illustration qu'il en a faite (tab. 37, fig. 2) représente bien un hexaploïde de l'espèce collective *L. vulgare* Lam. Nous sommes allés à Turin pour consulter l'herbier Allioni afin de savoir si cet auteur avait bien compris, comme il était permis de le supposer, ce dernier taxon. Des quatre échantillons originaux, l'un (ad Four?), sans base ni capitule, est certainement un *L. vulgare* Lam. tétraploïde et monocéphale, si l'on en croit la forme des feuilles caulinaires restantes, assez étroites, mais plus ou moins auriculées à la base; un autre *(Leucanthemum majus folio acuto* T.) est certainement octoploïde; le troisième dont l'involucre rongé ne possède plus que quelques ligules nous paraît bien être hexaploïde; quant au dernier (versus Sospitelium in aridioribus et saxosis), il représente une forme hexaploïde à feuilles très étroites et à souche longuement rampante.

On peut voir par là qu'Allioni réunissait dans son *C. montanum* les formes à feuilles étroites et lancéolées de nos différents taxa. Les auteurs ultérieurs se sont presque tous efforcés de concilier diverses formes de *L. vulgare* avec le *C. montanum* de Linné. Gaudin (1829) fait toutefois exception, sauf dans sa synonymie. Son *Chrysanthemum Leucanthemum* ssp. *montanum* représente bien, si l'on en croit sa description et la répartition géographique qu'il indique (in Alpibus montibusque Juranis, frequens), notre taxon hexaploïde. Koch (1837) crée un *C. montanum* qui compte 3 variétés: α *adustum* qui est le *montanum* de Gaudin, β *heterophyllum* qui représente notre taxon octoploïde du même nom, et γ *montanum* qui serait, d'après Horvatič (1963) une variété du *Leucanthemum liburnicum* H-ič. (Dans l'édition de

1843, Koch rebaptise cette variété *γ saxicola.)* Fritsch (1897) élève au rang d'espèce la var. *adustum* (sub *Chrysanthemo)* que Gremli (1898) transfère dans le genre *Leucanthemum.*

Le nom de *montanum* a été pris dans d'autres acceptions encore. N'en citons que deux pour montrer à quel point la confusion est grande: Mutel (1835) fait de *C. montanum* une espèce collective qui rassemble les taxa hexaploïde, octoploïde et dodécaploïde de *L. vulgare*, le *L. pallens* (Gay) D.C. et le *L. corsicum* D.C., sans parler de sa var. *flosculosum* où des formes sans ligules de *L. vulgare* Lam. voisinent avec le *L. discoideum* Bourg.

Le *L. montanum* de De Notaris (1844) représente un tétraploïde «qui se distingue de *vulgare* par les akènes de la périphérie pourvus d'un pappus coroniforme». (Voir *L. ircutianum* D.C.!)

Ajoutons encore que De Candolle (1837, p. 48), premier auteur qui ait attribué une espèce *montanum* au genre *Leucanthemum* essayait lui aussi de concilier le *C. montanum* L. avec des formes de *L. vulgare.*

Pour toutes les raisons qui viennent d'être énumérées, nous pensons qu'il faut abandonner l'épithète «*montanum*» comme prêtant à confusion, et appeler notre taxon hexaploïde *Leucanthemum adustum* (Koch) Gremli.

L'histoire de la nomenclature des taxa octoploïdes est heureusement beaucoup plus simple. Willdenow (1800, p. 2142) appelle *Chrysanthemum heterophyllum* une plante que lui avait envoyée Balbis, dont les feuilles caulinaires avaient été accidentellement mutilées, si bien qu'il les décrit comme spatulées. En 1809, Willdenow (p. 902) corrige sa diagnose d'après des échantillons cultivés. Mais entre-temps, Persoon (1807, p. 460) avait redécrit la même plante qu'il avait lui aussi reçue de Balbis, sous le nom de *Chrysanthemum lanceolatum*, en corrigeant l'erreur de l'auteur allemand. Dès lors, ce taxon est décrit au moyen de ces deux noms, soit comme bonne espèce, soit comme variété ou sous-variété de *montanum*, de *maximum*, de *vulgare* ou de *C. Leucanthemum*, selon l'opinion ou le gré des auteurs. Hayek (1913, p. 537 et 1918, p. 195) était d'avis qu'il fallait invalider le nom de *heterophyllum* puisque basé sur une monstruosité. Cette opinion n'a toutefois été partagée que par Baksay (1957) et Nyárady (1964, p. 430). Les autres auteurs modernes ont préféré se rallier à l'opinion de Briquet et Cavillier (1916, p. 97) qui tenaient le nom de *heterophyllum* pour valable, car une mutilation n'est pas une monstruosité. D'autre part, Lamarck et De Candolle (1806, p. 286) ainsi que Balbis (1806, p. 31) avaient utilisé le nom de *C. heterophyllum* sans répéter l'erreur de Willdenow, et avant la publication de l'ouvrage de Persoon (1807).

D'ailleurs, le nom de *Leucanthemum lanceolatum* a été utilisé par De Candolle (1837, p. 47) pour nommer une espèce différente, décrite d'après un échantillon de Broussonnet de provenance inconnue, et que nous avons vu à Genève. Il s'agit peut-être d'une forme horticole, mais nous sommes certain qu'il ne s'agit pas du *C. lanceolatum* Pers.

Nous pensons donc que le nom valable pour le taxon octoploïde du sud de la chaîne des Alpes (Alpes insubriennes en particulier) est *Leucanthemum heterophyllum* (Willd.) D.C. (De Candolle, 1837, p. 47). Les 3 échantillons de l'herbier De Candolle (G), dont deux ont été récoltés par Balbis, sont bien représentatifs de cette espèce.

Le deuxième taxon octoploïde dont il est question dans le présent travail: *Leucanthemum cuneifolium* Legrand in Coste (1903, 2, 341) n'a pas donné lieu à des confusions car son histoire est plus brève. Seuls Briquet et Cavillier (1916, p. 95) en parlent pour le mettre en synonymie avec leur *L. vulgare* var. *adustum* dont il faut bien avouer qu'il se rapproche.

En 1800, Ramond (p. 140) décrivait le *Chrysanthemum maximum* dont l'attribution au genre *Leucanthemum* revient à De Candolle (1837, p. 46). Cette endémique pyrénéenne a été bien comprise par tous les auteurs de la première moitié du XIXe siècle. Mais Grenier et Godron (1850, p. 141) ont appelé *L. maximum* D.C. une espèce collective qui rassemblait en plus des plantes de Ramond le *L. adustum* (Koch) Gremli et le *L. heterophyllum* (Willd.) D.C. Cette même combinaison a été proposée à nouveau par Baksay (1957) et adoptée par Polatschek (1966) à qui il paraissait impossible de distinguer de façon claire les hauts polyploïdes de *L. vulgare* sens. lat. d'après leur morphologie seulement.

Ceux qui se sont efforcés de retrouver la plante de Ramond hors des Pyrénées ont parfois cru la voir dans des formes horticoles de la marguerite. Cette confusion est fréquente dans les échantillons d'herbier. Elle s'explique très bien si l'on se laisse guider par la grandeur du capitule «qui atteint parfois celle de l'*Aster sinensis* de nos jardins, ce qui est dû à la longueur des demi-fleurons qui ont jusqu'à 3 cm, tandis que le disque en a à peine 2 de diamètre» (Ramond, loc. cit.).

Le *Chrysanthemum Leucanthemum* var. *maximum* de Fiori (1927, p. 625) par exemple, rassemble des formes de jardin: «Val d'Aosta in Valchiusella, colt. per ornamento». Cependant, Fiori et Paoletti (1903, p. 140) disaient fort justement: «Non abbiamo veduti esempli italiani esattamente corrispondenti a questa pianta propria dei Pirenee». Le *Leucanthemum maximum* (Ram.) D.C. a été redécrit en 1813 sous le nom de *Chrysanthemum grandiflorum* par Lapeyrouse (p. 527). Ce nom avait déjà été donné par Broussonnet (1804, p. 15) à une plante des Canaries devenue le *Pyrethrum grandiflorum* dans l'ouvrage de Willdenow (1809, p. 904). Nous ne comprenons pas pourquoi un systématicien de la valeur de Briquet adopte l'épithète *grandiflorum* (Briquet et Cavillier, 1916, p. 98) pour désigner la plante de Ramond.

Comme Favarger (1959) l'avait prévu, la plante pyrénéenne constitue un taxon bien distinct qui s'est révélé ensuite dodécaploïde (Favarger et Villard, 1965). Nous pensons donc qu'il faut donner à cette espèce endémique le nom de *Leucanthemum maximum* (Ram.) D.C.

6.4 Description des taxa et synonymie

Leucanthemum praecox Horvatič ampl. Villard

[Constitué par la réunion de *L. vulgare* ssp. *praecox* Horvatič 1935, 87 (=*L. praecox* Horvatič 1963, 211) et de *L. vulgare* ssp. *alpicolum* Gremli 1898, 272.]

=*C. Leucanthemum* L. (s. str.) Böcher et Larsen 1957, 11; Favarger 1959, 35; Favarger et Villard 1965, 58.

=*L. vulgare* Löve et Löve 1961 b, 359; Polatschek 1966, 133.

Plante bisannuelle ou vivace pendant peu d'années, monocéphale et de taille réduite à polycéphale, vigoureuse et élevée généralement glabre. Feuilles caulinaires

inférieures et celles des rosettes stériles obovées-spatulées, brusquement contractées en pétiole, irrégulièrement incisées à laciniées-pennatilobées, à lobes irrégulièrement dentés ou lobés à leur tour. Feuilles caulinaires moyennes sessiles, oblongues, plus ou moins laciniées à pennatifides ou irrégulièrement dentées, plus ou moins rétrécies au-dessus de la base qui est plus ou moins brusquement élargie-embrassante laciniée-dentée ou pennatifide et parfois munie d'oreillettes écartées. Feuilles supérieures lancéolées, irrégulièrement dentées ou incisées. Plantes diploïdes à 2n = 18. Akènes longs de (1,3–) 1,5 à 2 (–2,5) mm, les périphériques parfois munis d'une pointe ou oreillette scarieuse, voire d'une coronule complète. Diamètre du pollen (épines comprises): 23 à 31 μ; moyenne de nos échantillons: 27,02 μ.

