

**Zeitschrift:** Botanica Helvetica  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 100 (1990)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse.  
IV, Distribution des cytodèmes du Ranunculus auricomus L. s. l.  
**Autor:** Vuillemin, Françoise  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-69720>

### **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:** 24.01.2026

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

## Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse: IV. Distribution des cytodèmes du *Ranunculus auricomus* L. s. l.

Françoise Vuillemin

Laboratoire de Phanérogamie de l'Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Chantemerle 22, CH-2007 Neuchâtel, Suisse

Manuscrit accepté le 25 juin 1990

### Abstract

Vuillemin F. 1990. Index of chromosome numbers of Spermatophyta of Switzerland: IV. Distribution of the cytodems of *Ranunculus auricomus* L. s. l. Bot. Helv. 100: 207–223.

The cytological, palynological and morphological aspects of several Swiss populations of *Ranunculus auricomus* L. s. l. were studied. The majority of the populations were euploid and karyologically homogeneous (tetraploid principally, diploid and hexaploid). Only 5 heterogeneous populations were observed: diploid and tetraploid; triploid and tetraploid; diploid, triploid and tetraploid; tetraploid and hexaploid; hexaploid and octoploid. Only one aneuploid population ( $2n=47$ ) was found in the Grisons (Sertigtal). The origin of the different cytodems is discussed. Three principal species are recognized in Switzerland: two correspond to collective species (*R. auricomus* L. s. str., *R. allemannii* Br. Bl.), while the third appears very homogeneous (*R. cassubicifolius* W. Koch).

**Key words:** *Ranunculus auricomus* L. s. l., *R. cassubicifolius* W. Koch, *R. allemannii* Br. Bl., karyosystematic, phytogeography.

### Introduction

Comme tous les complexes apomictiques et polyploïdes, le groupe d'espèces gravitant autour du *Ranunculus auricomus* L. s. l. a suscité un très grand nombre d'études en raison de son large polymorphisme. Inévitablement, les traitements taxonomiques diffèrent notablement suivant que les auteurs adoptent une position très synthétique ou au contraire pulvérisatrice. Très peu de travaux offrent un caractère phytogéographique.

Marklund (1961) et Marklund & Rousi (1961) reconnaissent en Finlande de nombreux taxons qu'ils subordonnent à quatre espèces: *R. auricomus* L. s. l., *R. cassubicus* L. s. l., *R. fallax* (Wimmer et Grab.) Kerner et *R. monophyllus* Ovcz. Ce point de vue est largement repris par Julin (1963, 1964) pour la Suède, de même que par Tutin (1964) dans Flora Europaea qui retient en outre trois autres espèces qui ne touchent pas la Suisse: *R. affinis* R. Br., confiné aux régions arctiques, *R. degenii* Kümmele & Jav., endémique du nord de l'Albanie et *R. flabelliformis* Heuffel ex Reichenb., cité de Hongrie et de Roumanie.

En Suisse, l'initiateur des recherches sur le complexe fut Braun-Blanquet (1927) qui a décrit le *R. allemannii* des Grisons et des vallées adjacentes d'Italie et d'Autriche. Koch (1933, 1939) a pour sa part reconnu une douzaine d'espèces nouvelles. Ses travaux ont été repris récemment par Brodtbeck (1988) sur la base d'un matériel beaucoup plus large. Tout porte à croire que dans quelques années la distribution des différents topodèmes du *R. auricomus* s. l. sera mieux comprise.

Faute d'une expérience suffisante des microspecies, le matériel étudié ici a été groupé sous trois espèces dont les deux dernières seront considérées comme collectives par les taxonomistes attentifs; il s'agit des *R. cassubicifolius* W. Koch, *R. allemannii* Br. Bl. et *R. auricomus* L. s. str.

