

Etude cytotaxonomique et cytogéographique du *Centaurium pulchellum* (Swartz) Druce, sensu lato

Autor(en): **Zeltner, Louis**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Botanica Helvetica**

Band (Jahr): **95 (1985)**

Heft 1

PDF erstellt am: **24.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-66500>

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.

Etude cytotaxonomique et cytogéographique du *Centaurium pulchellum* (Swartz) Druce, sensu lato

Louis Zeltner

Institut de Botanique, Chemin de Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel 7, Suisse

Manuscrit accepté le 21 novembre 1984

Abstract

Zeltner, L. 1985. Cytotaxonomical and cytogeographical study of *Centaurium pulchellum* (Swartz) Druce, sensu lato. Bot. Helv. 95: 47–57.

The author presents a summary of his cytotaxonomical research made since 1962 on the species *C. pulchellum* sensu lato. 206 populations have been studied from a cytological point of view. The number $n=9$ is reported for the first time and is considered as a new basic number for the genus. This diploid number was only found in one population which grows in Israel in the Southern area of M. Hermon. The number $n=18$ is confirmed in *C. pulchellum* (Swartz) Druce (sensu stricto). The karyotype at meiosis shows a bivalent chromosome which is much larger than the others and is late in dividing. The number $n=27$ is confirmed in 45 populations which grow from Senegal to Iran throughout the Sahara, Cyprus, Turkey, and Israel. This hexaploid taxon relates to the variety *lauriolii* of Maire of *C. pulchellum* (Swartz) Hayek ssp. *laxiflorum* (H. Lindb.) Jahandiez & Maire. The morphology, chromosome number, and geographical distribution of the hexaploid taxon have permitted the author to assign it to the range of species under the name *C. mairei*. The author discusses the hypothesis which could explain the origin and the evolution (by polyploidy or dysploidy) of the karyotype of these three taxa. Five maps show the geographical distribution of these chromosome races in the following areas: Mediterranean, Atlantic, Central European, North African including Senegal and the Sahara, and Iran.

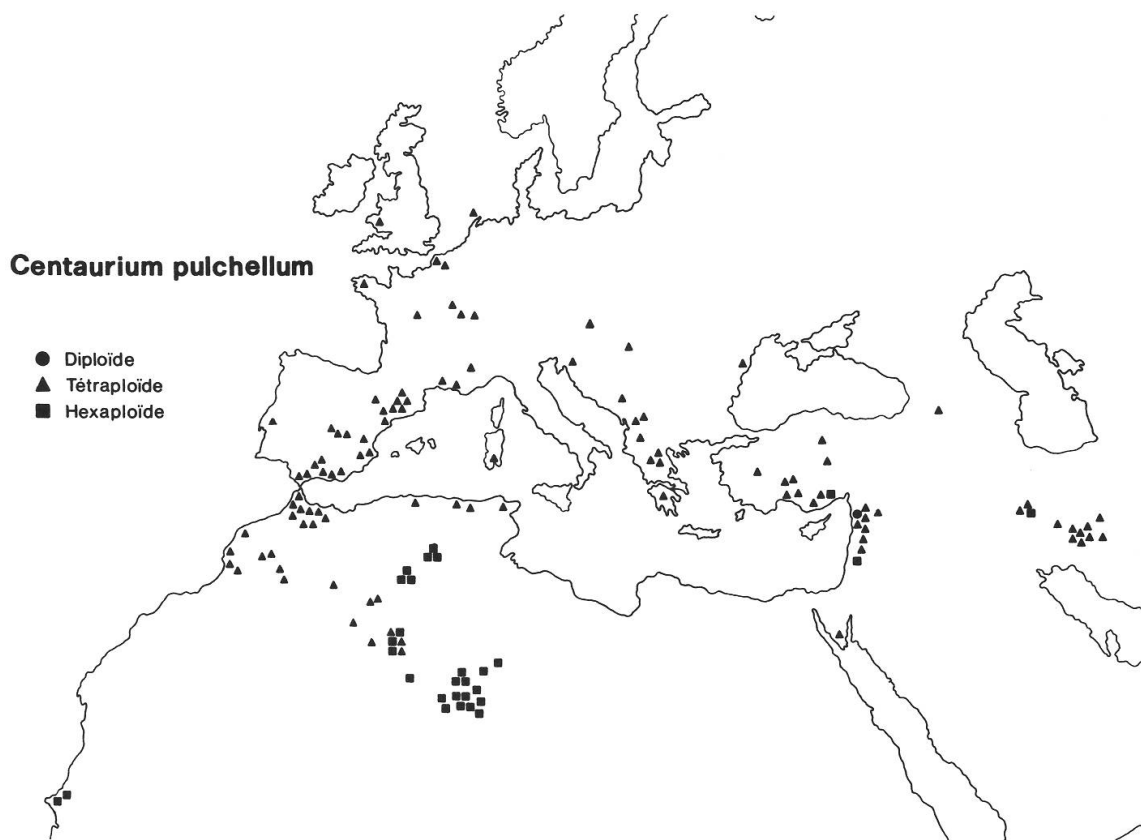
Introduction

La sous-section *Parviflora* (Ronniger) Melderis du genre *Centaurium* comprend en Méditerranée deux espèces collectives, les *C. tenuiflorum* (Hoffmanns. & Link) Fritsch ap. Janchen et *C. pulchellum* (Swartz) Druce, polymorphes au double point de vue morphologique et cytologique.