Répartition: Europe, Amérique du Nord (Mulligan, 1958), Inde septentrionale (Mehra et alii, 1965).

Les var. *autumnale* et *praecox* ne représentent peut-être que les types extrêmes d'une chaîne de formes plus ou moins continue qui pourraient être réunies en une ssp. *praecox* comme le suggérait Favarger (1959). Nous avons en effet quelques échantillons qui nous paraissent intermédiaires. D'autre part, des individus de ces deux variétés, cultivés dans des pots trop petits, restent monocéphales et petits avec des feuilles réduites et très faiblement lobées, devenant parfaitement indiscernables les uns des autres.

Leucanthemum praecox Horvatič var. *praecox* Horvatič

L. praecox var. *praecox* Horvatič 1963, 212
=*Chrysanthemum Leucanthemum* var. *lobatum* Briquet 1899, 120.
L. vulgare ssp. *triviale* var. *lobatum* Briq. et Cav. 1916, 90.
C. Leucanthemum ssp. *triviale* var. *lobatum* Hegi 1928, 611.
C. Leucanthemum var. *autumnale* f. *lobatum* Horvatič 1928, 123.
L. vulgare ssp. *praecox* var. *lobatum* Horvatič 1935, 88.
C. Leucanthemum var. *lobatum* Favarger et Villard, 1965, 60.
=*C. Leucanthemum* var. *γ foliis semipennatifidis* Lamarck et De Candolle 1805, 178.
=*C. Leucanthemum* var. *subpinnatifidum* Fernald 1903, 181.

Plante à tige simple ou faiblement rameuse dans sa partie supérieure, dont le capitule terminal, souvent plus grand que les autres, atteint 4 (–6) cm de diamètre. Feuilles minces, non charnues, les inférieures et celles des rosettes stériles obovées à spatulées, atténuées en un long pétiole, plus ou moins profondément incisées-lobées, à lobes obtus, entiers ou faiblement dentés. Feuilles caulinaires moyennes pennatilobées à pennatifides, à divisions étroites et irrégulièrement espacées, munies de longues dents à la base qui est souvent auriculée. Feuilles supérieures étroitement lancéolées ou oblongues, subpennatifides. Plantes diploïdes à 2n = 18.

Variété à floraison précoce: en Suisse, de mars à juin.

Bords de prés maigres, bords de chemins, talus, anciens champs de céréales. Probablement adventice. (Nous avons été frappé de constater que des échantillons reçus de l'Oregon (USA), grand producteur de graines fourragères, ressemblent parfaitement à des plantes récoltées au Val-de-Ruz NE).

Distribution: Disséminée çà et là, en plaine et à l'étage montagnard.

Nos échantillons:

Suisse: Coffrane NE 1013, 1014, 1021; Cressier NE 1007; Dombresson NE 053, 614 à 623, 625, 626, 629 à 631, 634, 635, 637; Frochaux NE 1006; Haut de la Côte NE 515 à 517; Hauterive NE 1016 à 1020; St-Martin NE 459; Paulière NE 1022 à 1025; Pont de Thielle BE 1005; Porrentruy BE

374; Savagnier NE 315 à 322, 324; Savognin GR 309 à 314; Tiefencastel GR 261, 264 à 267, 271, 272; Tiefencastel-Lenz GR 254 à 256, 259, 260, 269, 270; Versam GR 226; Villiers NE 052, 215, 216, 218 à 224.

Etranger: Mäls (Liechtenstein) 462; Cogne (AO, Italie) 669, 670; Florence (FI, Italie) 581; Col de Jau (Pyrénées-Orientales, France) 1026; Corvallis (Oregon, USA) 661, 662, 664, 665; Zagreb (Yougoslavie) 209.

Leucanthemum praecox Horvatič var. *autumnale* (Saint-Amans)

=*Chrysanthemum Leucanthemum* var. *autumnale* Saint-Amans 1821, 255; Fiori 1927, 624; Favarger et Villard 1965, 60.

Leucanthemum vulgare ssp. *triviale* var. *autumnale* Briquet et Cav. 1916, 90.
L. vulgare ssp. *praecox* var. *autumnale* Horvatič 1935, 89.
L. praecox var. *autumnale* Horvatič 1963, 212.

=*C. Leucanthemum* var. *K* Bertoloni 1853, 327 et 329.

=*Tanacetum Leucanthemum* var. *pratensis* lus. 4 Fenzl 1853, 337.

=*L. vulgare* var. *sinuatum* Timbal-Lagrave 1879, 230; Rouy 1903, 273.

=*C. Leucanthemum* var. *laciniatum* Briquet 1899, 121.

Plante assez grande (jusqu'à 80 cm), le plus souvent polycéphale et très ramifiée dès la base. Capitules petits (environ 3 cm de diamètre), à bractées involucrales généralement pâles. Feuilles minces, non charnues, les radicales souvent desséchées à l'anthèse. Feuilles inférieures et celles des rosettes stériles obovées à spatulées, obtuses, atténuées en un long pétiole, profondément et inégalement laciniées à pennatilobées, à lobes irrégulièrement lobés ou incisés. Feuilles caulinaires moyennes largement sessiles, souvent pourvues d'oreillettes à la base, irrégulièrement incisées-pennatilobées à pennatifides, munies de très longues dents à la base. Feuilles supérieures lancéolées à linéaires, irrégulièrement lobées ou parfois sinuées, presque entières sauf à la base qui reste étroitement auriculée et incisée. Plantes diploïdes à 2n = 18.

Variété à floraison tardive: en Suisse, de juin à août et même octobre; dans les Pyrénées-Orientales, d'avril–mai à juillet, selon Timbal-Lagrave (1879).

Probablement adventice et fugace en Suisse où nous l'avons trouvée dans des champs en friche, au bord de chemins, sur des talus récemment terrassés, dans des contrées chaudes (Valais, Basse-Engadine, Pied du Jura). En 1966, par exemple, elle avait disparu de la station d'Ardez (GR) où nous l'avions découverte deux ans auparavant.

Distribution: Disséminée çà et là en Europe, selon Briquet et Cavillier (1916).

Nos échantillons:

Suisse: Arbaz VS 788, 789; Ardez GR 779 â 781, 784; Coppet VD 668; Hauts-Geneveys NE 555, 556; Liddes VS 474 à 478, 1072 à 1088; Nax VS 425 à 433; Neuchâtel 1028; Peseux NE 392; Satigny GE 325.

Etranger: Entraigues (Indre, France) 344, 347, 348, 609; Plougrescant (Côtes du Nord, France) 1048; Land's End (Cornouailles, G.-B.) 491; Ecot (Doubs, France).

Leucanthemum praecox Horvatič var. *alpicola* (Gremli)

=*Leucanthemum vulgare* ssp. *alpicolum* Gremli 1898, 272; Löve et Löve 1961, 56 et 1961 b, 359; Polatschek 1966, 134.

L. vulgare ssp. *triviale* var. *alpicolum* Briquet et Cav. 1916, 92; Horvatič 1935, 86.
Chrysanthemum Leucanthemum var. *alpicola* Duckert et Favarger 1956.
C. Leucanthemum ssp. *alpicola* Favarger 1959, 41.

=*C. atratum* Gaudin 1829, 344.
C. Leucanthemum β atratum Koch 1837, 378 et 1843, 416.

L. Gaudini Dalla Torre 1882, 130.
C. Leucanthemum α vulgare f. *Gaudini* Fiori et Paoletti 1903, 329.
C. Gaudini Dalla Torre et Sarnthein 1912, 543.
C. Leucanthemum var. *Gaudini* Fiori 1927, 624; Horvatič 1928, 128.

Petite plante monocéphale atteignant au maximum 30 (–40) cm de haut, à petit capitule (environ 3 cm de diamètre). Bractées involucrales le plus souvent bordées de noir. Feuilles basilaires spatulées à obovées, un peu charnues, plus ou moins profondément incisées, généralement présentes à l'anthèse. Feuilles caulinaires moyennes assez étroites (le plus souvent 6 fois plus longues que larges), oblongues, fortement incisées-dentées, élargies à la base qui est munie de dents écartées, plus longues et plus serrées que celles du limbe, mais rarement pourvue d'oreillettes. Akènes périphériques souvent munis d'un pappus, pointe, oreillette ou coronule complète. Plantes diploïdes à 2n = 18.

Colonise les pelouses alpines entre 1400 et 2000 m et les prairies sèches de l'étage montagnard (900 à 1100 m).

Aire disjointe et relictuelle, selon Favarger (1959) et Polatschek (1966).

Nos échantillons:

Suisse: Armont NE 770 à 774, 778; Barthélémys NE 753 à 756; Eigergletscher BE 610, 1047; Furka VS 577; Grimsel BE 525 à 527, 530; Grimsel VS 528, 529, 887; Passo San Jorio TI 500, 501, 505, 506; Les Michels NE 454; Poédasson/Ayent VS 378, 379; Realp UR 354, 356, 357; Les Redards NE 353; Val dal Fain GR 603; Wengernalp BE 213.

Leucanthemum vulgare Lam. (sensu stricto)

=*L. vulgare* Lamarck 1778, 137 (excl. var. γ); Horvatič 1963, 213; Mirkovič 1966, 146.
L. vulgare ssp. *triviale* var. *pratense*, *praestans* et *laticeps* Briquet et Cav. 1916, 88.
=*C. Leucanthemum* Petermann 1849, 301.
C. Leucanthemum var. *vulgare* et *amplifolium* Fiori 1927, 624 et 625.
=*C. ircutianum* Böcher et Larsen 1957; Favarger 1959; Favarger et Villard 1965, 62.
L. ircutianum Löve et Löve 1961 b, 359; Polatschek 1966, 134.