Les nombreux auteurs (Rozanova 1932, Koch 1933 et 1939, Häfliger 1943, Rutishauser 1954a, b et 1965, Nogler 1971 à 1986, entre autres) qui ont étudié les processus reproductifs dans le complexe ont démontré que tous les polyploïdes analysés offraient un développement du sac embryonnaire par aposporie somatique et étaient pseudogames facultatifs. Contrairement aux taxons polyploïdes, le taxon diploïde, *R. cassubicifolius*, est totalement sexué (Rutishauser 1954a et 1960, Nogler 1971). Enfin, Nogler (1971 à 1986) a élucidé l'hérédité de l'aposporie.

## Matériel et méthodes

Les populations ont fait l'objet d'un échantillonnage d'autant plus large que les individus étaient plus nombreux ou paraissaient plus hétérogènes. Chaque prélèvement consistait en témoins, conservés dans les collections de l'Institut de Botanique (NEU), et en plantes vivantes mises en culture en vue d'études caryologiques.

Les méthodes caryologiques correspondent à celles utilisées couramment dans notre laboratoire (écrasement après coloration au carmin acétique). Dans chaque station, plusieurs individus ont fait l'objet d'un contrôle cytologique précis (nombre chromosomique). Une dizaine de métaphases, appartenant à trois racines au moins, ont été examinées par individu. Quelle que soit les précautions prises, les constriction secondaires ne sont pas toujours visibles sur toutes les métaphases. Pour chaque individu nous en avons retenu le nombre maximum. Lorsque les images le permettaient (bras disposés dans des plans tous perpendiculaires à l'axe d'observation), nous avons établi la formule chromosomique en adoptant la terminologie introduite par Levan & al. (1964). Chaque fois que, pour une paire donnée de chromosomes, la variabilité de l'indice du rapport des bras (bras long/bras court) se superposait à une limite de classe, nous avons introduit, comme Küpfer (1974), des classes intermédiaires. Dans les formules chromosomiques, les chromosomes ont été classés en fonction de leur indice de bras (indice décroissant) et en fonction de leur longueur relative au sein d'une même classe.

## Cytogéographie

Les données caryologiques recensées dans la bibliographie (Böcher 1938, Häfliger 1943, Rutishauser 1954a et b, Marklund & Rousi 1961, Jankun & Izmailow 1964) démontrent que le polymorphisme cytologique ne le cède en rien à la variabilité morphologique. Il paraît aujourd'hui prématuré de tenter une synthèse des données. Les modèles de distribution des différents cytotypes paraissent encore trop flous pour permettre une interprétation de la mise en place et du profil des différents taxons. Relevons cependant que les diploïdes paraissent épars et relativement localisés des Pyrénées (Landolt 1984) à l'Europe centrale (Májovsky & al. 1987, Soó 1963). Ils correspondent à plusieurs taxons, dont le plus remarquable est sans conteste le *R. cassubicifolius* (Fig. 2A) reconnu

Tab. 1. *Ranunculus cassubicifolius* W. Koch ( $2n=16$ ), liste du matériel étudié en Suisse (cantons: BE = Berne, JU = Jura, LU = Lucerne, SO = Soleure) (\* leg. O. Duckert).

Canton	Localité	Altitude (m)	Individus étudiés	2n
BE	Willadingen	460	17	16
JU	Courchapoix	540	3	16
JU	Develier *	530	1	—
JU	Monsevelier	800	20	16
JU	Tourbière des Embreux	1000	1	16
LU	Aesch	500	12	16
LU	Mauensee	504	6	16
SO	Binzberg	1000	15	16

en Suisse et en Bavière (Borchers-Kolb 1983 et 1985). La sippe pyrénéenne rapportée par Landolt (1984) au *R. envalirensis* Grau est également signalée par le même auteur dans le Cantal. Quand à Májovsky & al. (1987), ils reconnaissent dans le taxon slovène diploïde une nouvelle espèce *R. revucensis* Májovsky. Soó (1963, 1965), quant à lui, a nommé *R. carpaticola* le taxon diploïde découvert dans les Carpathes. Si le *R. affinis* R. Br. se révélait homogène du point de vue caryologique dans toute son aire, il représenterait assurément le taxon diploïde le plus largement répandu.

