Dysploïdie et chromosomes surnuméraires dans l'espèce collective Carduus defloratus L. agg.

Autor(en): **Favarger, Claude / Küpfer, Philippe**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **80 (1970)**

PDF erstellt am: **28.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-56306

Nutzungsbedingungen

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

Haftungsausschluss

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

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

http://www.e-periodica.ch

Dysploïdie et chromosomes surnuméraires dans l'espèce collective Carduus defloratus L. agg.

Par *Claude Favarger* et *Philippe Küpfer*
Institut de botanique, Université de Neuchâtel

Manuscrit reçu le 5 janvier 1970

I. Introduction

L'espèce collective *Carduus defloratus* L. *agg.* est un des groupes difficiles de la flore orophile d'Europe centrale et méridionale. Au sein des populations d'Europe centrale, comme l'a rappelé Niklfeld (1969), on peut distinguer plus ou moins facilement quatre taxons principaux représentés respectivement par les binômes suivants:

1. *Carduus glaucus* Baumg.
2. *Carduus defloratus* L.[1] = var. *summanus* (Poll.) D.C. incl. *C. crassifolius* Willd.
3. *Carduus rhaeticus* (D.C.) Kern.
4. *Carduus viridis* Kern.

Le rang de ces quatre unités taxonomiques a été apprécié de façon très diverse par les auteurs du XXe siècle, les positions extrêmes étant tenues, par exemple, par Gugler (1908) qui en fait de simples variétés[2] et par Kazmi (1964) qui sépare spécifiquement le *C. crassifolius* Willd., comprenant les 2 premiers taxons, du *C. defloratus* L. qui réunit les deux derniers. Le lecteur trouvera dans l'article de Niklfeld de plus amples détails sur les critères qui ont été utilisés pour coordonner ou subordonner ces taxons.

Un autre problème concerne les relations entre *Carduus defloratus* L. *agg.* et les taxons décrits aux Pyrénées, aux Alpes occidentales et méridionales et dans l'Apennin sous les noms de *Carduus medius* Gouan, *C. Argemone* Pourr. et *C. carlinaefolius* Lam.

Gugler (op. cit.) inclut *C. medius* dans *C. defloratus* (à titre de variété) mais sépare spécifiquement *C. carlinaefolius* et *C. Argemone* de cet ensemble.

Kazmi (1964), auteur de la monographie la plus récente du genre *Carduus*, reconnaît à côté des *C. crassifolius* et *defloratus* une espèce: *C. medius* Gouan, dans laquelle il distingue une ssp. *carlinaefolius* (Lam.) Kazmi et une ssp. *martrinii* (Timb.) Kazmi, à côté d'une ssp. *medius* qui comprend, semble-t-il, le *C. Argemone* Pourr.[3].

[1] D'après Kerner (in Niklfeld, op. cit.) et Gugler (1908), le type du *C. defloratus* serait en effet représenté par la var. *summanus*. En revanche, pour Kazmi (1964), c'est la variété *viridis* qui correspondrait au type de l'espèce.

[2] Gugler rattache le *C. viridis* Kern. à titre de forme à la var. *cirsioides* (Vill.) D.C.

[3] L'auteur met en synonymie *C. medius* Gouan et *C. Argemone* Pourr.; mais il n'indique pas explicitement à laquelle des sous-espèces du *C. medius* se rapporte le *C. Argemone*.

Il faut convenir cependant qu'il est souvent très difficile de distinguer le *C. medius* ssp. *carlinaefolius* de certaines formes du *C. defloratus agg.* ainsi que l'ont fait observer par exemple Briquet et Cavillier (1931). C'est pourquoi ces auteurs ont subordonné le *C. carlinaefolius*, à titre de variété, au *C. defloratus*.

Enfin, et cela rend le tableau encore plus confus, on a décrit dans les flores un nombre considérable de variétés et de formes sur la valeur desquelles seul un spécialiste peut se prononcer... et encore, le peut-il toujours?

En face d'une telle situation, nous avons pensé qu'une étude cytologique permettrait peut-être de jeter quelques lumières sur la phylogénie du groupe et d'apporter des arguments en faveur de l'une ou l'autre des classifications proposées.

II. Recherches cytologiques

1. Travaux antérieurs

Le nombre chromosomique du *C. defloratus* a été déterminé pour la première fois par Reese (1952) sur une plante de la ssp. *defloratus* Hayek récoltée dans les Alpes autrichiennes (Stubaier Alpen, Nordtirol). L'auteur compte 2n = 22 sur plusieurs métaphases somatiques d'une unique racine. Dans une étude plus détaillée, Kazubowska (1955) montre que des plantes de 8 provenances différentes croissant entre 913 et 1820 m dans les Tatra polonaises et se rattachant toutes à *Carduus glaucus* Baumg. possèdent également 2n = 22. Enfin, Moore et Frankton (1962) ont confirmé ce nombre sur une plante de la ssp. *glaucus* (Baumg.) Nyman venant du jardin botanique de Graz.

Au vu de ces résultats, Niklfeld (op. cit.) se croit autorisé à écrire: «In Verbindung mit dem offenkundigen Fehlen von Sterilitätsbarrieren zwischen den Sippen der *C. defloratus*-Gruppe – die Chromosomenzahl ist einheitlich diploid (2n = 22) – treten breite Introgressionszonen mit zahlreichen intermediären Formen auf.»

Nous ferons toutefois remarquer qu'aucune population des Pyrénées, des Alpes occidentales ou du Jura n'avait été étudiée au moment où le travail de Niklfeld a paru.

2. Recherches personnelles

A. Les nombres chromosomiques. Un compte rendu très sommaire de nos premières observations se trouve dans le travail d'un des auteurs (Favarger, 1969). Les plantes qui font l'objet de notre étude ne représentent que les populations de la partie occidentale de l'aire, et encore celle-ci n'a-t-elle pas été explorée systématiquement. D'autres individus en culture au jardin botanique de Neuchâtel, venant du Valais, des Grisons, du nord de l'Italie et de l'Autriche seront étudiés prochainement. Les boutons floraux ont été fixés sur place ou peu de temps après la récolte de la plante, dans le mélange habituel (alcool absolu-acide acétique 3:1) et ont été colorés par la technique d'écrasement au carmin acétique. Les racines de plantes en pot ne donnent pas toujours de bons résultats à l'aide de cette technique, aussi les avons-nous en général fixées au Nawaschin pour les traiter ensuite par la technique des coupes et la coloration au violet-cristal.

Le nombre des populations dont nous avons étudié des représentants s'élève aujourd'hui à une trentaine.

Les résultats de nos comptages chromosomiques sont consignés dans le tableau ci-après (tableau 1). Les individus y sont cités dans l'ordre de leur provenance géographique (approximativement d'ouest et du sud-ouest au nord et à l'est). Dans la colonne «phénotype», nous indiquons à quel taxon nos échantillons témoins nous ont paru se rattacher[4]; plusieurs d'entre eux représentent d'ailleurs des formes intermédiaires. Le premier numéro est celui sous lequel les exsiccata ont été classés en herbier; le deuxième, le numéro de culture de ceux d'entre eux qui sont au jardin botanique.

Tableau 1

N°	Provenance	Alt.	Phénotype	N	2n	Observations
1	Mampodre (Espagne, prov. de León)	1800 m	var. *medius*	11		
2	Picos de Europa (Espagne, prov. de Santander)	1800 m	var. *medius*	11		
3	Col de l'Aubisque, versant est (Basses-Pyr.)	1500 m	var. *medius*	11		
4	Vallée d'Ossoue (Htes-Pyr.)	1850 m	*C. carlinaefolius*	11		
5	Soum des Salètes (Htes-Pyr.)	2300 m	?	11		
6	Tourmalet (Htes-Pyr.)	1700 m	*C. carlinaefolius*	11		
7	Port de Vénasque (Hte-Garonne)	1700 m	var. *cirsioides* → *medius*	11	22	
8	Port de la Bonaigua (Espagne, prov. de Lérida)	1800 m	*var. cirsioides*	—	22	
9	Pic de Casamanya (Andorre)	2400 m	*C. carlinaefolius*	11		
10	Llaurenti (Ariège)	2020 m	var. *medius*	11		
11	Cambredase (Pyr.-Or.)	2400 m	*C. carlinaefolius*	11		
12	Ceillac (Htes-Alpes)	1680 m	var. *rhaeticus*	—	20	Métaphases à diplochromosomes dans l'ovaire
13	Ceillac (Htes-Alpes)	1700 m	var. *rhaeticus*		21	
14	Val Mélézet (Htes-Alpes)	1700 m	var. *rhaeticus*		{ 20 { 23 + 0–3 B	
15	Le Villard (Htes-Alpes)	1800 m	var. *rhaeticus*	10		
16	Col des Estronques (Htes-Alpes)	2400 m	var. *rhaeticus* → *carlinaefolius*	10 et 11	21	
17	Clousis de St-Véran (Htes-Alpes)	2400 m	var. *rhaeticus*		20	dont 2 petits chromosomes presque droits
18	Belvédère du Viso (Htes-Alpes)	2150 m	var. *rhaeticus*	10		
19	Col d'Izoard (Htes-Alpes)	2450 m	var. *rhaeticus* → *carlinaefolius*		22	
20	Clavière (Piémont)	1850 m	var. *rhaeticus*		20	
21	Alpe di Balma (Val Cristone, Piémont)	1550 m	var. *rhaeticus*	11		Feuilles ± tomenteuses en dessous
22	Glacier Blanc du Pelvoux (Htes-Alpes)	1900 m	var. *rhaeticus*	10 et 11	20	

[4] Pour la nomenclature, nous avons suivi provisoirement Gugler (1908), sans préjuger du bien-fondé de sa classification.