Plante vivace à tige simple ou ramifiée. Feuilles non charnues, celles de la base et des rejets stériles spatulées ou obovées-spatulées, à limbe grossièrement denté ou crénelé, rarement incisé-lobé, brusquement contracté en pétiole. Feuilles caulinaires moyennes sessiles, généralement assez larges (le plus souvent 4 fois plus longues que larges), oblongues, assez régulièrement crénelées ou dentées, plus ou moins rétrécies au-dessus de la base qui est plus ou moins brusquement élargie – embrassante, incisée-dentée, parfois munie d'oreillettes écartées. Feuilles supérieures lancéolées. Plante tétraploïde à 2n = 36. Akènes longs de (1,5–) 1,7 à 2,3 (–2,6) mm, tous nus au sommet ou les périphériques munis d'une pointe ou oreillette, rarement d'une coronule complète. Diamètre du pollen (épines comprises): 27 à 35 μ; moyenne de nos échantillons: 31,17 μ.

Colonise les stations influencées par l'homme: prairies fauchées, champs, bords de chemins, de la plaine à l'étage subalpin. (Exceptions: voir Favarger et Villard, 1965.)

Répartition: De l'Europe centrale et septentrionale à la Sibérie. Inde septentrionale (Mehra et alii, 1965). Amérique du Nord (Fernald, 1903; Mulligan, 1958).

Nos échantillons:

Suisse: Ardez GR 783; Armont NE 775, 776; Val d'Arpette VS 766 à 769; Bellevue/Yverdon VD 751; Bellinzone TI 750; Grand-St-Bernard VS 749; Bevaix NE 747; Bex VD 745; Bondo GR 739, 740; Cavigliano TI 716; Cernier NE 712, 713; Chaumont NE 689; Chézard NE 688; Churfirsten SG 685; Clusette NE 671, 672, 677 à 682; Corbières FR 667; Couvet NE 659; Diessenhofen TG 647; La Dôle VD 641, 642; Ennenda GL 1027; Val Faetto TI 604; Fretereules NE 1015; Gabi VS 576; Lavin GR 480; Leysin VD 479; Lindenbuck ZH 473; St-Martin NE 458, 460; Mulegns GR 439, 440; Nax VS 421 à 424, 434, 435; Neuchâtel 418, 419; Nods BE 413; Oberalp GR 410; Pazzallo TI 397, 398; Peseux NE 391; Prarion/Nax VS 371; La Prise NE 370; La Punt GR 368; Realp UR 355; Redards NE 352; Rochefort NE 1008; Rosières NE 330, 331, 337, 338; Sargans SG 326; Savagnier NE 323; Scuol GR 305, 306; Sonvico TI 287; Stabio TI 285; Trient VS 241.

Etranger: Dijon (Côte d'Or, France) 645, 646; Dorlisheim (Ht-Rhin, France) 613; Hohneck (Ht-Rhin, France) 514; Mélézet/Ceillac (Htes-Alpes, France) 455, 456; Montferrand (Doubs, France) 450 à 452; Soultzeren (Ht-Rhin, France) 286; Strasbourg (France) 278, 279, 280, 896; Turini (Alpes-Maritimes, France) 236, 237; Bormio (SO, Italie) 738; Grigna (CO, Italie) 540, 541, 548; Morbegno (SO, Italie) 445 à 448; Brunnenkogel (Autriche) 725; Klagenfurt (Autriche) 494; Sölden (Windachtal, Autriche) 290, 291; Bratislava (Tchécoslovaquie) 732; Prague (Tchécoslovaquie) 372; Kozina (Yougoslavie) 492; Lund (Suède) 464; Deidesheim (Allemagne) 648.

Leucanthemum adustum (Koch) Gremli

=*Chrysanthemum montanum α adustum* Koch 1837, 378 et 1843, 417.
C. adustum Fritsch 1897, 574.
Leucanthemum adustum Gremli 1898, 272.
L. montanum var. *adustum* Horvatič 1963, 216.
L. vulgare ssp. *montanum* var. *adustum* Briquet et Cav. 1916, 95; Horvatič 1935, 80.
C. Leucanthemum ssp. *montanum* var. *adustum* Hegi 1928, 611.
C. heterophyllum var. *adustum* Horvatič 1928, 111.
=*C. Leucanthemum* ssp. *montanum* Gaudin 1829, 342; Fiori et Paoletti 1903, 241; Fiori 1927, 626.
Leucanthemum montanum Ardoino 1867, 222.
Chrysanthemum montanum Favarger 1959, 42; Favarger et Villard 1965, 66.
C. maximum ssp. *montanum* Baksay 1957, 155.
L. maximum «Westalpensippe» Polatschek 1966, 138.
=*C. lanceolatum* Hayek 1913, 537.
=*L. atratum* Grenier 1869, 416.

Plante vivace à tige généralement monocéphale, souvent pubescente à hérissée dans la partie inférieure. Capitule grand, ayant de 3 à 6 cm de diamètre. Feuilles assez épaisses et coriaces, souvent un peu poilues. Feuilles caulinaires inférieures et celles des rosettes stériles à limbe obové à spatulé, grossièrement denté, contracté en un long pétiole. Feuilles caulinaires moyennes oblongues à lancéolées, sessiles, dentées en scie souvent jusqu'à la base qui est plus ou moins atténuée et généralement dépourvue d'oreillettes. Feuilles supérieures étroitement lancéolées, souvent entières. La tige est toujours terminée, sous le capitule, par une partie nue ou ne possédant que quelques petites feuilles très réduites, succédant brusquement aux feuilles normales. Plante hexaploïde à 2n = 54. Akènes longs de (2–) 2,5 à 3,2 mm, ceux de la périphérie parfois munis d'une coronule plus ou moins complète. Diamètre du pollen (épines comprises): 29 à 39 μ; moyenne de nos échantillons: 33,85 μ.

Colonise les stations naturelles (associations de pelouses et associations de pionniers), de l'étage montagnard à l'étage alpin. L'aire de répartition dans les Alpes et le Jura s'étend du Dauphiné à la partie occidentale de l'Autriche (Polatschek, 1966).

Nos échantillons:

Suisse: Bramois VS 734, 735; Chasseral BE 695 à 697, 699, 701 à 704; Chasseron VD 693, 694; Chaumont NE 690; Churfirsten SG 683; Clusette NE 673, 675; Corviglia GR 660; Creux-du-Van

NE 652 à 654; La Dôle VD 638 à 640, 643, 644; Il Fuorn GR 578; Gantrisch BE 571, 572; Gumen GL 519, 520; Jeur Brûlée VS 508, 509; Julier GR 499; Kemmeriboden Bad BE 496 à 498; Klausen UR 493; Morgins VS 444; Nax VS 436; Nünenen BE 411, 412; Orvin BE 404, 405; Pertuis NE 394 à 396; Rawyl VS 360 à 363, 1041; Riffelalp VS 351; Rosières NE 332 à 334; Scuol GR 303, 304, 307, 308; Simplon VS 301; Solalex VD 292 à 299; Thälifurke GR 273; Tiefencastel GR 262, 263; Tiefencastel-Lenz GR 257, 258, 268; La Tourne NE 244; Vernamiège VS 227.

Etranger: Mäls (Liechtenstein) 463. France: Bessans (Savoie) 748; Fierney (Ain) 582 à 584; Galibier (Htes-Alpes) 566, 574, 575; Iseran (Savoie) 511, 512; Lautaret (Htes-Alpes) 483 à 485, 488; La Loue (Doubs) 465; Mouthier (Doubs) 441 à 443; Narderan (Ain) 437; Praffion (Ain) 373; Puy de Dôme 367; Mont Rond (Jura) 340, 341; Risoux (Jura) 349, 350; Italie: Cesana (TO) 708 à 711; Val Federia (SO) 597 à 599; Valle Pattina (SO) 399; Alpe Plaghera (SO) 380; Stelvio (BZ) 281 à 284; Umbrail (SO) 235.

Leucanthemum heterophyllum (Willd.) D.C.

=*Chrysanthemum heterophyllum* Willdenow 1800, 2142 et 1809, 902; Balbis 1806, 31; De Candolle et Lamarck 1806, 286; Gaudin 1829, 343; Fritsch 1897, 575; Favarger et Villard 1965, 68.
Matricaria heterophylla Poiret 1813, 600.
Leucanthemum heterophyllum De Candolle 1837, 47; Gremli 1898, 272.
C. montanum β heterophyllum Koch 1837, 378 et 1843, 417.
L. montanum var. *heterophyllum* Horvatič 1963, 216.
Tanacetum Leucanthemum var. *montana* lus. 4 Fenzl 1853, 341.
C. Leucanthemum ssp. *heterophyllum* Favarger 1959, 40.
L. vulgare ssp. *montanum* var. *heterophyllum* Briquet et Cav. 1916, 97; Horvatič 1935, 81.
=*Chrysanthemum lanceolatum* Persoon 1807, 460; Fritsch 1922, 566.
Phalacrodiscus lanceolatus Lessing 1832, 253.
C. heterophyllum β lanceolatum Horvatič 1928, 113.
C. maximum var. *lanceolatum* Baksay 1957, 155.
L. maximum «Südalpensippe» Polatschek 1966, 137.

Plante vivace à tige le plus souvent monocéphale, portant un grand capitule (4 à 7 cm de diamètre). Feuilles assez épaisses et un peu charnues, vert foncé, souvent glaucescentes, décroissant régulièrement jusque dans la partie supérieure de la tige. Feuilles inférieures (généralement desséchées à la floraison) oblongues à lancéolées, à dents nombreuses, serrées et régulières, longuement pétiolées. Feuilles caulinaires moyennes et supérieures sessiles, de plus en plus étroitement lancéolées, à petites dents nombreuses, aiguës et régulières, dirigées en avant, souvent concentrées dans la moitié supérieure du limbe. Plante octoploïde à 2n = 72. Akènes longs de (2–) 2,3 à 3 (–3,5) mm, les périphériques souvent munis d'une coronule. Diamètre du pollen (épines comprises): 33 à 43 μ; moyenne de nos échantillons: 36,75 μ.