De toutes les valeurs euploïdes 24, 40, 48, 64, la valence tétraploïde est de loin la plus fréquente dans tous les domaines de l'aire. Notre pays ne fait pas exception à cet égard.

L'ensemble de nos résultats est regroupé dans les tableaux 1, 2, 3 et figuré sur les cartes 1 et 2. Les données caryologiques sont complétées avec les données bibliographiques et par le profil de la distribution générale du complexe esquissé grâce aux données de Welten & Sutter (1982).

### Les individus diploïdes: *R. cassubicifolius*

Tous les diploïdes suisses observés jusqu'ici (Häfliger 1943, Rutishauser 1954 a, b et observations personnelles) correspondent incontestablement au *R. cassubicifolius*, remarquable par les limbes très larges ( $\rightarrow 10$  cm) de ses feuilles radicales, indivises, et par ses grandes fleurs régulières.

La valence chromosomiques et l'idiogramme (fig. 1) ont été déterminés sans difficulté vu le faible nombre de chromosomes. Les constriction secondaires ne sont malheureusement pas toujours visibles après coloration au carmin acétique.

La formule chromosomique selon Levan & al. (1964) est la suivante:  $2 M-m + 6 m + 4 sm + 2 sm-st + 2 sm-st^{(sat)}$ . Comme les travaux antérieurs sur *R. casubicifolius* ou sur d'autres taxons diploïdes du complexe ne donnent ni illustration ni formule chromosomique, aucune comparaison n'est possible. En revanche, la formule chromosomiques des renoncules à tête d'or diffère notablement de celle données par Küpfer (1974) pour les renoncules diploïdes de la section *Ranuncella* et de celles déterminées par Baltisberger (1980) et Baltisberger & Müller (1981) pour les groupes *Polyanthemos* L. et *Alpestris* L.

### Les individus tétraploïdes rapportés au *R. auricomus* s. str.

Ils représentent la majorité des renoncules à tête d'or étudiées en Suisse, rappelant en cela les résultats publiés pour la Pologne, la Finlande et le Danemark. En Italie, en



Tab. 2. *Ranunculus auricomus* L. s. l. (2n = 24 et 32), liste du matériel étudié en Suisse et en France voisine (cantons: BL = Bâle-campagne, BE = Berne, GE = Genève, JU = Jura, LU = Lucerne, NE = Neuchâtel, SO = Soleure, VD = Vaud).

Canton	Lieu de recolte	Altitude (m)	Individus étudiés	2n
BE	Diesse	820	5	32
BE	Erlach	440	5	32
BE	Frinvillier	530	3	32
BE	Gals-St. Jean	435	10	32
BE	Lamboing	580–890	3	32
BE	La Neuveville	530–710	19	32
BE	Péry	600	13	32
BE	Willadingen	460	4	32
BL	Birsfelden	274	6	32
BL	Ettingen	440	2	32
BL	Pfeffingen	315	2	32
GE	Chancy	440	1	32
GE	St. Julien	600	2	32
JU	Chevenez	480	2	32
JU	Chourchapoix	540	2	32
JU	Glovelier	650	1	32
JU	Grandval	600	6	32
JU	Lucelle	600	3	32
LU	Mauensee	504	3	24
			12	32
NE	Boudevilliers	750	6	32
NE	Creux au Loup	800	3	24
			18	32
NE	Fenin	600	2	32
NE	Landeyeux	600	1	32
NE	Les Brenêts	750	18	24
			4	32
NE	Lignièrès	750	7	32
NE	Tourbière du Cachot	1100	11	32
SO	Burg	480	2	32
SO	Dornach	375–583	6	32
SO	Mariastein	480	2	32
SO	Soleure	460	1	32
VD	Fey	600	6	32
VD	Ogens	624	2	32
VD	Possens	620	4	32
France	Kiffis	500	7	32
France	Villers	750	16	24
			4	32
France	Wolschwiller	550	3	32

revanche, les tétraploïdes semblent moins nombreux: ils représentent à peine le tiers de toutes les renoncules à tête d'or étudiées par Masci (1988) (carte 1).