D'après nos recherches antérieures (Zeltner 1970, 1980), deux sous-espèces sont subordonnées au *C. tenuiflorum*, l'une diploïde à $n=10$, le subsp. *acutiflorum* (Rouy ex Schott) Zeltner, la seconde tétraploïde à $n=20$, le subsp. *tenuiflorum*.

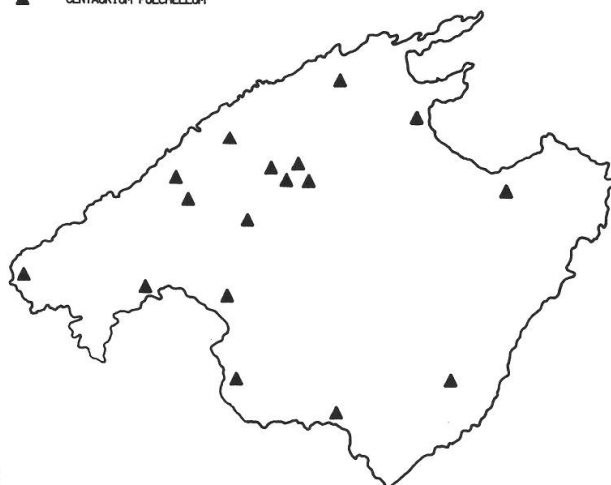
La situation est plus complexe chez le *C. pulchellum*. Le cytodème le plus largement répandu offre $n=18$. Ses populations les plus septentrionales atteignent l'Europe cen-

trale et les côtes de la Mer du Nord. A l'Est, il parvient jusque dans l'Himalaya (Khoshoo & Khushu 1966). Dans cette dernière région, le polymorphisme cytologique est particulièrement accusé, puisque Khoshoo & Khushu (1966) ont mis en évidence $n=18$, 27 et 28 alors que Vasudevan (1975) observait pour sa part $n=36$. Notons que cette valence chromosomique particulièrement élevée a été observée par Rose Broome (1976) chez plusieurs espèces d'Amérique Centrale. Enfin, la frange sud de l'aire du *C. pulchellum* est occupée par un cytodème à $n=27$, largement répandu du Sénégal aux Indes (cartes I à V).



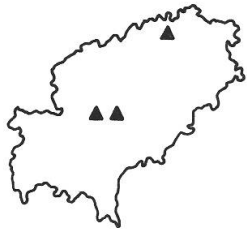
Carte I

MAJORQUE
▲ CENTAURIUM PULCHELLUM



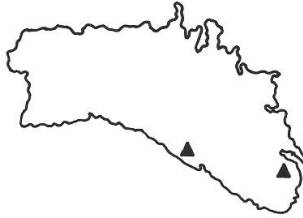
Carte II

IBIZA
▲ CENTAURIUM PULCHELLUM

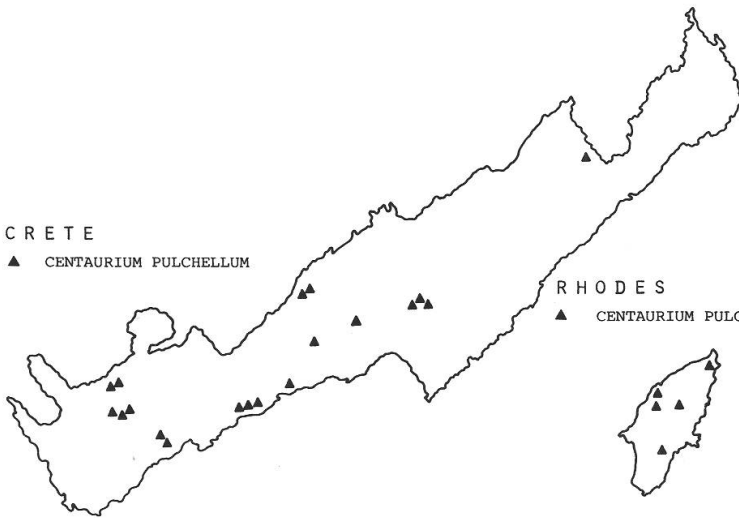


Carte III

MINORQUE
▲ CENTAURIUM PULCHELLUM



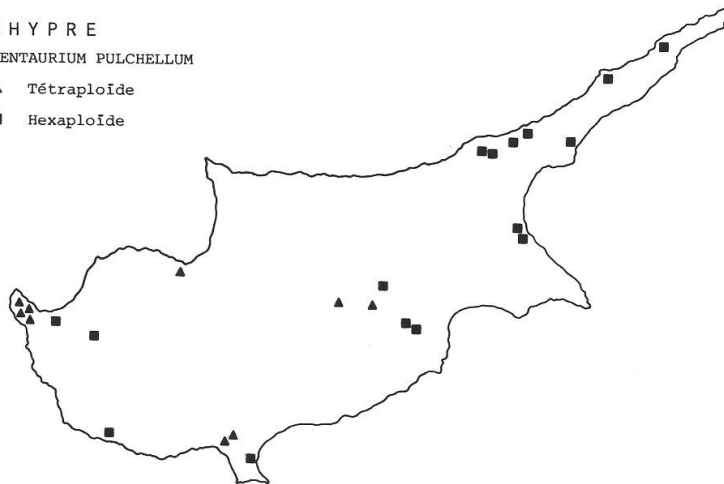
CRETE
▲ CENTAURIUM PULCHELLUM



RHODES
▲ CENTAURIUM PULCHELLUM

Carte IV

CHYPRE
CENTAURIUM PULCHELLUM
▲ Tétraploïde
■ Hexaploïde



Carte V

Au sein du *C. subsect. Parviflora*, la distinction des différents taxons sur le seul critère morphologique n'est pas aisée, tant s'en faut. Souvent confondus, les *C. pulchellum* et *C. tenuiflorum* sont très affines et il est des plus probable qu'ils dérivent d'un ancêtre commun, en dépit de leur nombre chromosomique de base différent (Zeltner 1970).