Espèce du versant sud des Alpes dont l'aire de répartition s'étend des Karawanken (selon Polatschek, 1966) par le Tyrol du Sud et les Alpes insubriennes, jusqu'aux Alpes Cottiennes (fig. 73). Les seules stations de Suisse que nous connaissions sont situées dans le Tessin méridional (Alpe Bolla, Torrione, Monte San Giorgio, Arzo). Selon Chenevard (1910), la station la plus septentrionale serait le Val Onsernone.

Cette espèce croît sur calcaire et dolomie dans des stations naturelles où elle remplace totalement *L. adustum*, de 600 m (près d'Arzo) à 2000 m (Grigna). Nous l'avons cherchée en vain sur le versant nord du Pizzo dei Tre Signori (Alpi Orobie) comme au nord de Domaso et de Sorico (CO), sur des terrains granitiques.

Nos échantillons:

Suisse: Arzo TI 763 à 765; Monte Boglia TI 742, 743; Alpe Bolla TI 471; Monte San Giorgio TI 553, 554; Torrione TI 246, 247.

Italie: Lago di Braies (BZ) 737; Grigna (CO) 533 à 536, 538, 539, 542 à 547, 549 à 552; Val Neria (CO) 420; Pizzocolo (BS) 381, 382; Roncobello (BG) 342, 343; Cima Tombea (BS) 249 à 253; Gran Truc (TO) 238, 239.

Leucanthemum cuneifolium Legrand in Coste 1903, 341
=*Chrysanthemum cuneifolium* P. Fournier 1939, 974

Plante vivace, à tige ordinairement simple et monocéphale, élevée (jusqu'à 60 cm), très longuement nue sous le capitule qui peut atteindre 6 cm de diamètre. Feuilles caulinaires inférieures et celles des rejets stériles obovales à spatulées, parfois cunéiformes, longuement pétiolées, fortement dentées, à dents généralement régulières, les plus proches du pétiole souvent courbées vers l'extérieur. Feuilles caulinaires moyennes oblongues, sessiles, graduellement rétrécies et dépourvues d'oreillettes à la base, dentées en scie, de plus en plus étroites vers le haut de la tige. Feuilles supérieures quasi linéaires. Plante octoploïde à 2n = 72. Akènes longs de (2–) 2,5 à 3,5 (–4) mm, ceux de la périphérie portant une coronule bien développée. Diamètre du pollen (épines comprises): 34 à 45 μ; moyenne de nos échantillons: 37,56 μ.

Hybrides heptaploïdes avec *L. coronopifolium* Vill.

La répartition de cette espèce qui, dans la région de Ceillac (Hautes-Alpes), remplace totalement dans les stations naturelles aussi bien *L. adustum* (Koch) Gremli que *L. heterophyllum* (Willd.) D.C. entre 1000 m (Saint-Crépin) et 2400 m (Col de Bramousse), reste à préciser. A notre connaissance, les stations de *L. adustum* les plus proches sont le Lautaret et Cesana (TO), où nous avons trouvé des plantes à 2n = 54. *L. cuneifolium* est donc un vicariant occidental de *L. heterophyllum* dont nous avons récolté des exemplaires à 2n = 72 sur le Gran Truc (TO).

Nos échantillons:

Région de Ceillac (Htes-Alpes) 069, 072, 1295 à 1297, 1301, 1304, 1307, 1309 à 1315. Saint-Crépin (Hautes-Alpes) 1308.

7. Clef de détermination des Leucanthemum vulgare sens. lat. de Suisse

1. Feuilles radicales (généralement desséchées à l'anthèse) et celles des rejets stériles lancéolées.

Feuilles épaisses et charnues, vert foncé, souvent glaucescentes, à petites dents nombreuses, serrées, régulières, souvent concentrées dans la moitié supérieure du limbe. Feuilles moyennes sans orelilettes ni longues dents à la base. Plante généralement monocéphale, à grand capitule, des Alpes calcaires méridionales. 2n = 72. *L. heterophyllum* (Willd.) D.C.

Feuilles radicales obovées ou spatulées 2

2. Feuilles caulinaires moyennes sans dents à la base ou à dents plus larges que longues, ni auriculées ni embrassantes.

Feuilles assez épaisses et coriaces, souvent un peu poilues, plus grossièrement dentées que dans l'espèce précédente et les moyennes le plus souvent dentées jusqu'à la base. Plante presque toujours monocéphale, à grand capitule. Akènes longs de (2–) 2,5 à 3,2 mm. 2n = 54.
L. adustum (Koch) Gremli.

Feuilles caulinaires moyennes munies à la base de dents plus longues que larges, souvent embrassantes et auriculées. Akènes longs de (1,3–) 1,5 à 2,3 (–2,6) mm 3

3. Feuilles basilaires petites, un peu charnues. Petites plantes monocéphales à petits capitules (environ 3 cm de diamètre).

Feuilles inférieures plus ou moins profondément incisées, présentes à l'anthèse. Feuilles caulinaires moyennes étroites (généralement 6 fois plus longues que larges), fortement incisées-dentées, munies à la base de longues dents écartées. Bractées involucrales généralement bordées de noir. 2n = 18. *L. praecox* var. *alpicola* (Gremli).

Feuilles toutes minces, non charnues ni coriaces..... 4

4. Feuilles caulinaires moyennes assez régulièrement dentées ou crénelées, à dents dirigées en avant, à limbe généralement assez large (le plus souvent 4 fois plus long que large). Dents du milieu du limbe des premières feuilles sessiles généralement plus larges que longues.

Feuilles inférieures et celles des rosettes stériles à limbe grossièrement crénelé-denté, rarement incisé-lobé, les lobes alors entiers ou à peine sinués-dentés. 2n = 36. *L. vulgare* Lam. sens. str.

Feuilles caulinaires moyennes irrégulièrement incisées-pennatilobées à pennatifides, le plus souvent 5 fois plus longues que larges, à divisions souvent écartées. Dents du milieu du limbe des premières feuilles sessiles généralement plus longues que larges..... 5

5. Plante généralement polycéphale et très ramifiée dès la base, très feuillée et souvent élevée jusqu'à 80 cm), à petits capitules et à bractées involucrales généralement assez pâles.

Feuilles inférieures laciniées à pennatilobées, à lobes irrégulièrement incisés ou lobés. Floraison tardive (pas avant juin en plaine). 2n = 18. *L. praecox* var. *autumnale* (St-Am.)

Plante à tige simple ou faiblement rameuse dans la partie supérieure, à capitule terminal souvent plus grand que les autres, atteignant 4 (–6) cm de diamètre. Feuilles inférieures incisées-lobées à lobes entiers ou faiblement sinués-dentés. 2n = 18. *L. praecox* var. *praecox* Horvatič.

8. Conclusions

Le but final de toute classification moderne n'est pas seulement d'exprimer les affinités des taxa, d'ordonner et de subordonner ceux-ci en un système hiérarchique cohérent. Elle doit en plus être le reflet de leur origine, de leur histoire, c'est-à-dire de leurs migrations et de leur évolution.

Qu'en est-il chez *L. vulgare* sens. lat.?

Les variétés diploïdes de *L. praecox* ne sont pas équivalentes. La var. *alpicola* dont l'aire de répartition est relictuelle, située au milieu de celle du taxon hexaploïde et disjointe (Favarger, 1959; Skalińska, 1963; Polatschek, 1966) représente certainement l'aspect actuel d'un taxon diploïde ancestral, laissé sur place par les glaciations (nunnatakker) et ayant évolué sur place. Les populations jurassiennes de la vallée de la Brévine découvertes par Duckert et Favarger (1956) présentent de petites différences morphologiques avec les populations alpines desquelles elles sont séparées géographiquement, donc génétiquement. La var. *autumnale* en revanche, qui croît dans des stations influencées par l'homme, est certainement de formation plus récente. Sa répartition en Suisse dans les contrées chaudes (Valais, Basse-Engadine et pied du Jura) suggère une origine méditerranéenne. La var. *praecox* pose un problème moins facile à résoudre. Elle croît dans des stations naturelles (Mesobrometum) à la limite des prairies fauchées (Arrhenatheretum) où elle peut entrer en concurrence avec *L. vulgare* Lam. Il est difficile de dire s'il s'agit d'un taxon en place avant le taxon tétraploïde plus jeune et plus vigoureux et relégué par celui-ci

dans les stations moins favorables, ou au contraire d'un taxon adventice, introduit par l'homme, qui concurrence les tétraploïdes déjà en place. En effet, la var. *praecox* croît aussi en abondance dans certaines prairies artificielles (Favarger et Villard, 1965). Cette variété a envahi l'Amérique du Nord aux temps historiques (Fernald, 1903) où elle est devenue une «mauvaise herbe» et une plaie pour les agriculteurs de certains Etats. Il est possible qu'elle nous en soit revenue avec des graines fourragères.

Quoi qu'il en soit, nous pensons que *L. vulgare* Lam. n'est pas plus ancien que la var. *praecox* dont il dérive peut-être, comme semble l'indiquer la parenté morphologique. Ce taxon tétraploïde colonise surtout des stations à caractère anthropogène marqué (Arrhenatheretalia). Comme nous l'indiquions déjà en 1965 (Favarger et Villard), il peut coloniser aussi des stations naturelles, en l'absence du taxon hexaploïde, ainsi dans les Vosges et le Tyrol (Windachtal). Comme l'indiquait déjà Favarger (1959), il est certainement de formation récente (postglaciaire).

Deux hypothèses peuvent tenter d'expliquer la genèse des hauts polyploïdes:

1. Comme les hauts polyploïdes dérivent des bas polyploïdes, les premiers seraient des néopolyploïdes (sensu Favarger, 1961) dérivés de *L. vulgare* Lam. par allopolyploïdie (tableau 17).