Tableau 1 (suite)

N°	Provenance	Alt.	Phénotype	N	2n	Observations
23	Col du Galibier, versant sud (Savoie)	2000 m	var. *rhaeticus*	10 + 2 B	20 + 1–3 B	
24	Bonneval s. Arc (Savoie) J. bot. Rouen 68/898	1800 m	var. *rhaeticus* → *cirsioides*	10 + 1 B	20 + 2 B	
25	Pralognan (Savoie) J. bot. Dijon 66/482	1400 m	var. *rhaeticus* → *cirsioides*	10	20	(+ 2 B?)
26	Creux-du-Van (Jura neuchâtelois)	1380 m	var. *cirsioides*	12		
27	Côte de Rosière (Jura neuchâtelois)	910 m	var. *cirsioides*	12 et 13		
28	La Tourne (Jura neuchâtelois)	1300 m	var. *cirsioides*	11	22	
29	Gantrisch (Préalpes bernoises) 66/857	1610 m	var. *cirsioides*	12	24	
30	Alpjer sur Simplon (Alpes du Valais) 67/892	2000 m	var. *rhaeticus*		22	
31	Mte San Salvatore (Tessin) 2035	910 m	var. *summanus lusus* flore albo.		18	Une métaphase à diplochromosomes dans la racine
32	Grigna meridionale (Alpes bergamasques) 67/910	1600 m	var. *summanus* → *rhaeticus*	9	18	

Dans l'exposé plus détaillé de nos résultats cytologiques, nous commencerons par faire abstraction de l'aspect taxonomique; en raisonnant comme si les diverses populations dont l'aspect phénotypique est précisé dans la 4e colonne du tableau, appartenaient à une seule grande espèce collective: *C. defloratus* L. *agg.* Nous serons alors amenés à faire les constatations suivantes:

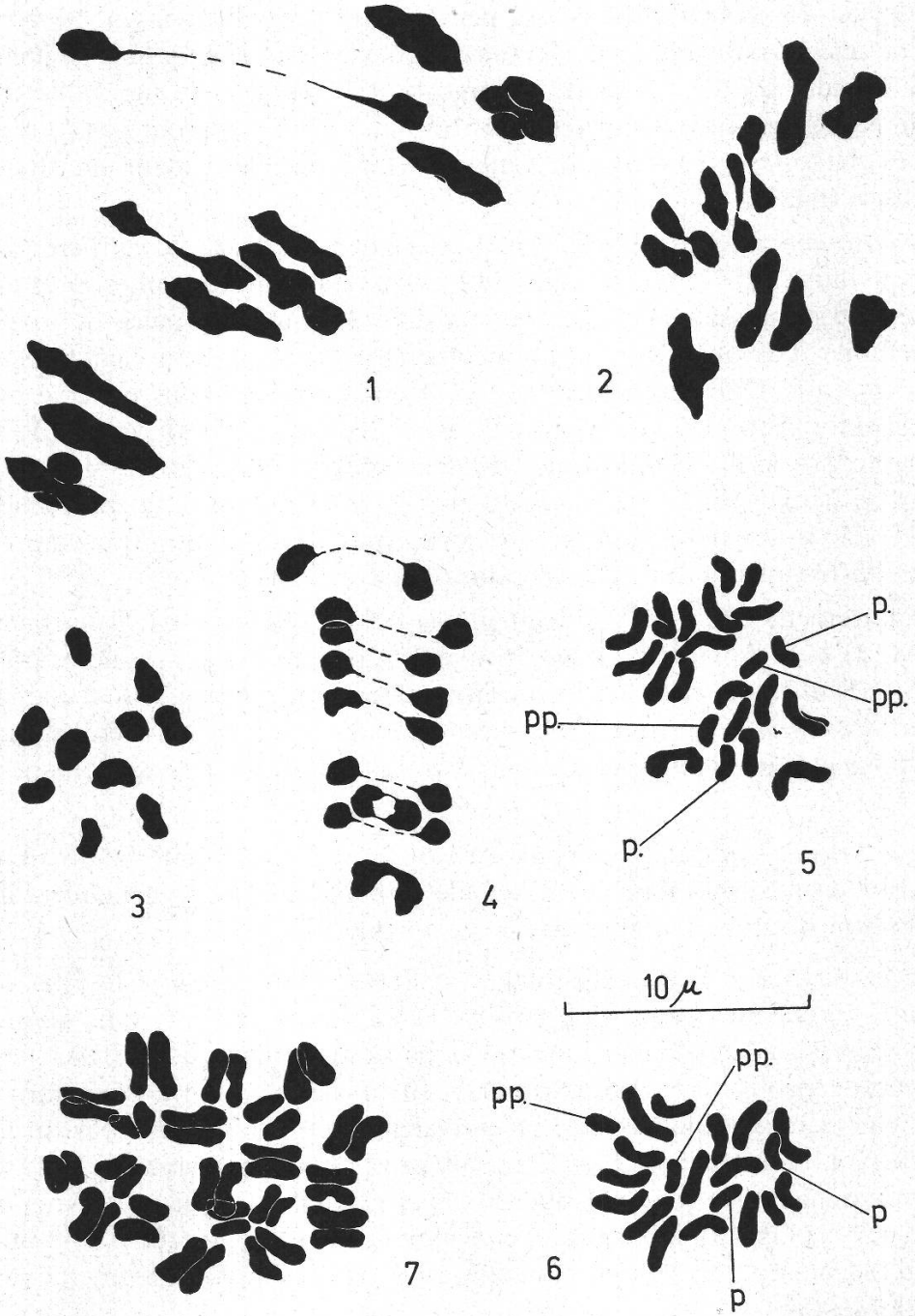
a) Dans le domaine occidental de l'aire du groupe (Pyrénées et chaîne cantabrique), on ne rencontre que des plantes à n = 11 ou 2n = 22, dont la méiose est tout à fait régulière (fig. 1) et où nous n'avons pu déceler de chromosomes surnuméraires. Ce domaine où l'espèce présente un comportement cytologique normal fait pendant au domaine oriental (Tatra polonaises), où Kazubowska (op. cit.) a compté toujours n = 11 et n'a pas décelé d'irrégularités chromosomiques.

b) Dans la partie centrale du territoire occupé par l'espèce, à savoir dans les Alpes, le Jura, les Préalpes et la région insubrienne, à côté d'individus caractérisés par le nombre n = 11 ou 2n = 22 et une méiose normale (Nos 19, 21, 28 et 30), nous avons rencontré principalement (80 % des individus étudiés!) des plantes possédant des nombres gamétiques aberrants (n = 10, 9, 12) avec une méiose normale, *ou* des individus offrant *soit* des chromosomes accessoires (chromosomes B), *soit* un nombre zygotique impair et une méiose plus ou moins irrégulière.

c) Dans les Alpes occidentales, sur 14 populations étudiées, deux seulement offrent n = 11 et une méiose tout à fait régulière (fig. 2); 7 populations présentent n = 10, sans troubles méiotiques (fig. 3). Les autres ont un comportement irrégulier. Les irrégularités observées seront décrites ci-dessous au paragraphe B.

d) Dans la région insubrienne, seules deux populations ont pu être étudiées jusqu'ici. Elles offrent le nombre n = 9 ou 2n = 18 et nous n'y avons pas vu d'anomalies (fig. 4).

e) Dans le Jura central, les Préalpes et les Alpes du Valais, à côté d'individus à n = 11 (N°s 28 et 30), nous avons observé des plantes à n = 12 ainsi qu'un individu possédant une méiose irrégulière.



Carduus defloratus. Fig. 1. N° 2: métaphase I. – Fig. 2. N° 21: métaphase I. – Fig. 3. N° 18: anaphase II. – Fig. 4. N° 32: métaphase I. – Fig. 5. N° 28: métaphase somatique dans l'ovaire. – Fig. 6. N° 20: métaphase somatique dans l'ovaire. – Fig. 7. N° 12: métaphase à diplochromosomes dans l'ovaire

B. Le comportement cytologique. Sous cette rubrique, nous décrirons nos observations sur la méiose, lorsque celle-ci a pu être étudiée, et sur les plaques équatoriales de la mitose.

Le caryogramme des plantes à 2n = 22 n'offre rien de très particulier. La plupart des chromosomes, sinon tous, ont une constriction médiane ou submédiane. Les tailles des différentes paires décroissent assez régulièrement des plus grandes aux plus petites. La paire la plus petite est parfois (par exemple dans le matériel N° 28) assez facilement reconnaissable au fait que les chromosomes qui la composent sont presque droits. La constriction y est peu visible, probablement subterminale. La longueur de ces chromosomes «très petits» (pp fig. 5) est cependant à peine inférieure à celle de la paire ou des paires de chromosomes «petits» (p fig. 5). La méiose de ces individus est absolument normale; les bivalents ne se séparent pas tous en même temps à la métaphase II; ceux qui sont en retard semblent avoir un chiasma non «terminalisé» (fig. 1).