Matériel et méthode

Le matériel qui sert de base aux présentes recherches a été récolté et fixé sur le terrain par nous-même. Dans quelques cas, nous avons utilisé des graines récoltées dans la nature par les soins de divers jardins botaniques. Ces graines ont été mises à germer au jardin botanique de Neuchâtel; tous les exsiccata témoins sont conservés dans les collections de l'Institut de Botanique de Neuchâtel (NEU). Les fixations ont toujours été effectuées à l'alcool acétique (3 : 1) avec mordantage et les colorations au carmin acétique par la méthode d'écrasement. Pour l'étude des méristèmes de racine, nous avons procédé à un pré-traitement de deux heures au monobromonaphthalène, qui nous a donné de bons résultats. L'étude des grains de pollen a été réalisée à l'aide du colorant préconisé par Hrishy & Müntzing (1960). Les populations étudiées (voir la liste ci-dessous) sont reportées sur les cartes I à V.

Liste des populations étudiées

Cytodème n = 9

Israël: Newé Ativ (Mont Hermon), 760 m, Z 1183¹

Cytodème à n = 18

Algérie: Adrar, 280 m, Z 1272; Aokas, 5 m, Z 977; Aoulef, 310 m, Z 1273; Ben Haroum, 150 m, Z 1008; In Salah, 260 m, Z 1172, Z 1274, Z 1275; Reghaia, 10 m, Z 1001; Taghit, 610 m, Z 1269; Timimoun, 250 m, Z 1270, Z 1271.

Angleterre: Bosherton, 30 m, Z 379.

Arménie: Erivan, 1900 m, Z 394.

Autriche: Podersdorf, 120 m, Z 405.

Belgique: De Panne, 10 m, Z 393; Lavaux, 250 m, Z 397.

Chypre: Bain d'Aphrodite, 20 m, Z 1280, Z 1298; Curium, 100 m, Z 1164; Fontana Amorosa, 20 m, Z 1279, Z 1165; Kandou, 200 m, Z 1224; Kataliondas, 450 m, Z 1220; Sha-Mathiati, 300 m, Z 1219; Soli, 50 m, Z 1249.

Crète: Aghios Georgios Apoudoulou, 600 m, Z 844; Argoules, 50 m, Z 807, Z 808, Z 843; Assomaton, Kera, 360 m, Z 800; Gergeri, 530 m, Z 799, Z 805, Z 848; Koufos, 180 m, Z 810, Z 811; Kritsa, 400 m, Z 842; Milopotamos, 20 m, Z 806, Z 845; Myrthios, 500 m, Z 809; Samaria, 50 m, Z 1061, Z 1062; Skines, 370 m, Z 812, Z 813, Z 814.

Espagne: Aguadulce-Enix, 150 m, Z 583; Aranjuez-Anover, 700 m, Z 374; Balaguer, 550 m, Z 377; La Caba, 10 m, Z 689; Camarasa, 350 m, Z 382, Z 383; Canas, 200 m, Z 389; Las Casares, 660 m, Z 660; Casas de Gaona, 600 m, Z 390, Z 391; Las Caseras, 500 m, Z 392; Cortijo del Navazo, 1000 m, Z 558; Enix, 450 m, Z 582; Javea, 50 m, Z 586; Lerida-Fraga, 130 m, Z 398; Las Llosas, 750 m, Z 399; Mora de Ebro, 200 m, Z 403; Mula, 300 m, Z 685; La Palma-Los Alcaerez, 10 m, Z 584; Taltahull, 600 m, Z 411; Ventas de Zafarraya, 850 m, Z 414.

¹ Tous les exsiccata cités sont conservés dans les herbiers de l'Institut de Botanique de Neuchâtel (NEU), collection Zeltner (Z).

France: Les Aresquiers, 2 m, Z 375; Besançon, 250 m, Z 378; Cheval Blanc, 65 m, Z 385; Ent-raigues, 250 m, Z 388; Genlis, 250 m, Z 387; Le Guilvinec, 10 m, Z 406; Roquehaute, 50 m, Z 1098.

Grèce: Metsovon, 950 m, Z 401, Z 402; Molitsa, 800 m, Z 1051; Lac Taka, 750 m, Z 410.

Hollande: Terschelling, 20 m, Z 412.

Hongrie: Gödöllő, 150 m, Z 395.

Ibiza: Portinatx-Cala de Charraca, 100 m, Z 681; San Rafael, 140 m, Z 635, Z 636.

Iran: Borujen-Gandoman, 2200 m, Z 1116; Borujen-Lordegan, 2150 m, Z 1104; Borujen-Se-miron, 1850 m, Z 1106; Emam Gheis, 2180 m, Z 1105; Fizadan, 1560 m, Z 1114; Gandoman, 2150 m, Z 1107, Z 1108, Z 1109; Malavi-Shahabad, 1450 m, Z 1110; Salavati, 2260 m, Z 1113; Si-venan, 1350 m, Z 1112.

Israël: Dura el Qar, 670 m, Z 1147; Jourdain, 290 m, Z 1145; Newé Ativ, 760 m, Z 1184, Z 1185, Z 1186, Z 1187; Sinaï, 2050 m, Z 1129; Mont Tabor, 30 m, Z 1146.