2. Comme l'aire de distribution des hauts polyploïdes est limitée aux massifs montagneux (Tatra, Alpes, Jura, Balkans, Pyrénées), comme ils croissent dans des stations naturelles, on peut penser qu'il s'agit d'anciens polyploïdes (mésopolyploïdes) dont la formation est antérieure à celle du *L. vulgare* Lam. actuel.

Cette deuxième hypothèse, qui nous paraît la plus valable, implique l'existence d'un tétraploïde ancestral qui reste à découvrir ou qui n'aurait eu qu'une existence temporaire, ayant disparu par exemple pendant les glaciations. Abstraction faite des taxa récents, il existerait alors chez *L. vulgare* sens. lat. une situation analogue à celle que l'on trouve chez *L. atratum* sens. lat. où sont connus des diploïdes, des hexaploïdes et peut-être des octoploïdes, mais pas de tétraploïdes.

Si l'on examine la répartition actuelle des hauts polyploïdes, il faut admettre que le tétraploïde ancestral occupait une aire qui a été ensuite colonisée par *L. adustum* d'une part, par *L. vulgare* d'autre part (Vosges), peut-être aussi par des taxa endémiques: *L. Delarbrei* Timb.-Lagr. dans le Massif central, *L. maximum* Ram. et un autre taxon tétraploïde (p. 164) dans les Pyrénées.

La répartition actuelle des hexaploïdes et octoploïdes (fig. 73) nous permet d'émettre une hypothèse intéressante au sujet de leur origine. La disposition des aires qui épousent la forme de la chaîne des Alpes suggère une migration vers le sud, avec une succession d'hybridations suivies de conquêtes de territoires. Nous avons dit (p. 160) pourquoi nous pensions qu'un taxon diploïde avait donné naissance, par hybridations intervenant à deux niveaux, aux taxa hexaploïdes et octoploïdes. Ce diploïde doit donc être un taxon méditerranéen et, comme la morphologie l'indique (p. 120), réunir des plantes monocéphales à feuilles étroites et possédant une coronule sur les akènes de la périphérie. Ce taxon pourrait être le *L. graminifolium* Lam. dont les akènes des rayons sont munis d'une coronule bien développée, éventuellement aussi le *L. Burnatii* Briq. et Cav., endémique des Alpes-Maritimes, dont tous les akènes portent une coronule.

Il faut remarquer que plusieurs auteurs ont rapproché *L. graminifolium* de *L. adustum* et *L. heterophyllum*, mises à part les confusions dont nous avons parlé p. 167.

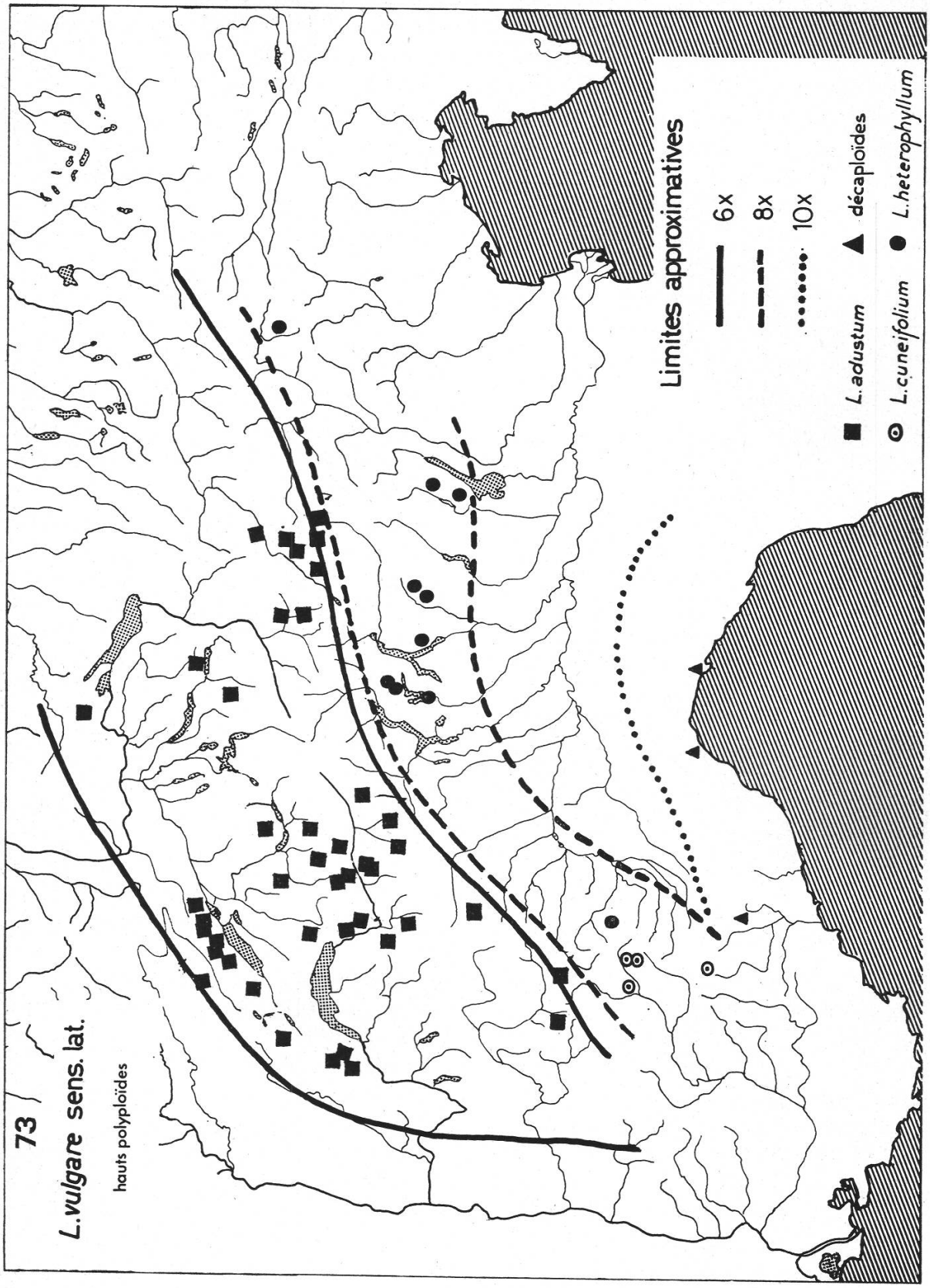


Figure 73

Répartition des hauts polyploïdes de *L. vulgare* sens. lat. dans les Alpes centrales et occidentales

Koch (1837) comprenait *L. graminifolium* dans son *Chrysanthemum montanum γ* devenu en 1843 le *C. montanum γ saxicola*. Schulz-Bipontinus (1844) faisait de *L. graminifolium* une ssp. *graminifolius* de son *Phalacrodiscus montanus* que Visiani (1847) donnait comme synonyme de la var. *graminifolium* de son *Chrysanthemum Leucanthemum*. Récemment encore, Polatschek (1966) rapprochait *L. graminifolium L.* et *L. Burnatii* Briq. et Cav. des hexaploïdes et octoploïdes de *L. vulgare* sens. lat. dans son «*L. maximum-L. graminifolium*-Gruppe».

Notre hypothèse demande encore une confirmation expérimentale. Quant au taxon décaploïde de *L. vulgare* sens. lat., encore très mal connu, il est possible qu'il soit né d'un octoploïde et d'un diploïde de l'Apennin.

La répartition des «races chromosomiques» de *L. vulgare* sens. lat. dans les Pyrénées est encore trop mal connue pour que nous puissions émettre une hypothèse de quelque vraisemblance au sujet de la genèse du *L. maximum* Ram.

La phylogénie des *L. vulgare* sens. lat. d'Europe centrale, telle que nous la comprenons aujourd'hui, peut être représentée par un schéma (tableau 18).

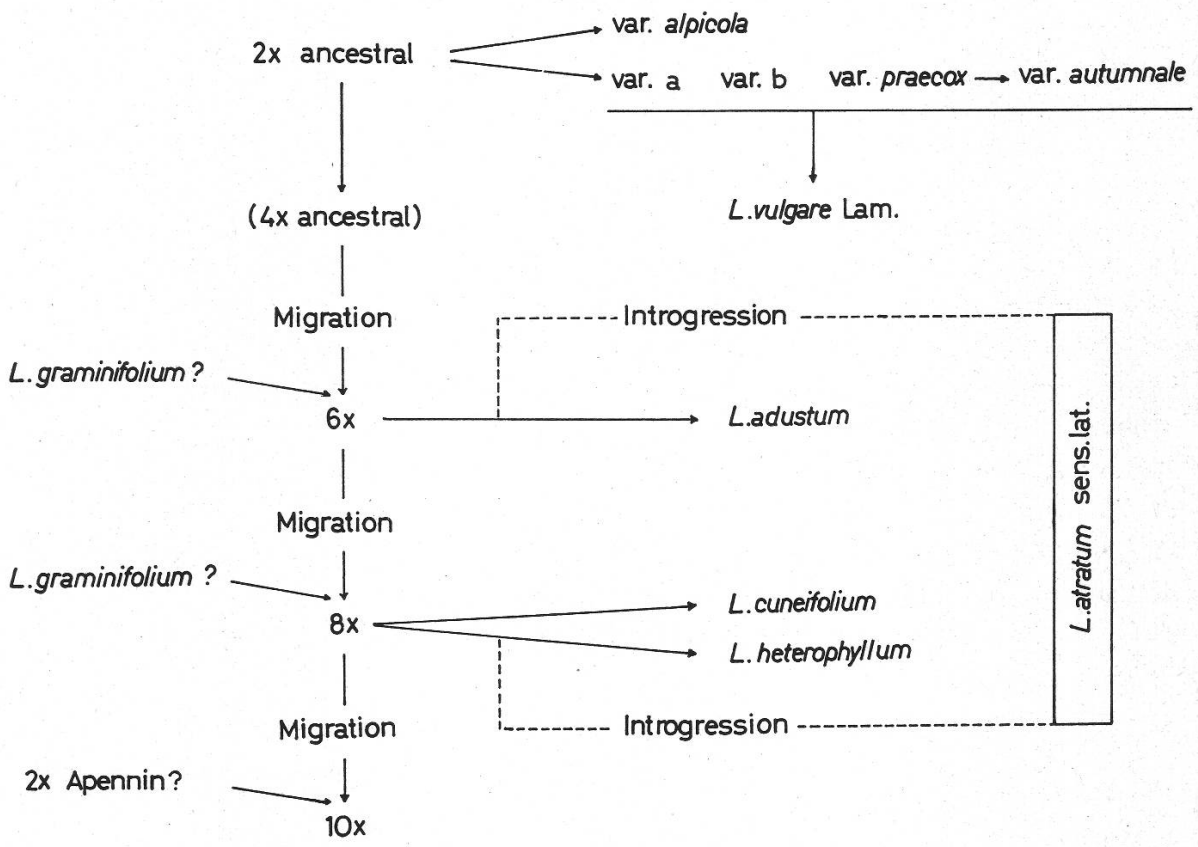


Tableau 18

Phylogénie (hypothèses)