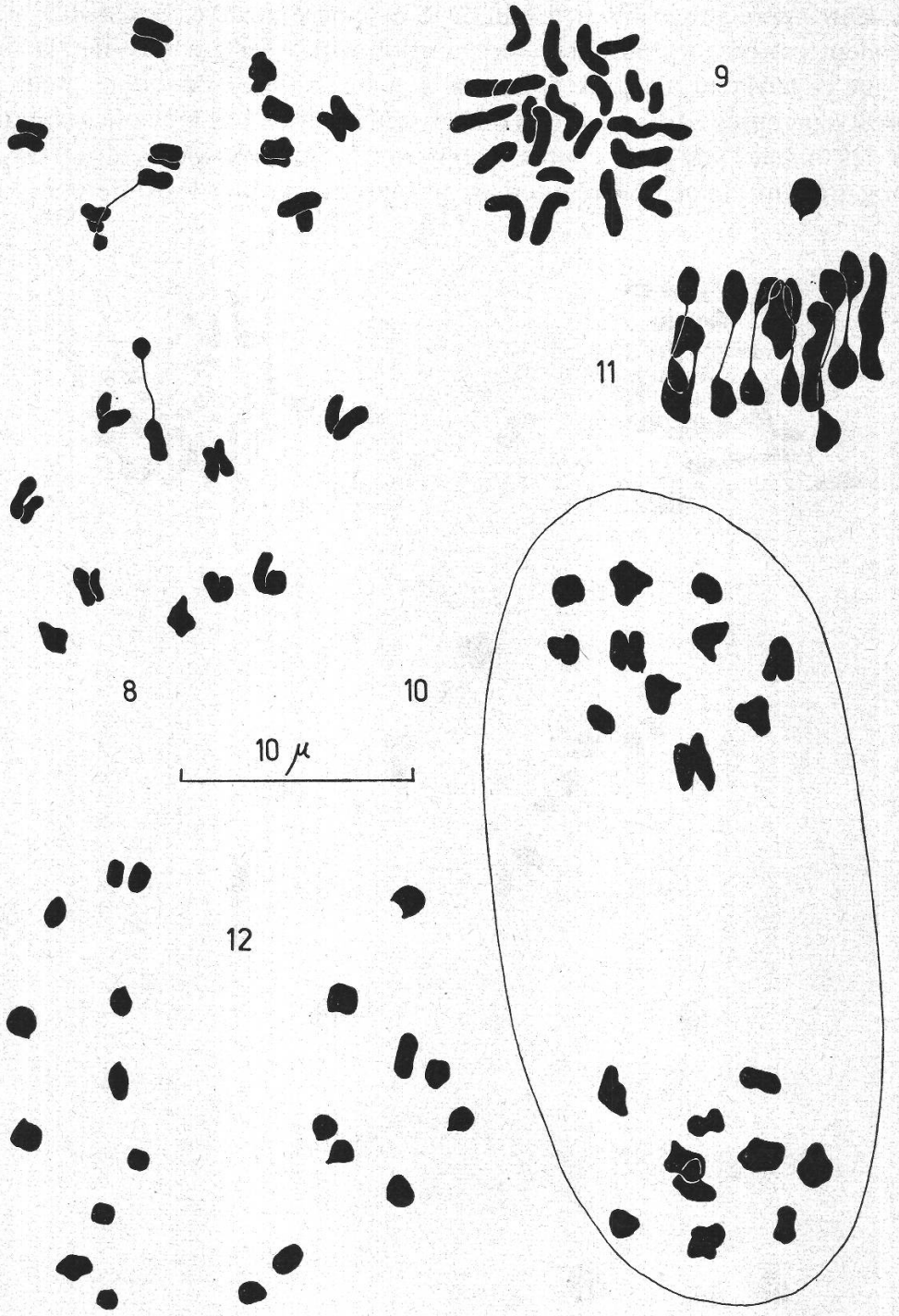
Le caryogramme des plantes à 2n = 20 est également assez peu différencié[5]. Dans certains individus (N°s 17, 20), la paire de «très petits» chromosomes, presque droits, est aisément reconnaissable (fig. 6), mais la différence avec la paire de «petits» éléments est faible. Les plus longs chromosomes mesurent environ 3 microns, les plus courts, 1,5 micron. Dans le matériel N° 12 (Ceillac), nous avons observé une métaphase postendomitotique dans l'ovaire, avec 20 diplochromosomes (fig. 7) ainsi qu'une métaphase à 40 chromosomes dont les chromatides étaient si bien séparées qu'on peut se demander s'il ne s'agissait pas de nouveau de diplochromosomes. Le matériel N° 25 (Pralognan) montre, sur les mitoses des racines, 20 chromosomes et 4 satellites ou fragments dont l'interprétation est difficile.

Le comportement à la méiose des plantes à n = 10 est normal; il se forme 10 bivalents (fig. 3) et à l'anaphase I, on trouve 10 chromosomes aux deux pôles de la cellule mère. Seul le matériel N° 25 montre parfois une particularité à l'anaphase I: un des chromosomes de chaque groupe est en connexion avec un élément sphérique, trop gros pour être un satellite et situé à l'extrémité d'un assez long filament chromatique (fig. 8).

Le tableau 1 montre qu'il existe des plantes à 2n = 21. Dans le matériel N° 13 (Ceillac), le chromosome en surnombre ne se signale par aucun détail particulier, il semble bien que ce soit un des chromosomes p ou pp (fig. 9).

Dans le matériel N° 22 (Glacier blanc du Pelvoux), on compte le plus souvent à l'anaphase I, 10 chromosomes d'un côté et 11 de l'autre (fig. 10) sans qu'aucun des chromosomes ne se signale par une taille particulièrement faible. Sur une métaphase I, vue de profil, nous avons observé 10 bivalents et un chromosome impair (fig. 11). Celui-ci ne semble pas être un univalent, car il se termine par un début de filament chromatique indiquant qu'il faisait partie d'un trivalent. La mitose somatique ne montre dans ce matériel que 20 chromosomes, ce qui laisse supposer que nous avions fixé plusieurs individus. Cette hypothèse est renforcée par le fait que le même matériel présente aussi une métaphase I à 10 bivalents, sans trace de chromosomes surnuméraires.

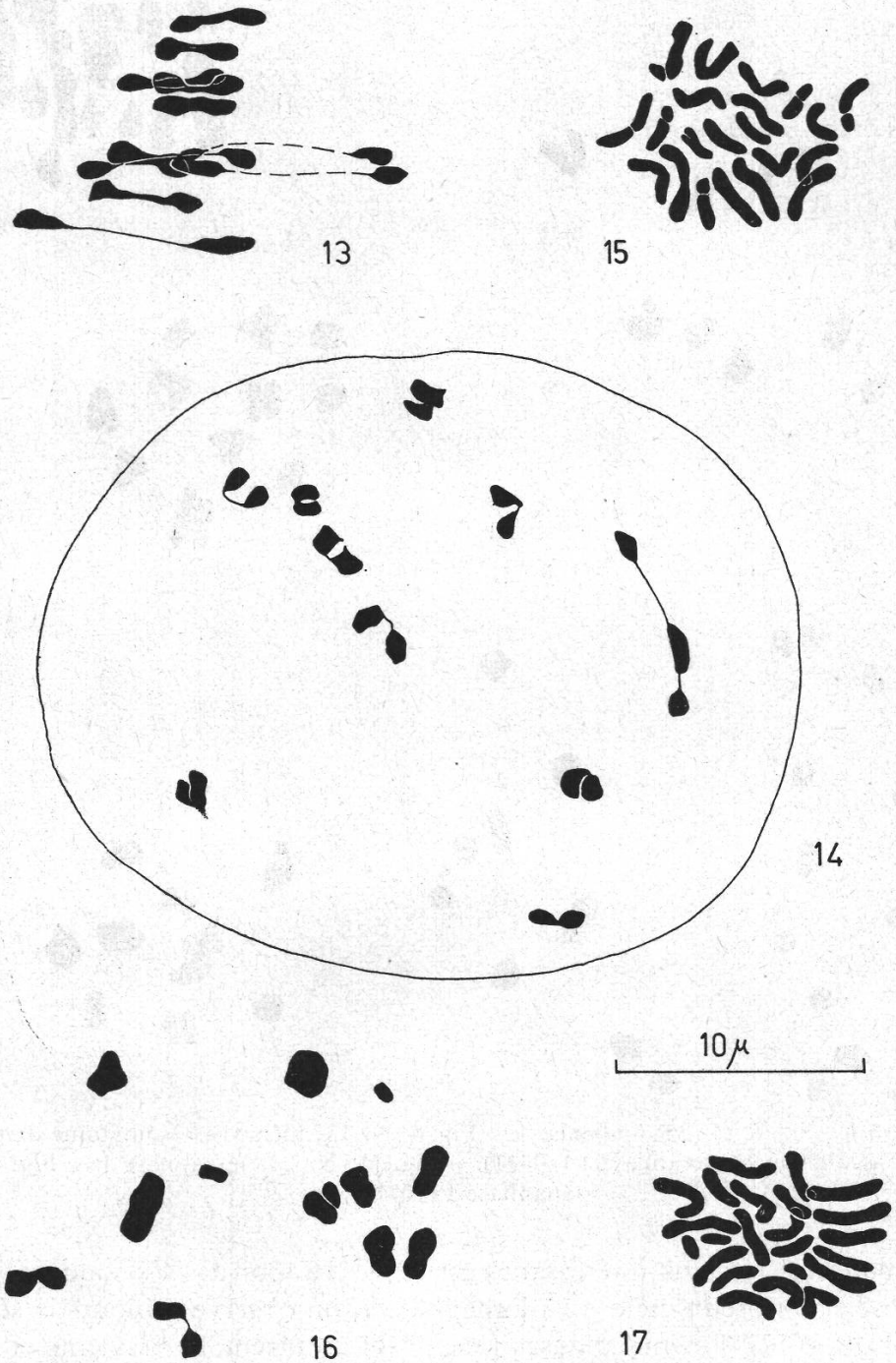
[5] Nous voulons dire par là que les chromosomes diffèrent assez peu les uns des autres, sinon par la taille qui décroît plus ou moins régulièrement.