Majorque: Bellver, 140 m, Z 721; Bunyola, 300 m, Z 868; Fornalutx, 200 m, Z 867; Lago Menor, 10 m, Z 641; La Rapita, 5 m, Z 993; Lloseta, 120 m, Z 646, Z 655, Z 866, Z 865; Marsals, 50 m, Z 723; Aérodrome de Palma, 50 m, Z 864; Sa Canova, 200 m, Z 863; San Salvadore, 300 m, Z 643; Santa Maria, 150 m, Z 645; Sant Telm, 20 m, Z 862; Soller, 500 m, Z 861; Son March, 230 m, Z 860.

Maroc: Assif N'Irriri, 1250 m, Z 1194, Z 1195; *Bou Rhaba*, 500 m, Z 380; Chaabet en Nehala, 800 m, Z 384; Dra, Z 1255, Z 1256; Lixus, 10 m, Z 1202; Massa, 10 m, Z 1191; Matmata, 500 m, Z 400; Moulay Idriss, 800 m, Z 404, Z 1257; Rhir, 20 m, Z 1199; Salé, 50 m, Z 407; Spartel, 100 m, Z 409; Souk-el-Arba des Beni Hassan, 100 m, Z 408; Taliouine, 1080 m, Z 1193; Tazi, 10 m, Z 1200.

Minorque: Mahon, 50 m, Z 851; Son Bou, 2 m, Z 850.

Portugal: Arrabida, 80 m, Z 376.

Rhodes: Eloussa, 200 m, Z 1059; Kamiros, 120 m, Z 1207; Koskinou, 80 m, Z 396; Prophète Ilias, 460 m, Z 1056; Thari, 250 m, Z 1205.

Roumanie: Salonta, 450 m, Z 709.

Sardaigne: Cagliari, 70 m, Z 381.

Suisse: Cudrefin-Portalban, 400 m, Z 386.

Yougoslavie: Gradac 570 m, Z 1253; Ohrid, 800 m, Z 1251; Paz, 150 m, Z 1252; Sopocani, 800 m, Z 1254; Tuzla, 235 m, Z 413.

Tunisie: Ariana, 30 m, Z 1081.

Turquie: Anamur, 50 m, Z 1262; Arslankoy, 1200 m, Z 1264; Bogazkalle, 1050 m, Z 1259; Ca-vusin, 1100 m, Z 1260; Güney, 1200 m, Z 1230; Sertavul Gegidi, 1550 m, Z 1258; Sidé, 30 m, Z 1261; Sultanhani-Konya, 950 m, Z 1267, Z 1268.

Cytodème à n=27

Algérie: Ahor, 1450 m, Z 1173, Z 1174, Z 1137; Arak, 550 m, Z 1139; El Goléa, 380 m, Z 1178, Z 1179, Z 1180; Ideles, 1300 m, Z 1131; Imarhera, 1700 m, Z 1282, Z 1132, Z 1133; In Amguel, 940 m, Z 1138; In Salah, 260 m, Z 1171, *ibid.*, 280 m, Z 1276, Z 1277; Irafok, 390 m, Z 1177; Issakarassen, 1860 m, Z 1142, Z 1176, Z 1278; Ouargla, 140 m, Z 1134, Z 1144, Z 1170; Tamrit, 1600 m, Z 1175; Taroda, 1780 m, Z 1143.

Chypre: Aghia Anna, Tremithos, 240 m, Z 1141, Z 1241; Akantou Tatlisu, 20 m, Z 1227; Baie d'Akrotiri, 2 m, Z 1281; Dhavlos (= Kaplica), 50 m, Z 1245; Evretou, 100 m, Z 1216; Komatou Yialou (= Kumyali), 70 m, Z 1244; Kouklia, 20 m, Z 1225; Nisou, Vialias, 300 m, Z 1140; Phla-moudhi (= Mersinlik), 50 m, Z 1250; Polis, 20 m, Z 1242; Rizokarpaso (= Dipkarpaz), 50 m, Z 1247; Salamis, 20 m, Z 1248, Z 1266; Tatlisu, 20 m, Z 1265; Yialousa (= Maltepe), 10 m, Z 1246.

Iran: Malavi-Shahabad, 1450 m, Z 1128.

Israël: Bet Negofa, 580 m, Z 1135.

Sénégal: Cayar, 20 m, Z 1130, Z 1136.

Turquie: Mersin, 100 m, Z 1263.

Le complexe du *C. pulchellum*

a. Cytodème à $n = 18$

Au vu de sa large distribution dans tout le bassin méditerranéen et même, au-delà, jusqu'en Inde, le cytodème à $n = 18$ représente un taxon relativement ancien. Son caryotype est constant partout où nous l'avons étudié. La méiose, très régulière, offre 18 bivalents dont un de taille particulièrement grande, à division plus tardive, de telle sorte qu'un pont de matière chromatique subsiste assez longtemps entre les deux pôles anaphasiques. A la métaphase somatique, deux chromosomes à constriction sub-médiane se distinguent par leur longueur double de celle de tous les autres chromosomes (fig. 4).

b. Cytodème à $n = 9$

A l'exception de $n = 28$ publié par Khoshoo & Khushu (1966), tous les nombres gamétiques observés chez le *C. pulchellum*, $n = 18, 27, 36$, sont multiples de 9. L'ensemble de ces résultats laissait pressentir l'existence d'un nombre de base $x = 9$. Jusqu'ici (Zeltner 1970, 1978, 1980), nous pensions que ce taxon avait disparu, hypothèse démentie aujourd'hui par la découverte, en Palestine, au pied du Mt Hermon, d'individus à $n = 9$. Leur caryotype présente à la méiose 9 bivalents dont un très grand, ou $2n = 18$ à la mitose avec une paire de grands chromosomes.