Ce schéma n'est pas à l'abri de critiques: il est certainement trop simple et ne tient pas compte d'introgression possible au sein même de l'espèce collective (par exemple entre *L. vulgare* Lam. et *L. adustum*). D'autre part, les résultats de nos croisements entre diploïdes et hauts polyploïdes (fig. 19) montrent que la genèse des polyploïdes

peut se faire par d'autres voies, assez inattendues. Dans quelle mesure le phénomène de redoublement des chromosomes du gamète mâle à la fécondation est-il intervenu au cours de l'évolution des *Leucanthemum?* Il est impossible de le dire actuellement.

Enfin, il ne faut pas oublier qu'il ne s'agit ici que d'hypothèses et que, comme le disait malicieusement Turrill (1950): «The danger is that phylogenetic speculations tend to be presented as facts and even to become accepted as such, at least by the speculator!»

Si nos hypothèses se révélaient exactes, elles viendraient à l'appui des idées d'Ehrendorfer (1962) qui montrait que les montagnes méditerranéennes sont d'importants centres de création d'éléments floristiques de l'Europe centrale (probablement parce qu'elles ont joué un rôle de refuge pendant les glaciations), qui notait l'importance de l'hybridation au niveau des diploïdes dans la genèse des espèces, l'importance aussi des relations entre les diploïdes des montagnes subméditerranéennes et des polyploïdes de l'Europe centrale dans la compréhension de la taxinomie d'espèces collectives ou de groupes d'espèces étroitement apparentées.

Le champ de recherches est vaste encore dans le genre *Leucanthemum.* Les problèmes principaux qui restent à résoudre sont:

- l'étude cytotaxinomique des taxa de l'Italie du Centre et du Sud;
- la répartition des différents taxa dans les Pyrénées et le Massif central;
- les relations des taxa d'Europe centrale avec ceux des Pyrénées et du Massif central surtout; l'école de Horvatič s'occupe des relations avec les taxa balkaniques;
- les relations avec des groupes d'espèces voisines: au niveau diploïde, surtout avec *L. serotinum* (L.) Stankov d'Europe orientale, *L. Burnatii* Briq. et Cav. et *L. graminifolium* Lam., mais aussi avec *L. Hultenii* L. et L. de l'Arctique; au niveau tétraploïde avec *L. cebennense* D.C. et *L. corsicum* D.C.;
- les relations avec les espèces d'Afrique du Nord dont les nombres chromosomiques sont encore inconnus;
- les relations avec une espèce voisine à feuilles auriculées: *L. pallens* (Gay) D.C. hexaploïde.

De nombreuses recherches seront encore nécessaires pour que puissent être expliquées les relations entre les taxa qui constituent le genre *Leucanthemum*, entre celui-ci et les genres voisins, que puissent être expliquées aussi leur origine et leur genèse.

Résumé

1. Il nous paraît possible de distinguer morphologiquement, grâce à des caractères foliaires surtout, les populations des diverses races chromosomiques de *Leucanthemum vulgare* s. l. existant en Suisse. Le diamètre moyen des microspores ou la longueur moyenne des akènes permettent de trancher les cas douteux.

2. Les taxa de Suisse sont caractérisés par un rythme phénologique propre, reflété par des époques de floraison différentes.

3. Il nous paraît impossible de définir objectivement un caryogramme des *Leucanthemum* de notre dition, les chromosomes étant trop semblables les uns aux autres. Il existe chez *L. praecox* Horvatič comme chez *L. Halleri* (Sut.) Polatschek 3 paires de chromosomes à satellites.

4. Nous proposons, pour les races chromosomiques de Suisse, le statut taxinomique suivant:

Espèce collective: *Leucanthemum vulgare* s. l.

Diploïdes: *L. praecox* Horvatič ampl. Villard
var. *praecox* Horvatič
var. *autumnale* (St-Amans)
var. *alpicola* (Gremli)

Tétraploïdes: *L. vulgare* Lam.

Hexaploïdes: *L. adustum* (Koch) Gremli

Octoploïdes: *L. heterophyllum* (Willd.) D.C.

5. Une clef de détermination permet de reconnaître ces taxa.

6. Les *Leucanthemum* sont caractérisés par une allogamie prépondérante. Les phénomènes d'apomixie ne paraissent jouer aucun rôle dans les espèces étudiées.

7. Nous avons étudié la microsporogenèse des espèces que nous avons croisées. Les diploïdes: *L. praecox* Horvatič, *L. Halleri* (Sut.) Polatschek et *L. rotundifolium* (W.K.) D.C. ont une méiose régulière avec 9 bivalents à la métaphase I.

Les polyploïdes qui sont probablement des autopolyploïdes intervariétaux ou des autoallopolyploïdes, ont une méiose régulière. Nous n'avons vu que rarement 1 à 2 trivalents + 1 à 2 univalents à la diacinèse ou à la métaphase I.

L. vulgare Lam. nous a montré 18 bivalents dans 41 % des cas étudiés et 0 à 5 tétravalents par cellule mère.

L. adustum (Koch) Gremli nous a montré 27 bivalents dans 56% des cas et 0 à 2 tétravalents par cellule mère.

L. heterophyllum (Willd.) D.C. nous a montré 36 bivalents dans 64% des cas et 0 à 2 tétravalents par cellule mère.

8. *L. cuneifolium* Legrand est un taxon octoploïde à 2n = 72. Nous avons vu le plus souvent 36 bivalents à la méiose de cette espèce.

9. Nous avons obtenu des hybrides entre différentes races chromosomiques de *L. vulgare* sens. lat.

a) Il n'y a pas de barrière de stérilité entre les variétés diploïdes qui sont des écotypes d'une même écospecies: *L. praecox* Horvatič. La méiose de ces hybrides est absolument régulière.

b) Il existe une barrière de stérilité entre diploïdes et tétraploïdes: les triploïdes artificiels n'avaient qu'une fertilité restreinte.

c) Cette barrière de stérilité s'abaisse entre les hauts polyploïdes, malgré une méiose caractérisée par la présence d'univalents et de multivalents en nombre variable, et une fréquence de microcytes pouvant s'élever à 10%.

10. Nos croisements entre diploïdes et polyploïdes de *L. vulgare* sens. lat. n'ont réussi que dans un sens: lorsque le diploïde joue le rôle de parent mâle.

11. Lorsque le déséquilibre est grand entre les nombres chromosomiques des races de *L. vulgare* sens. lat., nous avons obtenu, à côté des hybrides attendus des plantes à nombre chromosomique plus élevé. Ainsi, le croisement entre hexaploïde femelle et diploïde mâle fournit des descendants tétraploïdes, mais encore des pentaploïdes. Le croisement entre octoploïde femelle et diploïde mâle ne nous a fourni que des hexaploïdes. Nous ne pouvons expliquer ce phénomène qu'en invoquant un redoublement des chromosomes du gamète mâle lors de la cytomixie.

12. Nous avons obtenu des hybrides entre *L. vulgare* sens. lat. et *L. atratum* sens. lat.

a) Les hybrides diploïdes sont hautement stériles malgré une méiose normale.

b) La barrière de stérilité s'abaisse au niveau des polyploïdes, si bien qu'une introgression des gènes d'une espèce dans l'autre peut se réaliser.

Tous les hybrides obtenus possédaient une coronule bien développée sur les akènes de la périphérie, nulle sur les akènes du disque.

13. Nous avons obtenu des hybrides diploïdes en croisant *L. praecox* Horvatič avec *L. rotundifolium* (W.K.) D.C. Ces hybrides, bien que leur méiose soit normale, sont hautement stériles. Ils ne ressemblent pas au *L. vulgare* tétraploïde.

14. Nous avons trouvé et étudié quelques hybrides naturels, identiques à nos hybrides artificiels de même ascendance:

a) Un pentaploïde né d'un croisement entre *L. vulgare* Lam. et *L. adustum* (Koch) Gremli.

b) Des hybrides pentaploïdes nés d'un croisement entre *L. coronopifolium* Vill. et *L. vulgare* Lam.

c) Des hybrides heptaploïdes nés d'un croisement entre *L. coronopifolium* Vill. et *L. cuneifolium* Legrand.

Nous n'avons jamais trouvé d'hybrides naturels entre *L. Halleri* diploïde et *L. vulgare* sens. lat. Les échantillons de Haussknecht cités par Hegi (1928, p. 622) sont à notre avis des *L. Halleri* diploïdes un peu aberrants.

15. Lors de la microsporogenèse de tous les hybrides étudiés, l'appariement des chromosomes était proche du maximum possible ou égal à celui-ci.

16. Des hypothèses basées sur la morphologie, la cytologie, la chorologie et l'écologie tentent d'expliquer la genèse des races chromosomiques de *L. vulgare* sens. lat.

Zusammenfassung

1. Die in der Schweiz vorkommenden Rassen von *Leucanthemum vulgare* mit verschiedenen Chromosomensätzen lassen sich morphologisch (vor allem aufgrund der Blattmerkmale) unterscheiden. Zweifelsfälle können anhand des mittleren Durchmessers der Pollenkörner oder der mittleren Länge der Achänen entschieden werden.