Carduus defloratus. Fig. 8. N° 25: anaphase I. – Fig. 9. N° 13: métaphase somatique dans l'ovaire: 2n = 21. – Fig. 10. N° 22: anaphase I (10–11). – Fig. 11. N° 22: métaphase I. – Fig. 12. N° 16: anaphase I (10–11)

Un des matériels les plus intéressants est le N° 16 (col des Estronques) où nous avons pu étudier mitose et méiose. A l'anaphase I, on observe toujours la séparation inégale 10–11 (fig. 12). Les métaphases I de profil montrent 10 bivalents et un chromosome impair, le plus souvent rapproché de l'un des partenaires d'un couple. Une image, comme celle de la figure 13, laisse présumer l'existence d'un trivalent constitué par un chromosome assez grand à constriction submédiane et de deux petits chromo-

somes à centromère subterminal. Enfin, à la diacinèse tardive, l'existence bien réelle d'un trivalent est démontrée par la préparation qui a servi à dessiner la figure 14. Notons que ce trivalent n'est pas formé de 3 chromosomes identiques, mais que l'un des trois est à peu près 2 fois plus long que les deux autres. Les métaphases somatiques, donnant les images les plus claires, montrent 21 chromosomes dont un élément «très long» et un élément «très petit», sans toutefois que les différences de taille



Carduus defloratus. Fig. 13. N° 16: métaphase I. – Fig. 14. N° 16: diacinèse tardive (un trivalent). – Fig. 15. N° 16: métaphase somatique dans l'ovaire (2n = 21). – Fig. 16. N° 23: métaphase I. – Fig. 17. N° 23: métaphase somatique dans l'ovaire (2n = 20 + 3 B)

avec les éléments du génôme dont la taille est longue ou courte soient très spectaculaires (fig. 15). Une métaphase dans l'ovaire révèle 22 chromosomes, mais sur le même ovaire, il y a une plaque à 21 chromosomes, ce qui écarte l'hypothèse d'une fixation de plusieurs individus. Une erreur d'interprétation de la plaque à 22 chromosomes n'est pas absolument exclue.

La plante N° 23 (col du Galibier) permet d'observer à la métaphase I, 10 bivalents et 2 chromosomes beaucoup plus petits et de taille inégale (fig. 16). Sur les métaphases somatiques (tissus ovariens), on compte 2n = 20 et un nombre variable (1 à 3) de chromosomes droits et très petits (fig. 17) que nous croyons pouvoir considérer comme des chromosomes B. En effet, 1° leur nombre varie d'un ovaire à l'autre, 2° ils sont nettement plus courts que les chromosomes les plus petits observés dans les plantes à 2n = 20; leur longueur ne dépasse guère 1 micron. Sur une métaphase I de la méiose, les deux chromosomes B présents, légèrement inégaux, se colorent moins nettement que les bivalents. Enfin, sur une métaphase somatique de l'ovaire, il y a deux chromosomes B inégaux (dont le plus petit est plus pâle que l'autre), observation cadrant assez bien avec les phénomènes observés à la méiose.

On sait que les chromosomes B sont le plus souvent hétérochromatiques. Or, sur une prophase somatique du matériel N° 23 (fig. 18), on observe la présence d'un corpuscule fortement hétérochromatique. Les chromosomes A possèdent tous un ou plusieurs segment(s) hétérochromatique(s), souvent situé(s) au voisinage du centromère, mais parfois aussi en position distale. Enfin, on relève la présence, au voisinage du nucléole d'un autre corpuscule fortement hétérochromatique qui représente peut-être un satellite ou plutôt un deuxième chromosome B. Le noyau au repos de *Carduus defloratus* (examiné sur le matériel N° 23) offre un réticulum lâche et assez peu chromophile sur lequel apparaissent environ 25 chromocentres de taille inégale. Il est impossible sur un tel noyau de reconnaître les chromocentres venant des chromosomes B.

La présence de 2 (parfois 1 ou 3) chromosomes B hétérochromatiques dans ce matériel ne laisse guère de doutes.

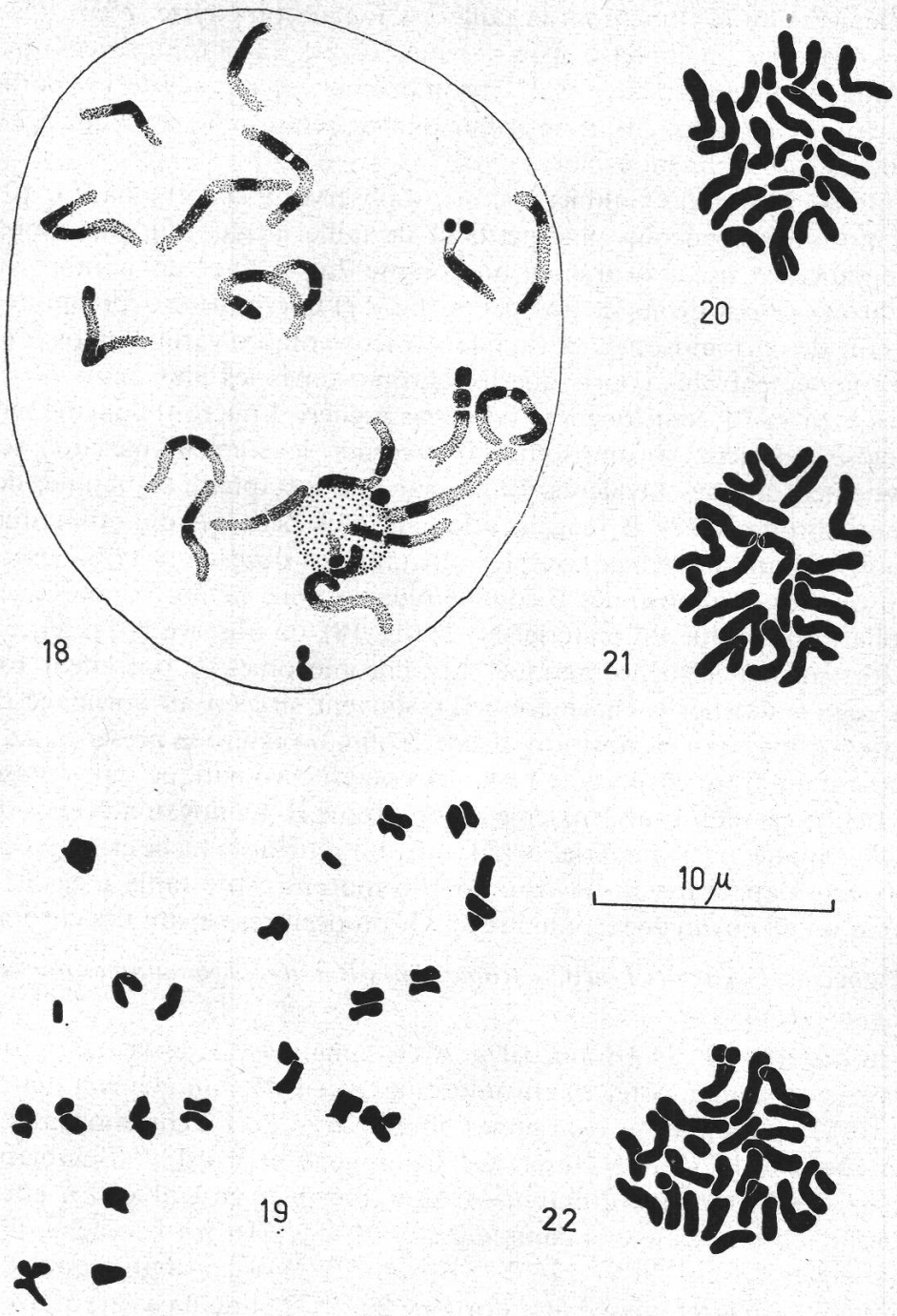
Dans le matériel N° 24 (Bonneval s. Arc), l'anaphase I de la méiose montre invariablement de chaque côté, 10 chromosomes et en plus un élément nettement plus petit (fig. 19). Or, les mitoses ovariennes offrent 2n = 20+2 chromosomes B (fig. 20).

Le matériel N° 14 (Val Mélézet) est hétérogène et il est vraisemblable que les boutons de deux individus différents avaient été fixés ensemble. En effet, sur une mitose de l'ovaire, nous avons compté 2n = 20 (fig. 21). En revanche, d'autres mitoses ovariennes offrent 2n = 23+2—3B (fig. 22). Il est probable que le deuxième individu du Val Mélézet possédait à l'origine 2n = 22 et qu'à ce caryotype «normal» se sont ajoutés, d'une part, un chromosome A (polysomie?) et, d'autre part, 2 à 3 chromosomes B.