La population du Mt Hermon pose cependant bien des problèmes. Le *C. pulchellum* y offrait un habitus variable, certains individus paraissant particulièrement grêles. Sur place, nous les avons interprétés comme des accommodats liés aux stations les plus fraîches (lit d'un ruisseau ombragé par des arbustes) car d'une manière très générale, les *Centaureum* réagissent très fortement à la lumière qui affecte leur port. Nous avons cependant fixé de nombreux individus et il s'est trouvé dans notre matériel, à côté des plantes à $n = 9$, d'autres individus, plus, nombreux, à $n = 18$.

Malgré une étude attentive des échantillons témoins, nous ne pouvons pas distinguer morphologiquement les plantes à $n = 9$ de celles à $n = 18$. Dans l'état actuel de nos connaissances, il ne nous paraît pas possible de donner un statut taxonomique au cytodème à $n = 9$. Nous nous réservons la possibilité de la définir plus tard si nous avons la chance de découvrir d'autres populations.

c. Cytodème à $n = 27$

Sur la base d'une récolte de J. Lauriol provenant du Hoggar (lieux humides dans les lits d'oueds: oued Tamanghasset, oued à l'est du Mont Hadrian), Maire publie en 1934 la description d'un taxon nouveau, le var. *lauriolii*, qu'il subordonne au *C. pulchellum* (Swartz) Hayek subsp. *laxiflorum* (Lindberg) Maire.

Au cours d'un voyage dans le Sahara algérien, nous avons eu l'opportunité de fixer en maints endroits un taxon qui nous paraît coïncider avec le var. *lauriolii*. L'étude de son caryogramme a révélé, en métaphase I, 27 bivalents dont deux, bien que de tailles inégales, nettement plus grands que tous les autres. Ces deux bivalents offraient un comportement identique à celui du grand chromosome du taxon à $n = 18$. Leur scission est plus tardive, de telle sorte que des ponts chromatiques persistent jusqu'au début de l'anaphase (fig. 7). En mitose, deux paires de grands chromosomes, dont l'une manifestement plus grande, se distinguent du reste du complément (fig. 6).

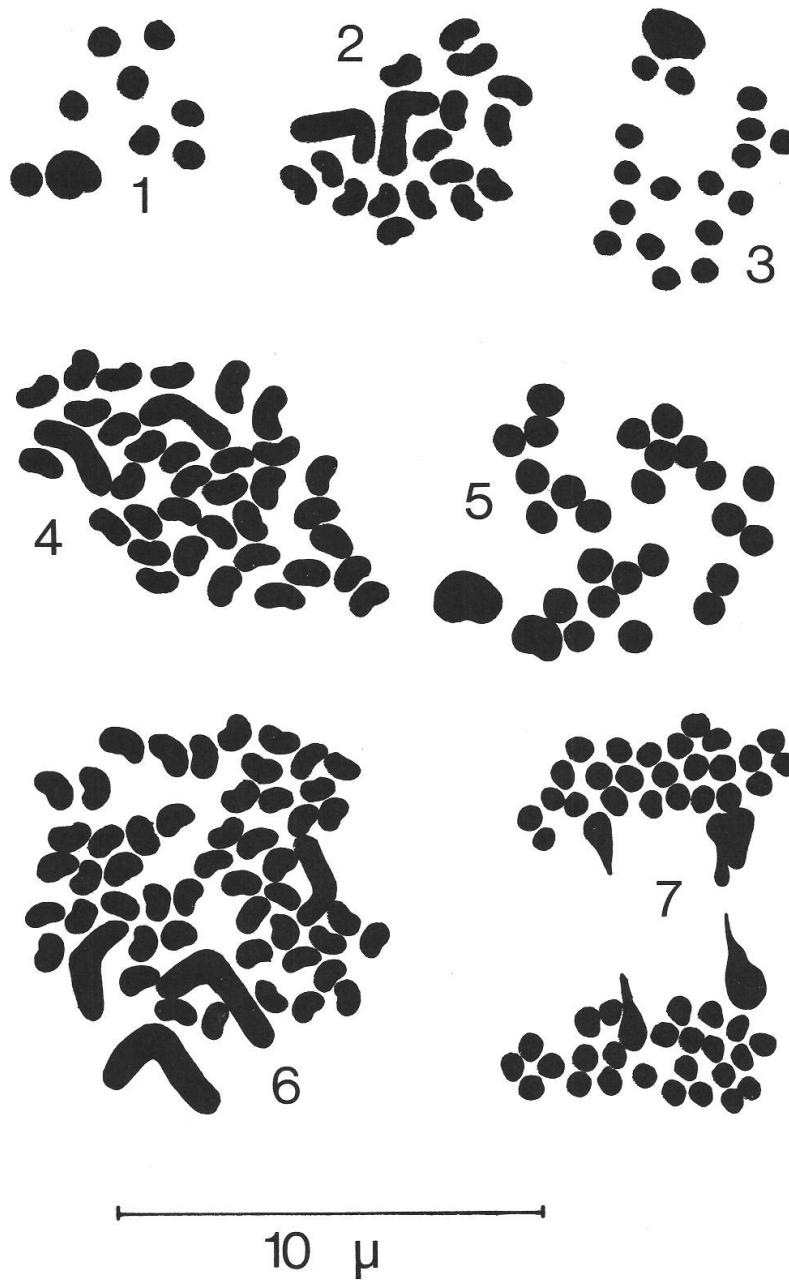


Fig. 1. *Centaurium pulchellum* diploïde: $n=9$ (métaphase I). Newé Ativ (Mont Hermon, Israël).