2. Die Rassen sind auch durch den phänologischen Rhythmus (unterschiedliche Blütezeit) charakterisiert.

3. Die Aufstellung eines Karyogramms scheint nicht möglich, da die Chromosomen untereinander zu ähnlich sind. Bei *L. praecox* Horvatič und *L. Halleri* (Sut.) Polatschek kommen 3 Paare von Chromosomen mit Satelliten vor.

4. Die folgende Einteilung wird für die Schweiz vorgeschlagen:
Kollektivart: *Leucanthemum vulgare* s. l.

Diploid: *L. praecox* Horvatič ampl. Villard
var. *praecox* Horvatič
var. *autumnale* (St-Amans)
var. *alpicola* (Gremli)

Tetraploid: *L. vulgare* Lam.
Hexaploid: *L. adustum* (Koch) Gremli
Oktoploid: *L. heterophyllum* (Willd.) D.C.

5. Ein Schlüssel ermöglicht die Unterscheidung dieser Einheiten.

6. Bei den untersuchten Arten scheint Apomixis nicht vorzukommen.

7. Bei den für Kreuzungen verwendeten Arten wurde die Bildung der Mikrosporen untersucht. Die diploiden Arten *L. praecox* Horv., *L. Halleri* (Sut.) Pol. und *L. rotundifolium* (W.K.) D.C. weisen eine regelmässige Meiose mit 9 bivalenten Chromosomen in der Metaphase I auf.

Bei den Polyploiden, die wahrscheinlich intervarietal autopolyploid oder autoallopolyploid sind, ist die Meiose regelmässig. Nur selten wurden in Diakinese oder Metaphase I 1 bis 2 trivalente + 1 bis 2 univalente Chromosomen beobachtet.

Bei *L. vulgare* fanden sich 18 bivalente Chromosomen in 41% der Fälle und 0 bis 5 tetravalente pro Mutterzelle, bei *L. adustum* 27 bivalente in 56% der Fälle und 0 bis 2 tetravalente und bei *L. heterophyllum* 36 bivalente in 64% der Fälle und 0 bis 2 tetravalente.

8. *L. cuneifolium* Legrand ist oktoploid mit $2n = 72$ und meist 36 bivalenten Chromosomen in der Meiose.

9. Verschiedene Chromosomenrassen von *L. vulgare* s. l. konnten bastardiert werden.

a) Zwischen den diploiden Varietäten besteht keine Sterilitätsbarriere, und die Meiose der Hybriden verläuft regelmässig.

b) Zwischen diploiden und tetraploiden besteht eine Sterilitätsbarriere; experimentelle triploide Bastarde waren nur beschränkt fruchtbar.

c) Trotz der durch univalente und multivalente Chromosomen in wechselnder Zahl charakterisierten Meiosen wird die Sterilitätsbarriere bei hoch polyploiden Formen kleiner.

10. Kreuzungen zwischen diploiden und polyploiden Rassen waren nur erfolgreich, wenn der Pollen von der diploiden Rasse stammte.

11. Bei einem starken Ungleichgewicht der Chromosomenzahlen wurden neben den erwarteten Hybriden auch solche mit erhöhter Chromosomenzahl erhalten. So ergab

die Kreuzung zwischen hexaploid-weiblich und diploid-männlich neben tetraploiden auch pentaploide Hybriden. Die Kreuzung zwischen oktoploid-weiblich und diploid-männlich ergab nur hexaploide Hybriden. Dies lässt sich nur durch eine Chromosomenverdoppelung des männlichen Partners erklären.

12. Zwischen *L. vulgare* s. l. und *L. atratum* s. l. wurden Bastarde erhalten. Trotz normaler Meiose sind die diploiden Bastarde weitgehend steril. Bei den polyploiden wird die Sterilitätsbarriere kleiner, so dass Genintrogressionen möglich sind.

Die Randblüten dieser Bastarde trugen alle ein wohlentwickeltes Fruchtkrönchen, die übrigen sind dagegen kahl.

13. Zwischen *L. praecox* Horv. und *L. rotundifolium* (W.K.) D.C. wurden diploide Hybriden erhalten. Trotz normaler Meiose waren sie weitgehend steril und dem tetraploiden *L. vulgare* nicht ähnlich.

14. Die folgenden natürlichen Bastarde, die mit den entsprechenden experimentellen Bastarden übereinstimmten, wurden untersucht:

a) ein pentaploider Bastard zwischen *L. vulgare* Lam. und *L. adustum* (Koch) Gremli;

b) pentaploide Bastarde zwischen *L. coronopifolium* Vill. und *L. vulgare* Lam.;

c) heptaploide Bastarde zwischen *L. coronopifolium* Vill. und *L. cuneifolium* Legrand.

Natürliche Bastarde zwischen diploidem *L. Halleri* und *L. vulgare* s. l. wurden nie gefunden. Die von Hegi (1928, S. 622) zitierten Exemplare von Haussknecht sind nach unserer Meinung diploide, etwas abweichende Exemplare von *L. Halleri*.

15. Die bei der Mikrosporenbildung aller untersuchten Bastarde beobachteten Chromosomen entsprachen dem möglichen Paarungsmaximum oder lagen nahe dabei.

16. Auf Morphologie, Cytologie, Chorologie und Ökologie beruhende Hypothesen versuchen die Entstehung der Chromosomenrassen von *L. vulgare* s. l. zu erklären.

Bibliographie

Adanson M. 1763. Familles des plantes II. Paris.

Allioni C. 1785. Flora pedemontana. Augustae Taurinorum.

Ardoino H. 1867. Flore analytique des Alpes-Maritimes. Menton.

Baksay L. 1956. Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. Ns. **7**, 321–334.

— 1957. The cytotaxonomy of the species *Chrysanthemum maximum* Ram., *Centaurea montana* L., *Serratula lycopifolia* (Vill.) Kern., *Bupleurum falcatum* L. Ranging in Europe. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. **8**, 155–168.

Balbis J. B. 1806. Miscellanea altera botanica. Turin.

Bauhin J. et alii. 1651. Historia plantarum universalis III. Ebrodunum.

Bertoloni A. 1853. Flora italica IX. Bononiae.

Bicknell C. 1896. Flora of Bordighera and San Remo. Bordighera.

Böcher T. W. et K. Larsen. 1957. Cytotaxonomical studies in the *Chrysanthemum Leucanthemum* complex. Watsonia **4**, 11–16.

Bradley M. 1948. A method for making aceto-carmine squashes permanent without removal of the cover slip. Stain Techn. **23**, 1.

Brandt J. P. 1961. Cytotaxinomie et cytogéographie de *Veronica prostata* L. Bull. Soc. neu châtel. Sc. nat. **84**, 35-88.

Briquet J. 1899. Nouvelles notes floristiques sur les Alpes lémaniennes. Annu. Cons. et Jard. bot. Genève **3**, 46–146.

— et F. Cavillier. 1916. In Burnat E. Flore des Alpes-Maritimes VI. Georg. Lyon.

Broussonnet P. M. A. 1804. Elenchus Plantarum Horti Monspeliensis.

Burtt B. L. 1961. Compositae and the study of fonctional evolution. Trans. Bot. Soc. Edinburgh **39** (2), 216–232.

Camerarius D. J. 1586. De plantis epitome utilissima P. A. Matthioli. Francoforti ad Moenum.

Chenevard P. 1910. Flore du Tessin. Genève.

Collins J. L. et M. C. Mann. 1923. Interspecific hybrids in *Crepis*, II. Genetics 8, 212–232.

Coste H. 1903. Flore de la France. Klincksieck, Paris.

Cronquist A. 1951. Orthogenesis in evolution. Res. Stud. of State Coll. Washington **19**, 3–18.

Dalla Torre K. W. v. 1882. Atlas der Alpenflora. Anleitung zur Beobachtung und zum Bestimmen der Alpenpflanzen. Wien.

— et L.v. Sarnthein. 1912. Flora von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein VI (3). Innsbruck.

De Candolle A. P. 1815. Flore de France V. Paris.

— 1837. Prodromus VI. Paris.

De Notaris J. 1844. Repertorium florae ligusticae. Taurini.

Dowrick G. J. 1952. The chromosomes of *Chrysanthemum*. I: The species. Heredity **6**, 365–375.

Duckert M.-M. et C. Favarger. 1956. Sur l'existence dans le Jura d'une forme diploïde de *Chrysanthemum Leucanthemum* L. Bull. Soc. bot. suisse **66**, 134–146.

Ehrendorfer F. 1962. Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **75**, 137–152.

Favarger C. 1959. Distribution en Suisse des races chromosomiques de *Chrysanthemum Leucanthemum* L. Bull. Soc. bot. suisse **69**, 26–46.

— 1961. Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique. Ber. Geobot. Forsch.Inst. Rübel **32**, 119–146.

— 1963 a. Der zytologische Aspekt der intraspezifischen Differenzierung. Planta medica **11**, 268–277.

— 1963 b. Sur la présence de chromosomes B dans l'espèce collective *Chrysanthemum Leucanthemum* L. Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat. **86**, 101–106.

— 1966. Un critère cytochimique contribuant à définir le genre *Leucanthemum* (Adans.) em. Briq. et Cav. Rev. cytol. et biol. vég. **29**, 191–197.

— et M. Villard. 1965. Nouvelles recherches cytotaxinomiques sur *Chrysanthemum Leucanthemum* L. sens. lat. Bull. Soc. bot. suisse **75**, 57–79.

— 1965 a. Contribution à la cytotaxinomie et à la cytogéographie des marguerites d'Europe. C. R. Acad. Sc. Paris **261**, 497–498.