L'un des individus à n = 12 que nous avons décelés (N° 26) offrait à la diacinèse 12 bivalents d'aspect normal et régulier. Malheureusement, cet individu, parasité par *Ustilago cardui*[6], n'offrait qu'un petit nombre de figures de méiose, de sorte que son étude n'a pu être poussée plus loin.

L'autre individu (N° 29: Gantrisch) présentait à la diacinèse 12 bivalents dont l'un était nettement plus petit que les autres (fig. 23), observation confirmée par l'aspect des anaphases I (fig. 24). La mitose de cette plante montre 2n = 24; aucun chromo-

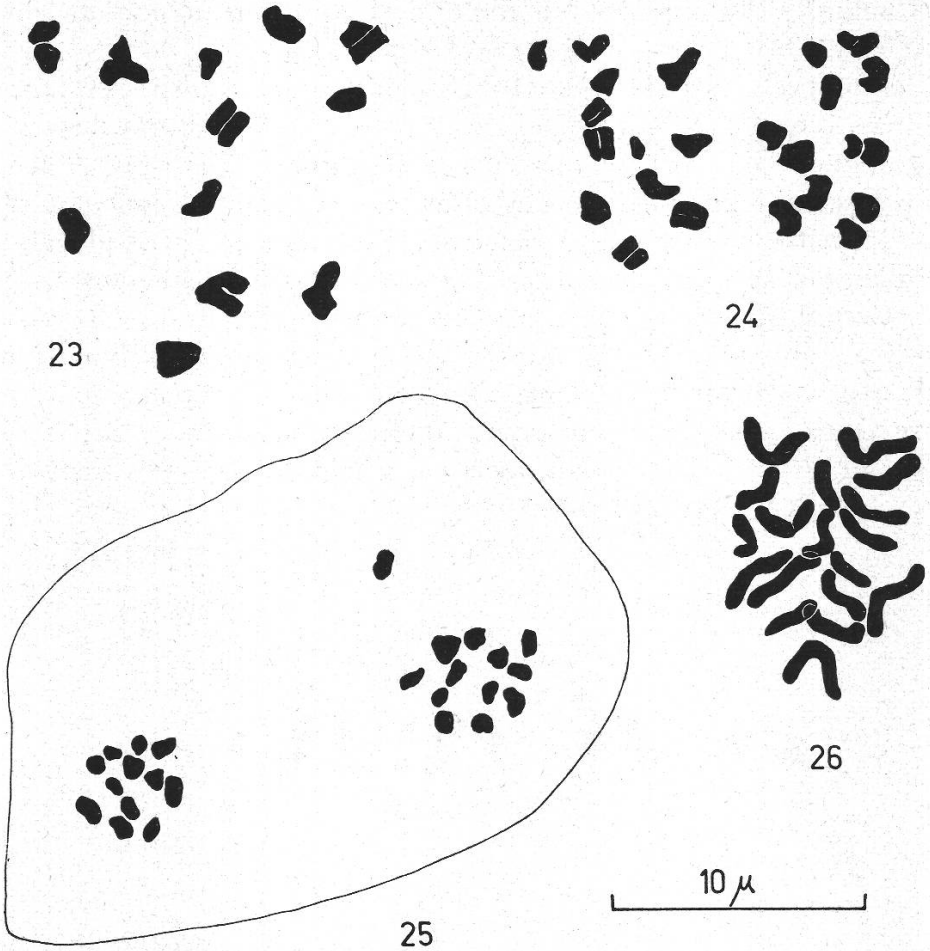
[6] Renseignement aimablement donné par le professeur Ch. Terrier que nous remercions ici.



Carduus defloratus. Fig. 18. N° 23: prophase somatique dans l'ovaire. – Fig. 19. N° 24: anaphase I (10 + 1 B). – Fig. 20. N° 24: métaphase somatique dans l'ovaire (2n = 20 + 2 B). – Fig. 21. N° 14: métaphase somatique dans l'ovaire (2n = 20). – Fig. 22. N° 14: métaphase somatique dans l'ovaire (2n = 23 + 2 B)

some ne se signale par une taille anormale, permettant de la considérer comme un chromosome B.

La plante N° 27 (Côte de Rosière) se signale par la présence régulière à l'anaphase I de 12 chromosomes d'un côté et 13 de l'autre. Enfin, sur une métaphase II, nous avons vu deux plaques à 12 chromosomes et un chromosome (univalent?) dans le cytoplasme (fig. 25).



Carduus defloratus. Fig. 23. N° 29: diacinèse tardive. – Fig. 24. N° 29: anaphase I. – Fig. 25. N° 27: métaphase II. – Fig. 26. N° 32: métaphase somatique dans l'ovaire

Comme nous l'avons dit plus haut, les 2 plantes venant de la région insubrienne que nous avons examinées se distinguent par le nombre n = 9 ou 2n = 18.

Le matériel N° 31 (Mte San Salvatore), dont nous n'avons pu encore étudier la méiose, montre dans les racines un caryogramme assez peu différencié. Une des paires de chromosomes est sensiblement plus petite (longueur: environ 2 microns). Dans une cellule du plérome, nous avons observé une métaphase à diplochromosomes. Le matériel N° 32 (Grigna) présente une méiose tout à fait régulière à 9 bivalents (fig. 4) et des plaques somatiques à 2n = 18, sur lesquelles la paire la plus longue mesure environ 4 microns (fig. 26).

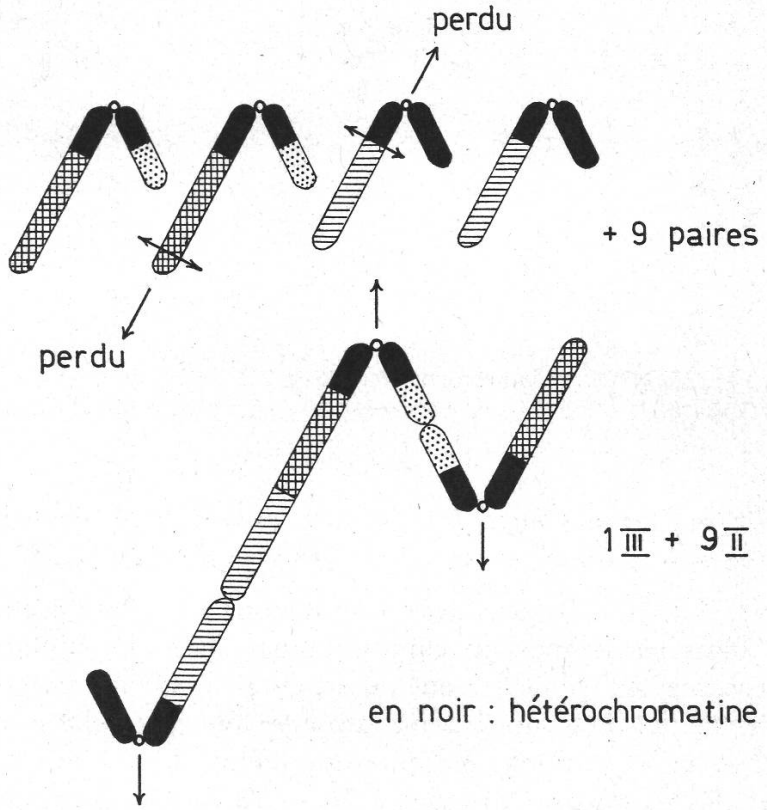
En résumé, on voit par ce qui précède que le comportement cytologique des diverses populations de *Carduus defloratus* L. *agg*. est très particulier et fort intéressant.

Sans vouloir nous hasarder dans des hypothèses que seules des expériences de croisement nous permettront d'édifier avec quelque vraisemblance, nous croyons pouvoir formuler, avec la réserve qui s'impose, les considérations suivantes:

Le nombre gamétique primitif de *Carduus defloratus* paraît être n = 11. Non seulement ce nombre se rencontre chez d'autres espèces de *Carduus* (par exemple: *C. acanthoides*, Gorecka, 1956, *C. personata* «pro parte», Kazubowska, 1955), mais toutes les populations des Tatra, selon Kazubowska, ainsi que celles des Pyrénées

et des Mts Cantabres (les présents auteurs) offrent n = 11 et un comportement cytologique régulier.

De plus, le nombre n = 11 se rencontre chez des individus dispersés dans la partie centrale du territoire de l'espèce (Alpes occidentales, Valais, Jura central). A partir d'un caryogramme à n = 11, comment les caryogrammes à n = 10, 9 et 12 ont-ils pu prendre naissance? Les phénomènes observés chez certains individus des Alpes occidentales permettront peut-être de jeter quelque lumière sur les phénomènes impliqués. La plante à 2n = 21 du col des Estronques est particulièrement instructive à cet égard. Certes, on pourrait la considérer comme un hybride entre un individu à n = 10 et une plante à n = 11, ce qui n'est pas exclu, mais nous avons plutôt l'impression que le trivalent observé à la méiose résulte d'un phénomène de translocation inégale entre deux paires de chromosomes d'une plante à 2n = 22, translocation accompagnée de la perte de segments, selon le schéma ci-dessous, inspiré à la fois de Matthey (1949) et de Stebbins (1950).