Fig. 2. *C. pulchellum* diploïde: $2n=18$ (mitose somatique). Newé Ativ (Mont Hermon, Israël).

Fig. 3. *C. pulchellum* tétraploïde: $n=18$ (anaphase I). Newé Ativ (Mont Hermon, Israël).

Fig. 4. *C. pulchellum* tétraploïde: $2n=36$ (mitose somatique) In Salah (Sahara, Algérie).

Fig. 5. *C. pulchellum* hexaploïde: $n=27$ (métaphase I). (= *C. mairei*) In Salah (Sahara, Algérie).

Fig. 6. *C. pulchellum* hexaploïde: $2n=54$ (mitose somatique). (= *C. mairei*) El Golea (Sahara, Algérie).

Fig. 7. *C. pulchellum* hexaploïde: $n=27$ (anaphase I). (= *C. mairei*) Oued Ahor (Sahara, Algérie)

D'autres récoltes réalisées au Sénégal, à Chypre, en Turquie, en Israël et en Iran, nous ont permis d'établir les grands traits de la distribution de ce cytodème (carte I) et de vérifier la constance de ses caractères morphologiques, cytologiques et écologiques. Inféodé aux régions les plus chaudes, il occupe toute la frange méridionale de l'aire du complexe *C. pulchellum*. Il confine au tétraploïde en plusieurs régions du Sahara algérien, de la Palestine et de l'Iran où les deux cytodèmes sont même parfois sympatriques.

Les plantes à $n=27$ sont particulièrement robustes, pouvant atteindre 40 à 50 cm de hauteur dans des conditions favorables. Elles sont rameuses dès la base et portent des feuilles caulinaires serrées, des fleurs nombreuses groupées en inflorescence lâche. Du point de vue écologique, elles sont liées aux stations humides des oasis, dans les oueds et les mares temporaires.

En définitive, le cytodème à $n=27$ nous paraît circonscrit par un ensemble de caractères suffisamment précis pour nous permettre de l'élever au rang d'espèce, sous le binôme de *C. mairei*, du nom de l'auteur qui l'a pressenti le premier.

Centaurium mairei sp. nova. Planta annua saepius a basi ramosa, robusta. Caulis 5–50 cm, altus, distincte alatus, glaberrimus, multiramosus internodiis infra inflorescentiam 4–10 cm, saepius 5–8 cm, vulgo 1,5–4,5 cm longis, rarius 0,5 cm vel 6 cm. Folia infima dense rosulata, ogivalia lanceolata, acutiuscula, 0,6–4 cm longa, 0,6 lata. Capsula sub anthesi persistens. Folia caulina conferta, angusta, acutiuscula, media usque ad 35 mm × 3 mm, apice ogivalia, una vel trinerviis. Inflorescentia laxa, dichotoma, multiflora, floribus numerosis. Calyx aequilongus corolla sub anthesi, 6–11 mm, longus. Corolla dense rosea, 10–12 mm longa, tubo 6–11 mm longo et 1 mm lato, lobis obscure roseis, obovalis acutiusculis 5–8 mm longis. Capsula cylindrica circa 10–12 mm longa, 1 mm crassa. Semina atrobrunnea cum reticulo. Numerus chromosomatum $n=27$, $2n=54$. Habitat in locis humidis (oasis «oued et gueltas»).

Holotypus: «Algérie, Issakarassen, 1860 m, 9. 5. 1978», *Zeltner 1142* (NEU).

Discussion

Grâce aux nombreuses données cytologiques, le profil des différents cytodèmes subordonnés au *Centaurium* subsect. *Parviflora* est bien défini. Pourtant, leur filiation n'est pas sans soulever de nombreuses questions.

La première concerne l'hétérogénéité cytologique de la population du Mt Hermon. A travers elle, c'est la valeur même du nombre de base $x=9$ qui est mise en cause. En effet, à l'origine du sympatrisme des cytodèmes à $n=9$ et $n=18$, trois phénomènes peuvent être invoqués:

– Les individus à $n=9$ pourraient résulter d'une polyhaploïdisation. Ils ne représenteraient pas un taxon ancestral; ils seraient au contraire récents, dérivés du cytodème à $n=18$. Cette hypothèse nous paraît cependant démentie par les faits. Dans toutes les populations à $2n=36$, considérées comme tétraploïdes, le caryotype n'apparaît jamais comme le résultat d'une simple autoploïdie puisqu'il n'offre jamais plus de deux longs chromosomes homologues et les caractères cytologiques des tétraploïdes du Mt Hermon ne font pas exception. La parthénogénèse générative d'un tel cytodème conduirait, selon toute probabilité, à des plantes plus ou moins stériles, isolées et fugaces. Or, nos témoins à $n=9$ montrent une fertilité normale, le pollen est régulier et les graines sont bien développées.

– La deuxième hypothèse supposerait une filiation inverse. Les individus à $n=18$ dériveraient par autopolyploïdie récente des plantes à $n=9$. Cette éventualité doit également être récusée en fonction des arguments déjà avancés, le caryotype de toutes les plantes à $2n=36$ n'offrant pas quatre mais seulement deux longs chromosomes homologues.