Fenzl E. 1853. Beitrag zur näheren Kenntnis des Formenkreises einiger inländischer *Leucanthemum*- und *Pyrethrum*-Arten. Verh. zool.-bot. Ver. Wien **3**, 321–350.
Fiori A. 1927. Nuova flora analitica d'Italia II. Firenze.
— et G. Paoletti. 1903. Flora analitica d'Italia III. Padova.
Fournier P. 1939. Les quatre flores de France. (Par. fasc.) Lechevalier, Paris.
Fries E. 1846. Summa vegetabilium Scandinaviae. Sectio I. Holmiae et Lipsiae.
Fritsch K. 1897. Excursionsflora für Oesterreich. Wien.
Fuchs L. 1542. De historia stirpium comentarii insignes. Basilea.
Gacek E. In: Skalińska et alii.
Gaudin I. 1829. Flora helvetica V. Orell Füssli, Zürich.
Good R.d'O. 1956. Features of evolution in the flowering plants. London.
Gremli A. 1898. Flore analytique de la Suisse. 2e éd. franç. Georg. Lyon.
Grenier C. et M. Godron. 1850. Flore de France II. Paris et Besançon.
Grenier C. 1869. Flore de la chaîne jurassique. Paris.
Haller A. v. 1742. Enumeratio methodica stirpium Helvetiae indigenarum II. Goettingae.
Haussknecht C. 1894. Floristische Beiträge. Mitt. Thüring. Bot. Ver. Neue Folge **6**, 22–37.
Hayek A. 1913. Flora von Steiermark II. Wien.
— 1918. Beitrag zur Kenntnis der Flora des albanischen-montenegrischen Grenzgebietes. Denkschr. d. kaiserl. Akad. der Wissensch. Wien **94**, 127–210.
Hegi G. 1928. Illustrierte Flora von Mitteleuropa VI (2). Hansen, München.
Heywood V. H. 1958. Plant notes 533. *Chrysanthemum – Pyrethrum – Leucanthemum – Tanacetum*. Proc. Bot. Soc. Brit. Isles **3**, 177–179.
Hoffmann O. 1894. Compositae. In: Engler et Prantl. Natürliche Pflanzenfamilien IV (5). Leipzig.
Horvatič S. 1928. Oblici sekcije *Leucanthemum* iz roda *Chrysanthemum* u flori Jugoslavije. Acta bot. Inst. Bot. Univ. Zagreb **3**, 61–140.
— 1935. Neuer Beitrag zur Kenntnis der *Leucanthemum*-Formen in der Flora Jugoslawiens. Acta bot. Inst. Bot. Univ. Zagreb **10**, 61–100.
— 1963. Genus *Leucanthemum* in Flora Jugoslaviae. Acta bot. Croatica **22**, 203–218.
Howarth S. E. et J. T. Williams. 1968. Biological Flora of the British Isles. *Chrysanthemum Leucanthemum* L. Journ. of Ecology **56** (2), 585–595.
Hrishi N. J. et A. Müntzing. 1960. Structural heterozygosity in *Secale Kuprijanovii*. Hereditas **46**, 745–752.
Huter R. 1905. Herbar-Studien. Österr. Bot. Zschr. **55**, 400–406 et 472–478.
Jacquin N. J. 1771. Observationum Botanicarum IV. Vindobonum.
Koch G. D. J. 1837. Synopsis florae germanicae et helveticae. 1re éd. Frankfurt am Main.
— 1843. Synopsis florae germanicae et helveticae. 2e éd. Frankfurt am Main.
Lamarck J. B. 1778. Flore françoise II. Paris.
— et A. P. De Candolle. 1805. Flore française IV. Paris.
— 1806. Synopsis plantarum in flora gallica descriptarum. Agasse, Paris.
Lapeyrouse P. de. 1813. Histoire abrégée des plantes des Pyrénées. Toulouse.
Leppik E. E. 1960. Evolutionary differentiation of the flower head of the Compositae. Arch. Soc. Zool. Bot. Fennicae «Vanamo» **14** (2), 162–181.
Lessing C. F. 1832. Synopsis generum Compositarum. Berolini.
Linné C. 1737. Hortus Cliffortianus. Amsterdam.
— 1753. Species Plantarum. Holmiae.
Löve A. et D. Löve. 1961 a. Some nomenclatural changes in the European Flora II. Subspecific categories. Bot. Not. **114** (1), 48–56.
— 1961 b. Chromosome numbers of central and northwest european plant species. Opera Bot. Lund **5**, 1–581.
Maire R. 1923. Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord **14**, 118–159.
Mayer E. 1960. *Chrysanthemum atratum* Jacq. subsp. *lithopolitanicum*, subsp. nov. Acta Bot. Croat. **18/19**, 69–77.

Mehra P. N. et alii. 1965. Cytological investigations on the Indian Compositae. Caryologia **18** (1), 35–68.

Mirkovič D. 1966. Citotaxonomska istraživanja vrsta roda *Leucanthemum* Adans. em. Briq. et Cav. na području Jugoslavije. Acta Bot. Croat. **25**, 137–152.

Mulligan G. A. 1958. Chromosome races in the *Chrysanthemum Leucanthemum* complex. Rhodora **60**, 122–125.

Mutel A. 1835. Flore française II. Paris.

Nyárády E. I. 1964. In: Flora republicii populare romîne IX. Bucuresti.

O'Mara J. G. 1948. Acetic acid method for chromosome studies at prophase and metaphase in meristems. Stain Techn. **23**, 201–204.

[Pearson P. L.] 1967. An experimental taxonomic study of *Chrysanthemum Leucanthemum* L. Thesis, Durham, unpublished.

Persoon C. H. 1807. Synopsis plantarum II. Paris et Tübingen.

Petermann W. L. 1844. Beiträge zur deutschen Flora. Compositae. Flora **27**, 471–493.

— 1849. Deutschlands Flora. Leipzig.

Poiret J. L. M. 1813. In: Lamarck J. B. Encyclopédie méthodique. Botanique. Supplément, tome III. Paris.

Polatschek A. 1966. Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer, II. Österr. Bot. Zschr. **113**, 101–147.

Pólya L. 1950. Magyarországi növényfajok kromoszómaszámai II. Ann. Biol. Univ. Debrec. **1**, 46–56.

Preece T. F. et H. J. Wilcox. 1966. Stages of growth of the *Chrysanthemum* flower. Plant Pathol. G.-B. **15** (2), 71–72.

Ramond C. 1800. Suite des plantes inédites des Hautes-Pyrénées. Bull. Sc. de Soc. philomatique Paris **42**, 140–141.

Reichenbach H. G. L. 1854. Icones florae germanicae et helveticae XVI. Lipsiae.

Rochel A. 1828. Plantae Banatus rariores. Pestini.

Rouy G. 1903. Flore de France VIII. Paris.

Saint-Amans J.-F. de. 1821. Flore agenaise. Agen.

Salisbury E. J. 1942. The reproductive capacity of plants. London.

Salisbury R. A. 1796. Prodomus Stirpium in horto ad Chapel Allerton. Londini.

Schulz-Bipontinus C. H. 1844. Über die Tanaceteen, mit besonderer Berücksichtigung der deutschen Arten. Neustadt a. d. Haardt.

Schwanitz F. 1952. Einige kritische Bemerkungen zur Methode der Bestimmung der Polyploidie durch Messung der Pollen- und Spaltöffnungsgrösse. Der Züchter **22** (9), 273–275.

Shimotomai N. 1933. Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. Jour. Sc. Hiroshima Univ. Ser. B., Div. 2, **2**, 1–101.

— 1938. Chromosomenzahlen bei einigen Arten von *Chrysanthemum*. Zschr. Indukt. Abstamm.-Vererb. Lehre **74**, 30–33.

— R. Tanaka et alii. 1956. Über die Polyploidie und geographische Verbreitung bei *Chrysanthemum japonense*. (Japonais av. résumé allemand.) Bot. Mag. Tokyo **69**, 514–518.

Skalińska M. 1963. Cytological Studies in the Flora of the Tatra Mounts. Synthetic review. Acta Biol. Cracov. **6**, 203–233.

— et alii. 1961. Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Polon. **30**, 463–489.

— 1964. Additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms V. Acta Soc. Bot. Polon. **33**, 45–76.

Söllner R. 1954. Recherches cytotaxinomiques sur le genre *Cerastium*. Bull. Soc. bot. suisse **64**, 221–345.

Tanaka R. 1959. On the speciation and karyotypes in diploid and tetraploid species of *Chrysanthemum*. Journ. Sc. Hiroshima Univ. Ser. B., Div. 2, **9**, 1–16 et 31–40.

Tenore M. 1831. Sylloge plantarum Florae Neapolitanae. Neapoli.

Terraciano N. 1891. Synopsis plantarum vascularum Montis Pollini. Annu. Regio Ist. Bot. Roma **4**, 1–191.

Timbal-Lagrave E. 1879. *Leucanthemum vulgare* Lam. var. *pratense* et *sinuatum*. Bull. Soc. Dauph. échange des plantes **1**, 230.

Tjio J. H. et A. Hagberg, 1951. Cytological studies on some x-ray mutants of barley. Anal. Est. exper. de Aula Dei **2**, 149–167.

— et A. Levan. 1950. The use of oxyquinoline in chromosome analysis. Ann. Est. Exper. de Aula Dei **2**, 21–64.

Turrill W. B. 1950. Modern Trends in the Classification of Plants. The Advancement of Sc. **26**, 1–16.

Villard M. 1968. Une espèce critique: *Leucanthemum coronopifolium* Vill. Bull. Soc. neuchâtel. Sc. Nat. **91**, 119–126.

Visiani R. de. 1847. Flora dalmatica. II. Lipsiae.

Wettstein R. v. 1898. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Fischer, Jena.

Willdenow C. L. 1800. Species plantarum III. Berlin.

— 1809. Enumeratio plantarum horti regii botanici berolensis. II. Berlin.

Willkomm M. et J. Lange. 1870. Prodomus florae hispanicae. II. Stuttgart.

Wodehouse R. P. 1935. Pollen grains: their structure, identification and significance in Science and Medicine. McGraw-Hill, New York.

Zelený V. 1965. Příspěvek k cytotaxonomii *Leucanthemum rotundifolium* (W.K.) D.C. Preslia **37**, 438–440.

Zohary M. 1950. Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. Evolution **4**, 103–109.