La rencontre d'un gamète ayant reçu le grand chromosome, avec un gamète semblable, engendrerait une plante à 2n = 20, tandis que la conjugaison de gamètes possédant les deux chromosomes plus petits donnerait naissance à une plante à 2n = 22, dont le caryogramme comprendrait 2 paires de petits chromosomes. Si l'on suppose que les chromosomes de la plus petite paire possèdent un large segment hétérochromatique (cf. schéma ci-dessus), il devient possible d'envisager leur transformation en chromosomes B. Même s'ils ne sont pas, à l'origine, en partie hétérochromatiques, ils pourraient subir le phénomène que Fernandes (1949) a mis en

évidence chez *Narcissus Bulbocodium* et que le savant portugais appelle *l'hétérochromatisation*. Cette seconde hypothèse nous paraît moins probable, car si nous avons bien saisi la pensée de Fernandes, l'hétérochromatisation frappe exclusivement les fragments ou chromosomes offrant une duplication.

Notre hypothèse s'appuie en partie sur la présence dans un territoire assez restreint (Htes-Alpes et Alpes de Savoie) de plantes à n = 11, à n = 10 (avec méiose régulière), d'individus à 2n = 21 offrant à la méiose un trivalent, et de plantes à n = 10+2B, mais il est clair qu'un autre schéma, à savoir celui de Stebbins (op. cit. p. 446) pourrait rendre compte de l'origine des individus à n = 10 à partir de plantes à n = 11. Cependant, cette hypothèse ne permettrait pas d'expliquer le trivalent observé dans la plante N° 16.

On se souvient que la plante N° 23 (col du Galibier) offrait à la méiose 10 bivalents +2 chromosomes B, *de taille inégale;* il est possible que dans ce cas, un des chromosomes B ait perdu un fragment, l'autre étant demeuré intact. Le caryogramme à 2n = 18 des plantes de l'Insubrie que nous avons examinées, pourrait procéder d'un caryogramme à 2n = 20 par le même type de transformation. Toutefois, nous n'avons obtenu pour le moment aucune preuve cytologique d'un tel mécanisme, sinon le fait que dans la plante N° 32 (Grigna), il y a 2 chromosomes sensiblement plus longs que les chromosomes longs des plantes à 2n = 20.

Stebbins (1950) explique dans le même schéma (fig. 41, p. 446) où il interprète, en se basant en partie sur Darlington (1937), le passage d'un nombre de base à un autre inférieur, comment à l'aide d'une seconde translocation inégale, on peut aboutir aussi à un nombre de base plus élevé (n+2 paires → n+3 paires). Nous admettrons provisoirement, sans pouvoir en fournir la preuve, qu'un tel mécanisme est à l'origine des plantes à 2n = 24 que nous avons observées. Dans l'individu N° 26, les 12 bivalents sont semblables, le caryotype «nouveau» paraît «stabilisé». Par contre, la plante N° 29 montre à la méiose un bivalent nettement plus petit que les autres et qui pourrait être en voie de se transformer en chromosomes B. Si dans le schéma de Stebbins, le segment hétérochromatique transféré au chromosome de gauche (3e image, à gauche) était un peu plus grand, on pourrait concevoir que le nouveau chromosome ainsi formé puisse perdre sans inconvénient un segment et devenir ainsi plus petit que les autres.

Par contre, si le caryotype à 2n = 24 est «stabilisé», il peut, à la suite de nouvelles translocations du type imaginé par Stebbins (loc. cit.), conduire à la naissance d'individus à nombre chromosomique encore plus élevé. La rencontre de deux gamètes semblables à n = 10+3, selon le schéma de Stebbins, donnerait des plantes à 2n = 26. Mais l'union de gamètes dissemblables (10+3 et 10+2) produirait une plante à 2n = 25 comme celle que nous avons rencontrée dans le Jura (N° 27). Le chromosome impair pourrait être du type «flottant» (chromosome B). Malheureusement, nous n'avons pu faire sur la plante N° 27 assez d'observations. Tout ce que nous pouvons dire est qu'à l'anaphase I, on trouve souvent la séparation 12–13, et qu'ailleurs le chromosome impair se perd dans le cytoplasme.

Certes, on pourrait supposer aussi qu'il existe dans la nature, des individus à 2n = 26, non encore découverts chez *Carduus defloratus*, et que les plantes à 2n = 25 résultent d'une hybridation entre individus à 2n = 26 et 2n = 24, ou d'un phénomène de dysploïdie descendante à partir d'un caryotype à 2n = 26. Bien que Podlech (1964) ait compté 2n = 26 chez *Carduus argyroa* Kze = *malacitanus* Boiss. et Reut.,

cette espèce appartient à une autre sous-section que *C. defloratus*. Il convient toutefois de réserver l'avenir.

Nos observations sur les plantes des Alpes occidentales rendent vraisemblable l'idée que chez *Carduus defloratus* sens lat., il existe un lien entre les translocations inégales et la présence de chromosomes B, avec une sorte de vicariance des deux phénomènes. Rappelons toutefois que dans le matériel N° 14, nous avons observé un caryotype à 2n = 23+0–3 B, c'est-à-dire, possédant *à la fois* un chromosome surnuméraire d'apparence «normale» et des chromosomes B. Malheureusement, nous n'avons pas pu étudier la méiose de cet individu.

III. L'aspect taxonomique

Si nous tentons maintenant de mettre en rapport les données cytologiques avec l'aspect morphologique des plantes étudiées, nous pourrons faire les constatations suivantes:

a) La var. *medius* du *C. defloratus* et le *C. carlinaefolius* Lam. semblent offrir toujours le nombre gamétique n = 11 et une méiose normale. Ce pourrait être un argument pour les réunir en une espèce: le *C. medius* Gouan, comme l'a proposé Kazmi, si le même nombre gamétique ne se rencontrait pas dans certains individus de la var. *rhaeticus* (N° 30) et même dans la var. *cirsioides* (N° 26).

b) Les individus de la var. *summanus* que nous avons étudiés ont n = 9 ou 2n = 18, mais le nombre d'échantillons (2) est trop faible pour permettre de généraliser nos observations.

c) Si l'on se souvient que la var. *glaucus* d'après Kazubowska a toujours 2n = 22, on conviendra que ce sont les var. *rhaeticus* et *cirsioides* qui offrent la plus grande variabilité cytologique. Dans la première, nous avons compté 2n = 22, 20, 20+2B et 21, enfin 2n = 23+0–3B; dans la seconde, nous avons observé 2n = 22, 24 et 25.

Si l'origine des chromosomes surnuméraires que nous avons constatés dans les populations des Alpes occidentales et du Jura, appartenant aux variétés *rhaeticus* et *cirsioides*, tient vraiment à des remaniements structuraux (translocations inégales), il est difficile d'échapper à la conclusion que les populations à caryotype variable sont nées à la suite de phénomènes d'hybridation. Battaglia (1964), dans son article sur la cytogénétique des chromosomes B, écrit: «All the phenomena of ancient or recent hybridization at various systematic levels (interspecific, intraspecific, etc.) *causing karyotype rearrangement* (c'est nous qui soulignons) could be the cause of B-chromosome formation.» Lewis (1951), à la suite de ses recherches sur *Clarkia elegans*, admet que dans cette espèce, les chromosomes surnuméraires «have probably arisen as a result of structural rearrangement of the chromosomes and subsequent meiotic irregularities involving a) failure of chiasma formation in certain structural heterozygotes followed by random segregation of the chromosome or chromosomes involved and b) unequal separation of ring or chain configurations in translocation heterozygotes».

Dès lors, nous serons amenés à formuler l'hypothèse suivante: les populations primitives de *Carduus defloratus* L. *agg.* sont représentées actuellement par la var. *glaucus* d'une part (domaine oriental: Carpates et pied des Alpes orientales) par la

var. *carlinaefolius*[7], d'autre part (domaine occidental: Mts Cantabres, Pyrénées, Alpes-Maritimes), et peut-être par les populations disséminées au centre de l'aire du *C. defloratus sensu stricto* qui ont n = 11 (var. *cirsioides*). Ces taxons constitueraient, dans notre idée, les restes d'une espèce préglaciaire répandue de l'Espagne aux Carpates orientales et aux Balkans qui se serait différenciée par *schizoendémisme;* les glaciations ayant coupé en deux l'aire autrefois continue de l'espèce, les populations relictuelles ont évolué à la fois sur le plan morphologique et sur le plan cytologique (différences structurales entre les chromosomes d'un génôme à n = 11). Après le retrait des glaciers, de nouvelles formes (var. *rhaeticus*, var. *summanus*, var. *medius* et les nombreuses populations intermédiaires) ont pris naissance par hybridation, lorsque des représentants occidentaux et orientaux de l'espèce ont réimmigré vers le centre actuel de l'aire (Alpes, Jura).