– Enfin, on peut imaginer plus simplement que les quatre principaux cytodèmes appartiennent à une même série euploïde, $n=9, 18, 27$ et 36 , issue d'un ou de plusieurs taxons primitifs à $n=9$. Les cytodèmes tétraploïde et hexaploïde seraient eux aussi relativement anciens au vu de leur large répartition. Le sympatrisme des diploïdes et des tétraploïdes au Mt Hermon serait alors secondaire.

Dans un travail précédent (Zeltner 1970), nous avons admis que le caryotype à $n=18$ dérivait par dysploïdie descendante du caryotype à $n=20$ du *C. tenuiflorum*. Aujourd'hui, cette hypothèse doit être quelque peu amendée. Le nombre de base $x=10$ (voire $x=5$ à l'origine), qui caractérise plus de 80% des espèces européennes ayant fait l'objet d'un contrôle cytologique, a sans doute tenu un rôle charnière dans la spéciation du genre *Centaurium* comme il l'a tenu chez d'autres Gentianaceae (Müller 1982 pour le *Gentiana* sect. *Cyclostigma*). Les nombres $x=11$ et $x=9$ en sont probablement dérivés. L'étroite parenté des *C. pulchellum* et *C. tenuiflorum* plaide en faveur d'une origine commune, sans doute à partir d'un taxon à $x=10$. Le caryotype à $x=9$ résulterait bien d'une dysploïdie descendante mais au niveau diploïde, concrétisé aujourd'hui encore par le *C. tenuiflorum* subsp. *acutiflorum*. Le mécanisme cytologique par lequel la dysploïdie peut intervenir a été bien décrit par Stebbins (1970 p. 18). Il induit non seulement une variation du nombre de base, mais accentue aussi l'asymétrie du caryotype. C'est précisément ce que l'on observe dans la section *Parviflora* où *C. tenuiflorum* offre un complément symétrique (Zeltner 1970) alors que dans le caryotype à $n=9$ du *C. pulchellum*, une paire de longs chromosomes contraste avec toutes les autres (fig. 1).

L'origine du cytodème tétraploïde prête encore à discussion. Ci-dessus, nous avons vu que l'unique paire de longs chromosomes exclut l'hypothèse d'une autotétraploïdie, tout au moins récente. Nous avons déjà souligné que la répartition très large et le caryotype très constant du taxon tétraploïde parlent en faveur de son ancienneté. Depuis sa formation, le caryotype autotétraploïde a peut-être été affecté de mutations structurales. Les homologies initiales des quatre génomes se sont peu à peu effacées. Le caryotype s'est trouvé «diploïdisé» comme tendrait à le prouver la régularité méiotique des tétraploïdes chez lesquels nous n'avons jamais décelé de multivalents.

Un mécanisme plus complexe pourrait aussi être à l'origine du tétraploïde, soit une allopolyploïdie entre le taxon à $n=9$ et celui à $n=10$. L'amphidiploïde intermédiaire à $n=19$ aurait alors été affecté de translocations du type de celles évoquées dans la dysploïdie descendante. Le grand chromosome aurait joué un rôle attractif d'où la formation d'un très grand chromosome et la perte d'une nouvelle paire de chromosomes réduits à la région centromérique, inerte, car hétérochromatique. $x=18$ apparaîtrait alors comme un nombre de base secondaire ne reflétant donc pas une valence tétraploïde.

La formation du taxon hexaploïde semble beaucoup plus facile à expliquer. Les caractères du caryotype, qui offre en mitose somatique quatre grands chromosomes à constriction médiane à submédiane, dont deux très grands, parlent en faveur d'une origine par allopolyploïdie à partir du taxon diploïde à $n=9$ et de celui à $n=18$. En effet, nous croyons pouvoir affirmer que l'image de ce caryotype correspond à la juxtaposition des deux caryotypes diploïde et tétraploïde. Du point de vue phytogéographique, l'hypothèse est plausible puisque les trois cytodèmes $2x, 4x$ et $6x$ se trouvent précisé-

ment très proches les uns des autres dans le nord-est de la Méditerranée (sud-est de la Turquie et Israël).

Conclusion

Le problème de la spéciation au sein du *C. subsect. Parviflora* devient plus compréhensible à la lumière de nos nouvelles observations. Plusieurs de nos hypothèses reposent sur une parenté étroite des *C. pulchellum* et *C. tenuiflorum*. Celle-ci n'est pas infirmée par l'existence de deux complexes polyploïdes construits sur des nombres de base différents: *C. tenuiflorum s.l.* à $x=10$ et *C. pulchellum s.l.* à $x=9$. En effet, il est probable que l'ancêtre même du *C. tenuiflorum* à $n=10$ ait servi de matrice à la spéciation du *C. pulchellum* à $n=9$.

La large répartition du *C. pulchellum* tétraploïde, à travers tout le bassin méditerranéen, l'Europe centrale et même en Asie jusque dans l'Himalaya, ainsi que son caryotype constant, partout où il a été étudié, confirment l'ancienneté de ce cytodème. Son origine monotopique est beaucoup plus vraisemblable que l'hypothèse inverse qui supposerait que la même séquence de mutations structurales se répète indépendamment en plusieurs lieux et engendre le même caryotype asymétrique.