L'hypothèse d'une hybridation accompagnée d'introgression a été avancée par Niklfeld (op. cit.) pour expliquer la variabilité du groupe, surtout sensible au centre de l'aire. Toutefois, l'auteur autrichien ne pouvait s'appuyer alors que sur des données cytologiques assez sommaires. Dans le même article, Niklfeld (op. cit. p. 3) admet que la var. *summanus* qu'il nomme d'après Kazmi: *C. crassifolius* ssp. *crassifolius* serait née par hybridation introgressive entre *C. crassifolius* ssp. *glaucus* et *C. defloratus* ssp. *defloratus* (=var. *cirsioides*). Les données cytologiques – encore très fragmentaires pour la var. *summanus* – ne sont pas incompatibles avec cette manière de voir. Il suffit en effet de supposer que l'hybridation entre la var. *glaucus* (n=11) et les populations relictuelles de la var. *cirsioides* (n = 11), dont les chromosomes présentaient probablement des différences structurales, a donné naissance à des plantes à n = 10 puis à n = 9 par un mécanisme semblable à celui exposé ci-dessus (p. 280). Nous sommes donc amenés à supposer l'existence en Autriche, ou dans le N.-E. de l'Italie de plantes possédant 2n = 21 et 2n = 19 ou bien offrant des chromosomes B à côté de 2n = 20 ou 2n = 18. Nous espérons pouvoir prochainement vérifier cette supposition.

Dans d'autres espèces collectives de la flore d'Europe centrale, le même contexte historique a engendré la *polyploïdie* au centre de l'aire (cf. Favarger, 1967) par exemple chez *Arenaria ciliata agg.*[8], ou bien *Erysimum grandiflorum-helveticum*[8], et il est assez curieux que chez *Carduus defloratus*, aucun individu polyploïde ne se soit rencontré jusqu'ici, bien que des phénomènes d'endomitose aient été mis en évidence dans l'ovaire et dans la racine (deux provenances différentes). *Cela semble montrer que les phénomènes endomitotiques n'ont rien à voir avec l'origine de la polyploïdie*, du moins dans l'espèce étudiée ici.

Si séduisante que soit l'hypothèse d'une hybridation pour expliquer l'origine de l'instabilité caryologique du *Carduus defloratus* au centre de son aire actuelle, il ne faut pas perdre de vue qu'elle n'est pas la seule qui puisse rendre compte, soit de la présence de chromosomes B, soit de la dysploïdie. Dans le *Secale cereale*, Müntzing (1957, 1966) a montré que la fréquence des chromosomes B était particulièrement élevée dans les races primitives de Turquie, d'Afghanistan, de l'Iran et de la Corée.

[7] Nous pensons avec Briquet et Cavillier (op. cit.) que le C. *carlinaefolius* Lam. doit être considéré plutôt comme une variété de l'espèce *C. defloratus* L. (voir ci-dessous).

[8] Toutefois, dans ces groupes, les phénomènes sont rendus plus complexes par une augmentation du degré de polyploïdie de l'ouest à l'est.

Il n'est donc pas absolument exclu que les races primitives de *Carduus defloratus* soient à rechercher dans les Alpes occidentales. Toutefois, cette hypothèse nous paraît peu probable, lorsqu'on l'envisage sur le plan morphologique. Les plantes des Alpes occidentales ont en effet un phénotype rappelant tantôt la var. *carlinaefolius*, tantôt la var. *rhaeticus* et ne possèdent aucun trait par exemple de la var. *glaucus*.

D'autre part, la dysploïdie peut exister semble-t-il en dehors de tout phénomène d'hybridation ainsi que l'ont montré récemment Merxmüller et Grau (1969) chez *Pulmonaria*. Jackson (1962) a prouvé par ses recherches sur *Haplopappus* que *H. gracilis* avait évolué à partir de *H. ravenii* par des translocations inégales accompagnées de pertes de segments, phénomène lié dans certaines populations à l'apparition de 0–4 chromosomes surnuméraires du type des chromosomes B. Or, là non plus, il n'y a pas eu d'hybridation.

Dans le complexe *Saxifraga exarata-moschata*, Damboldt (1968) pense que les phénomènes d'hybridation ont joué un rôle important, toutefois ici, il existe des formes polyploïdes, et les croisements n'expliquent pas tous les faits de dysploïdie, par exemple la présence dans ce groupe des nombres gamétiques n = 10, 11, 12, 13 et 14.

Seules des expériences de croisement (nous pensons les entreprendre prochainement) sur *Carduus defloratus* permettront de se prononcer en faveur de l'une ou de l'autre de ces hypothèses. Seules, d'autre part, elles permettront de régler le problème taxonomique.

A ce propos, nous ferons simplement observer que les données cytologiques rapportées ci-dessus ne sont pas très en faveur de la classification adoptée par Kazmi. Celle-ci nous paraît quelque peu arbitraire.

Comme nous l'avons relevé à plus d'une reprise déjà, il existe de nombreuses formes intermédiaires entre les var. *rhaeticus* et *carlinaefolius*, de même qu'entre les var. *medius* et *cirsioides*, de sorte que l'espèce *C. medius* paraît assez mal fondée.

Gugler, qui a fait du groupe du *C. defloratus* une étude très soigneuse, appuyée sur des observations dans la nature, ne distinguait que des *variétés*. Il a cependant conservé comme espèces les *C. carlinaefolius* et *Argemone*, peut-être parce qu'il n'avait pas eu l'occasion d'herboriser aux Pyrénées. Il est à relever que les «espèces» et «sous-espèces» de Kazmi sont en grande partie sympatriques. Niklfeld, de son côté, n'est pas non plus chaud partisan des «espèces» de Kazmi, et il écrit: «Die fehlende morphologische Zäsur und die geringe geographische Sonderung sprechen nicht für die von Kazmi vorgeschlagene spezifische Trennung.» Si l'hypothèse d'une hybridation envisagée ci-dessus se révèle correcte, à la suite des recherches expérimentales que nous allons entreprendre, ce serait un argument de plus pour renoncer à une séparation spécifique à l'intérieur du groupe du *Carduus defloratus*.

Nous ne saurions achever cet exposé consacré à la cytotaxonomie du *Carduus defloratus agg.* sans évoquer les phénomènes cytologiques découverts par Frankton et Moore dans le genre voisin *Cirsium*. La plupart des espèces de *Cirsium* ont n = 17. Cependant, en Amérique du Nord, les auteurs canadiens ont mis en évidence les nombres de base n = 13, n = 11 (Frankton et Moore, 1961), ainsi que n = 10 et 9 (Frankton et Moore, 1963) et plus récemment n = 15 (Moore et Frankton, 1966). Ils signalent aussi le nombre gamétique n = 12 (Frankton et Moore, 1963); ils estiment que l'évolution caryologique du genre *Cirsium* s'est produite à

partir d'un caryotype à n = 17, par dysploïdie descendante et admettent que des phénomènes de translocation avec pertes de segments sont à l'origine de cette évolution. Chose intéressante, ces auteurs ont découvert des chromosomes accessoires (Moore et Frankton, 1965; Frankton et Moore, 1963) dans 4 espèces de *Cirsium*. Il y a donc une analogie assez frappante entre le groupe du *Carduus defloratus* et les *Cirsium* américains étudiés par Frankton et Moore. Faut-il pousser la comparaison plus loin et admettre par exemple que *Carduus defloratus* L. *agg.* avait à l'origine un nombre gamétique n = 13 (ou plus élevé encore) et que tous les autres nombres observés par nous représentent une série dysploïde descendante? Nous ne pensons pas avoir le droit de le faire.

D'après Moore et Frankton (1962), le nombre de base n = 11 serait le plus primitif chez *Carduus;* c'était en effet le nombre le plus élevé connu à l'époque, et les auteurs canadiens pensent que l'évolution chez les Composées s'est toujours faite par dysploïdie descendante. La découverte par Podlech (1964) d'une espèce de *Carduus* à 2n = 26 (*C. argyroa* Kze) apporte cependant un fait nouveau. Mais, comme nous l'avons relevé ci-dessus (p. 282), le *C. argyroa* appartient à une autre sous-section que *C. defloratus*, et dans cette dernière espèce, les données géographiques et cytologiques nous donnent à penser que le nombre de base primitif est n = 11. Si la disploïdie est descendante chez *Cirsium*, il n'est nullement certain qu'elle ne puisse aussi être ascendante parfois chez *Carduus defloratus*. La poursuite de nos recherches cytologiques nous permettra peut-être de répondre à cette question.

Résumé et conclusions

1. Poursuivant des recherches cytotaxonomiques et cytogéographiques sur l'espèce collective *Carduus defloratus* L. *agg.*, les auteurs ont étudié 32 populations échelonnées des Mts Cantabres au Jura central, aux Alpes du Valais et à la région insubrienne.

2. Les comptages chromosomiques (tableau 1) montrent que l'espèce offre l'exemple d'une série dysploïde assez remarquable, avec les nombres gamétiques n = 11, 10, 9 et 12. Il est à noter que dans le *Carduus personata* (L.) Jacq., les résultats divergents des comptages de Larsen (1954): n = 9 et de Kazubowska (1955): n = 11 parlent en faveur d'une série dysploïde assez semblable.

3. Dans la partie occidentale de l'aire occupée par l'espèce (Pyrénées et Mts Cantabres), toutes les populations examinées possèdent n = 11 et une méiose normale. Il en est de même des populations orientales (Tatra polonaises), d'après Kazubowska.

4. Dans les Alpes occidentales et le Jura central, l'espèce collective se signale par son instabilité caryologique. A côté d'individus à n = 10, n = 11 ou n = 12, possédant une méiose normale, on rencontre des plantes offrant des chromosomes surnuméraires. Ceux-ci sont tantôt d'apparence normale et capables de s'associer lors de la méiose, aux chromosomes d'un caryotype normal à n = 10 (ou peut-être aussi à n = 12); tantôt, ils ont des dimensions réduites et leur nombre (0–3) varie d'un ovaire à l'autre. Ils ont alors les caractères de chromosomes B, et ne s'associent pas, lors de la méiose, aux chromosomes normaux.