Le cytodème hexaploïde, *C. mairei*, fournit un nouvel exemple de sympatrisme secondaire, phénomène déjà mis en évidence chez divers autres complexes polyploïdes des genres *Blackstonia* et *Centaurium* (Zeltner 1970). Selon toute vraisemblance, il s'est formé par allopolyploïdie sur la marge méridionale (allopatrisme) de l'aire du *C. pulchellum* dans les zones de contact entre diploïdes et tétraploïdes. De là, il se serait étendu dans la région de contact entre les flores méditerranéenne et saharo-sindienne avec des infiltrations dans le domaine méditerranéen où il entre en compétition avec les deux autres cytodèmes (sympatrisme secondaire). L'influence humaine est certes non négligeable dans l'extension de ce taxon hexaploïde à travers les oasis sahariennes jusqu'au Sénégal, en particulier le long des voies caravanières.

Résumé

L'auteur présente un résumé des recherches cytotoxonomiques effectuées ces vingt dernières années sur *Centaurium pulchellum* sensu lato. 206 populations ont été étudiées du point de vue cytologique. Le nombre $n=9$ est rapporté ici pour la première fois et est considéré comme un nouveau nombre de base pour le genre. Ce nombre diploïde n'a pu être mis en évidence que chez une seule population provenant d'Israël dans la région située au pied du Mt Hermon. Le nombre $n=18$ est confirmé chez *C. pulchellum* (Sw.) Druce (sensu stricto). Le nombre $n=27$ est confirmé chez 45 populations qui poussent du Sénégal à l'Iran à travers le Sahara, Chypre, la Turquie et Israël. Ce taxon hexaploïde se rapporte à la variété *lauriolii* de Maire du *C. pulchellum* (Swartz) Hayek ssp. *laxiflorum* (H. Lindb.) Jahandiez et Maire. La morphologie, le nombre chromosomique, la distribution géographique de ce taxon hexaploïde a permis à l'auteur de l'élever au rang d'espèce sous le nom de *C. mairei*. L'auteur discute différentes hypothèses pour expliquer l'origine et l'évolution (par polyploïdie ou dysploïdie) du caryotype de ces trois taxons. Cinq cartes montrent la distribution géographique de ces races chromosomiques à travers un territoire comprenant: la région méditerranéo-atlantique, l'Europe centrale, l'Afrique du Nord jusqu'au Sénégal, le Sahara et l'Iran.

Bibliographie

- Hrishi N. J. et Müntzing A. 1960. Structural heterozygosity in *Secale kupriganovii*. *Hereditas* 46: 745–752.
- Jahandiez E. et Maire R. 1934. Catalogue des plantes du Maroc (spermatophytes et ptéridophytes). Alger, pp. 576–578.
- Khoshoo T. N., Khushu C. L. et Singh R. 1961. Intraspecific polyploidy within some North-West Indian Angiosperms. *Science and Cult* 27: 83–84.
- Khoshoo T. N. et Khushu C. L. 1966. Biosystematics of Indian plants. II. The problem of *Centaureum pulchellum* complex. *Proc. Ind. Acad. Sci B.* 63: 152–160.
- Lindberg H. 1932. Gentianaceae. *Itinera mediterranea*. *Acta Soc. Sci. Fenn* 1: 118–120.
- Maire R. 1933. Etude sur la flore et la végétation du Sahara central. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 3: 168–169.
- Maire R. 1934. Contributions à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 25, fasc. 22: 309.
- Melderis A. 1931. Genetical and taxonomical studies in the genus *Erythraea* Rich. *Acta Horti Bot. Univ. Latv.* 6: 123–156.
- Müller G. 1982. Contribution à la cytotaxonomie de la section *Cyclostigma* Griseb. du genre *Gentiana* L. *Feddes Repert.* 93: 625–722.
- Rose Broome C. 1976. The Central American species of *Centaureum* (Gentianaceae). *Brittonia* 28: 413–426.
- Stebbins G. L. 1950. Variation and evolution in plants. New York and London, 643 pp.
- Stebbins G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London, 216 pp.
- Vasudevan K. N. 1975. Contribution to the cytotaxonomy and cytogeography of the flora of the Western Himalayas (with an attempt to compare it with the flora of the Alps). Part I. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 57–84.
- Zeltner L. 1961. Contribution à l'étude cytologique des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaureum* Hill (Gentianacées). *Bull. Soc. Bot. Suisse* 71: 17–24.
- Zeltner L. 1962. Deuxième contribution à l'étude cytologique des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaureum* Hill (Gentianacées). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 85: 83–95.
- Zeltner L. 1963. Recherches sur quelques taxa méditerranéens du genre *Centaureum* Hill (Gentianacées). *Ibid.* 86: 93–100.
- Zeltner L. 1966. Sur quelques taxa nouveaux ou méconnus des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaureum* Hill. *Ibid.* 89: 61–73.
- Zeltner L. 1967. Etude cytologique de deux espèces relativement rares du genre *Centaureum* Hill (Gentianacées). *Ibid.* 90: 241–246.
- Zeltner L. 1970. Recherches de biosystématique sur les genres *Blackstonia* Huds. et *Centaureum* Hill (Gentianacées). *Ibid.* 93: 1–164.
- Zeltner L. 1978. Notes de cytotaxonomie sur les genres *Blackstonia* Huds. et *Centaureum* Hill en Crète. *Ibid.* 101: 107–117.
- Zeltner L. 1978. Recherches sur le *Centaureum bianoris* (Sennen) Sennen. *Biol. et Ecol. Méditerran.* 5: 51–57.
- Zeltner L. 1980. Contribution à la cytotaxonomie en Iran de trois espèces du genre *Centaureum* Hill. *Biol. et Ecol. Méditerran.* 7: 57–62.