5. Les chromosomes B, observés dans le matériel N° 23, sont hétérochromatiques, comme le prouve leur comportement à la prophase somatique.

6. Les auteurs pensent que la dysploïdie et la présence de chromosomes surnuméraires sont déterminés, au moins en partie, dans cette espèce par des translocations inégales accompagnées de la perte de segments hétérochromatiques. Un argument en faveur de cette hypothèse est fourni par la plante N° 16, qui présente à la méiose, un *trivalent à partenaires inégaux*. Ils supposent que le nombre gamétique primitif de l'espèce est n = 11 et qu'à partir de ce nombre il y aurait eu aussi bien une série dysploïde descendante qu'une série ascendante, s'expliquant, en partie, par l'hypothèse de Darlington (1937) modifiée par Stebbins (1950).

7. A la lumière des données acquises jusqu'à présent, les auteurs essaient d'interpréter la phylogenèse de l'espèce collective *Carduus defloratus*. Les variétés *glaucus* (domaine oriental), *carlinaefolius* (domaine occidental) et *cirsioides* (populations à n = 11: domaine central) représenteraient les restes d'une sippe préglaciaire différenciée par schizoendémisme. Après le retrait des glaciers, de nouvelles races hybridogènes ont pris naissance par croisement entre les variétés dont les caryotypes avaient probablement subi une différenciation structurale.

8. Les nombres chromosomiques suivants sont rapportés ici pour la première fois:

Carduus defloratus L. var. *summanus*	n = 9
Carduus defloratus L. var. *carlinaefolius*	n = 11
Carduus defloratus L. var. *medius*	n = 11
Carduus defloratus L. var. *cirsioides*	n = 11, 12 et 2n = 25
Carduus defloratus L. var. *rhaeticus*	n = 10, 11; 2n = 21, 20+2B et 23+0–3B.

9. Les auteurs estiment que dans l'état actuel des connaissances, la classification de Gugler est préférable à celle de Kazmi. Le *C. carlinaefolius* doit être considéré comme une variété du *C. defloratus* auquel il est relié par de nombreuses formes intermédiaires (var. *rhaeticus*).

Zusammenfassung

1. Im Rahmen von cytotaxonomischen und cytogeographischen Untersuchungen über die Sammelart *Carduus defloratus* L. *agg.* wurden 32 Populationen von Kantabrien bis zum Zentraljura, den Walliser Alpen und Insubrien untersucht.

2. *C. defloratus* bildet ein interessantes Beispiel einer dysploiden Reihe (n = 11, 10, 9 und 12; Tab. 1). Für *C. personata* (L.) Jacq. lassen die Zählungen von Larsen (1954; n = 9) und Kazubowska (1955; n = 11) eine ähnliche Reihe vermuten.

3. Bei allen Populationen aus dem westlichen Teil des Areals (Pyrenäen und kantabrische Berge) war n = 11 und die Meiose normal. Dasselbe gilt nach Kazubowska für die östlichen Populationen (polnische Tatra).

4. Die Populationen der Westalpen und des Zentraljuras sind karyologisch instabil. Neben Individuen mit n = 10, 11 oder 12 und normaler Meiose finden sich solche mit überzähligen Chromosomen. Diese haben zum Teil normales Aussehen und treten in der Meiose mit den Chromosomen eines normalen Karyotyps von n = 10 (möglicherweise auch n = 12) zusammen; in anderen Fällen sind sie kleiner, kommen in verschiedenen Fruchtknoten in wechselnder Zahl (0–3) vor und haben den Charakter von B-Chromosomen.

5. Die im Material Nr. 23 gefundenen B-Chromosomen sind heterochromatisch.

6. Die Verfasser sind der Auffassung, dass Dysploidie und Auftreten überzähliger Chromosomen mindestens zum Teil durch mit dem Verlust heterochromatischer Segmente verbundene ungleiche Translokationen verursacht wurden. Diese Hypothese wird durch die Pflanze Nr. 16 gestützt, welche in der Meiose eine trivalente Chromosomengruppe mit ungleichen Partnern zeigt. Die ursprüngliche Chromosomenzahl der Art ist vermutlich n = 11. Von dieser Zahl aus dürfte sowohl eine aufsteigende als auch eine absteigende Reihe ausgegangen sein; beide lassen sich zum Teil durch die von Stebbins (1950) modifizierte Hypothese von Darlington (1937) erklären.

7. Aufgrund der vorliegenden Daten wird eine Deutung der Entstehung der Sammelart *C. defloratus* versucht. Die Varietäten *glaucus* (östlich), *carlinaefolius* (westlich) und *cirsioides* (Populationen mit n = 11; im Zentrum des Areals) dürften die Reste einer durch Arealaufspaltung differenzierten voreiszeitlichen Sippe darstellen. Nach dem Rückzug der Gletscher sind durch Bastardierung zwischen den Varietäten (deren Karyotypen sich vermutlich strukturell differenziert hatten) neue Rassen entstanden.

8. Die folgenden Chromosomenzahlen wurden erstmals ermittelt:

C. defloratus L. var. *summanus*	n = 9
C. defloratus L. var. *carlinaefolius*	n = 11
C. defloratus L. var. *medius*	n = 11
C. defloratus L. var. *cirsioides*	n = 11, 12 und 2n = 25
C. defloratus L. var. *rhaeticus*	n = 10, 11; 2n = 21, 20+2B und 23+0–3B

9. Nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse dürfte die Einteilung von Gugler derjenigen von Kazmi vorzuziehen sein. *C. carlinaefolius* ist als Varietät von *C. defloratus* zu betrachten und mit ihr durch zahlreiche Zwischenformen (var. *rhaeticus*) verbunden.

Bibliographie

Battaglia E. 1964. Cytogenetics of B-Chromosomes. Caryologia. **17**, 245–299.

Briquet J. et F. Cavillier. 1931. In Burnat E., Flore des Alpes Maritimes **7**, 69–83.

Damboldt J. 1968. Zur Cytotaxonomie der Gattung *Saxifraga* L. III. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **81**, 43–52.

Darlington C.A. 1937. Recent advances in cytology. London. 1–671.

Favarger C. 1967. Cytologie et distribution des plantes. Biol. Rev. **42**, 163–206.

— 1969. Notes de caryologie alpine V. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. **92**, 13–30.

Fernandes A. 1949. Le problème de l'hétérochromatinisation chez *Narcissus Bulbocodium* L. Bol. Soc. broter. **23**, 5–69.

Frankton C. et R. J. Moore. 1961. Cytotaxonomy, phylogeny, and Canadian distribution of *Cirsium undulatum* and *Cirsium Flodmanii*. Canad. J. Bot. **39**, 21–33.

— 1963. Cytotaxonomy of *Cirsium muticum*, *Cirsium discolor* and *Cirsium altissimum*. Ibid. **41**, 73–84.

Gorecka A. 1956. Cytological studies in three species of *Carduus* L. Acta Soc. Bot. Polon. **25**, 719–731.

Gugler W. 1908. Der Formenkreis des *Carduus defloratus* L. Mitt. Bayer. Bot. Ges. **2**, 136–140; 145–156; 158–172.

Jackson R.C. 1962. Interspecific hybridization in *Haplopappus* and its bearing on chromosome evolution in the *Blepharodon* section. Amer. J. of Bot. **49**, 119–132.

Kazmi S.M.A. 1964. Revision der Gattung *Carduus* (Compositae), Teil II. Mitt. Bot. Staatssamml. München **5**, 279–550.

Kazubowska T. 1955. Studies in the chromosome numbers of the species of *Carduus* L. from the Tatra Mts. Acta Soc. Bot. Polon. **24,** 189–196.

Lewis H. 1951. The origin of supernumerary chromosomes in natural populations of *Clarkia elegans*. Evolut. **5,** 142–157.

Matthey R. 1949. Les chromosomes des vertébrés. Lausanne. 1–356.

Merxmüller H. et J. Grau. 1969. Dysploïdie bei *Pulmonaria*. Rev. roum. de Biol. Sér. Bot. **14,** 57–63.

Moore R.J. et C. Frankton. 1962. Cytotaxonomic studies in the tribe *Cynareae* (Compositae). Canad. J. Bot. **40,** 281–293.

— 1965. Cytotaxonomy of *Cirsium Hookerianum* and related species. Ibid. **43,** 597–613.

— 1966. An evaluation of the status of *Cirsium pumilum* and *Cirsium Hillii*. Ibid. **44,** 581–595.

Müntzing A. 1957. Frequency of accessory chromosomes in rye strains from Iran and Korea. Hereditas **43,** 682–685.

— 1966. Accessory chromosomes. Bull. Bot. Soc. Bengal. **20,** 1–15.

Niklfeld H. 1969. Über die Gattung *Carduus* und die *C. defloratus*-Gruppe in den Ostalpenländern. Naturwiss. Ver. für Steierm. Florist. Arbeitsgem. Mitt. **14,** 1–6.

Podlech D. 1964. In: Documented chromosome numbers of plants. Madroño **17,** 266–268.

Reese G. 1952. Ergänzende Mitteilung über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefässpflanzen. I. Ber. Deutsch, Bot. Ges. **64,** 241–256.

Stebbins G.L. 1950. Variation and evolution in plants. New York. 1–643.