Nous avons établi la formule chromosomique de plusieurs populations. Elle varie d'une population à l'autre, alors qu'elle paraît stable dans une même population. Déterminer le nombre exact de satellites par individu et par population nous a créé des

Tab. 3. *Ranunculus allemannii* Br. Bl. ( $2n=32, 47, 48$  et  $64$ ), liste du matériel étudié en Suisse (canton: GR = Grisons) (\* Häfliger 1943).

Canton	Lieu de recolte	Altitude (m)	Individus étudiés	$2n$
GR	Bernina	2100	1	47
			7	48
GR	Berninahäuser	2000	4	48
GR	Champfersee	1790	2	48
GR	Isola *	1810	1	48
GR	Sertigtal	1800	10	47
GR	Sils-Maria	1800	1	32
			3	48
GR	St. Moritz	1790	5	48
GR	Val Bever	1780	10	48
			1	64

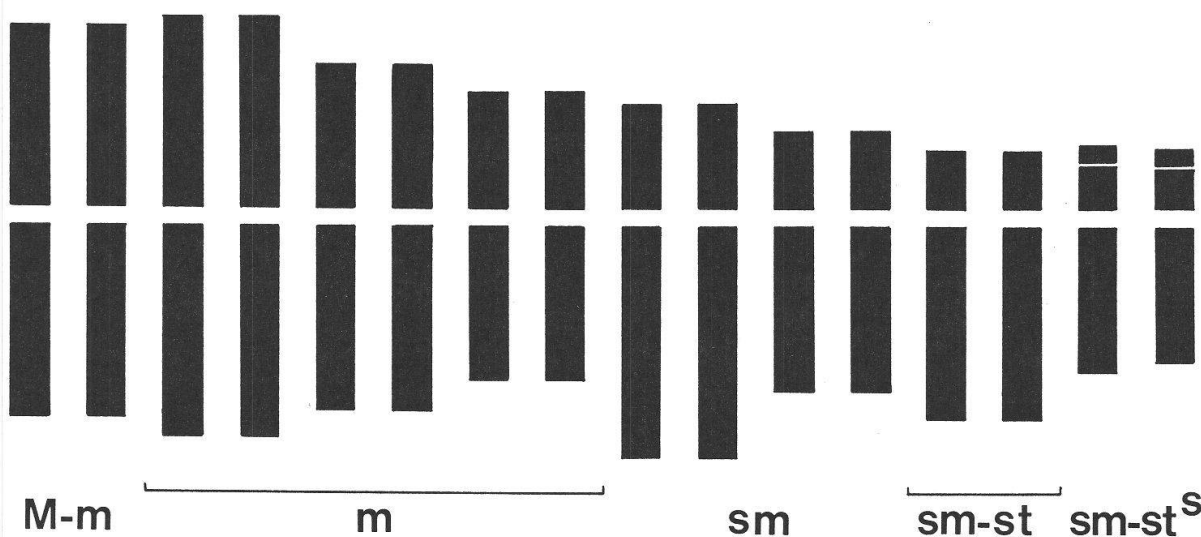


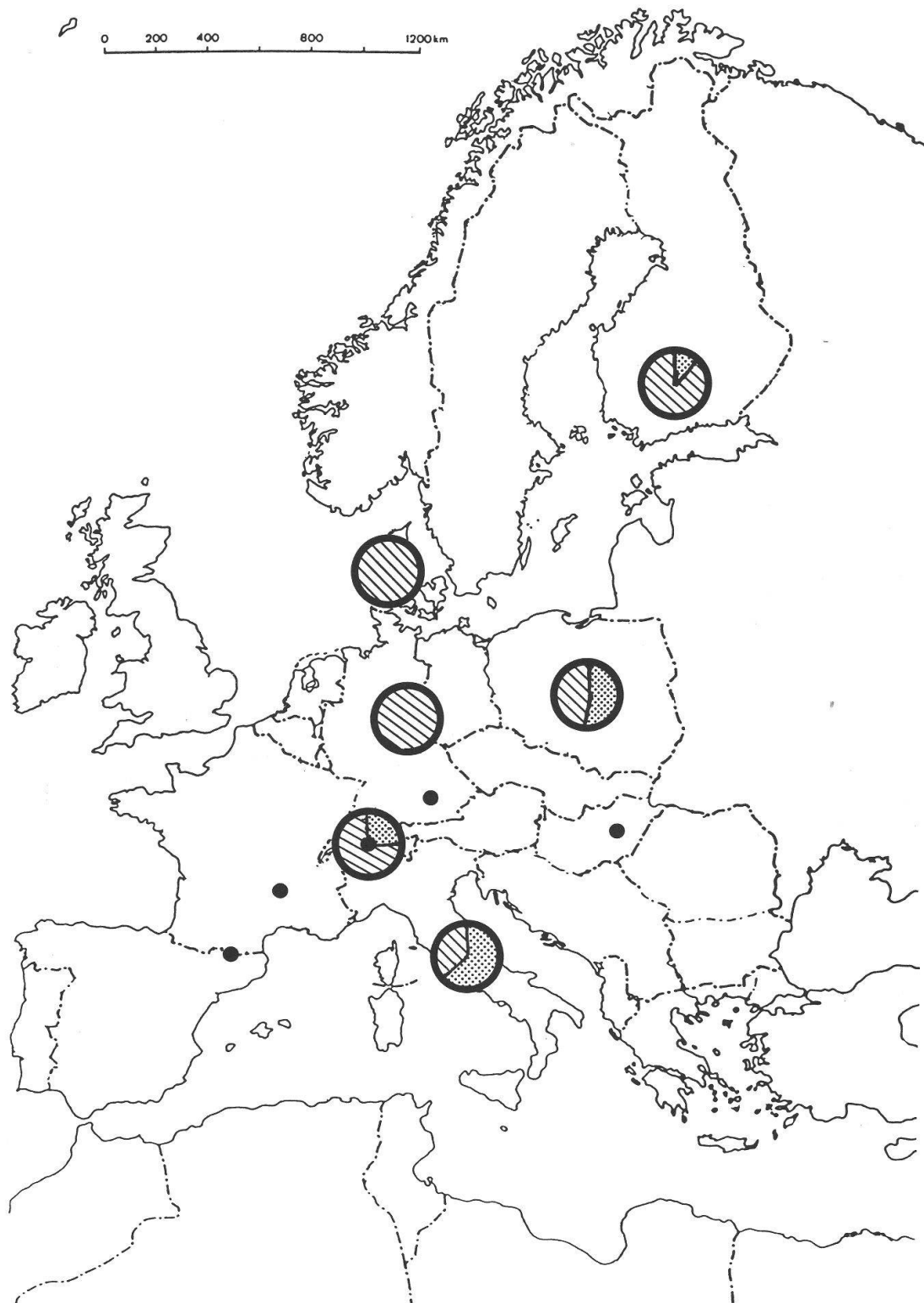
Fig. 1. Idiogramme du *Ranunculus cassubicifolius* W. Koch.

difficultés. Nous n'avons jamais observé 4 chromosomes satellitifères. Seules 6 métaphases sur 227 images examinées offraient 3 chromosomes à satellites. Nous nous croyons autorisée à conclure que la majorité des individus tétraploïdes ne possèdent qu'une seule paire de chromosomes à constriction secondaire. Remarquons cependant que les satellites très courts échappent souvent à l'observation.

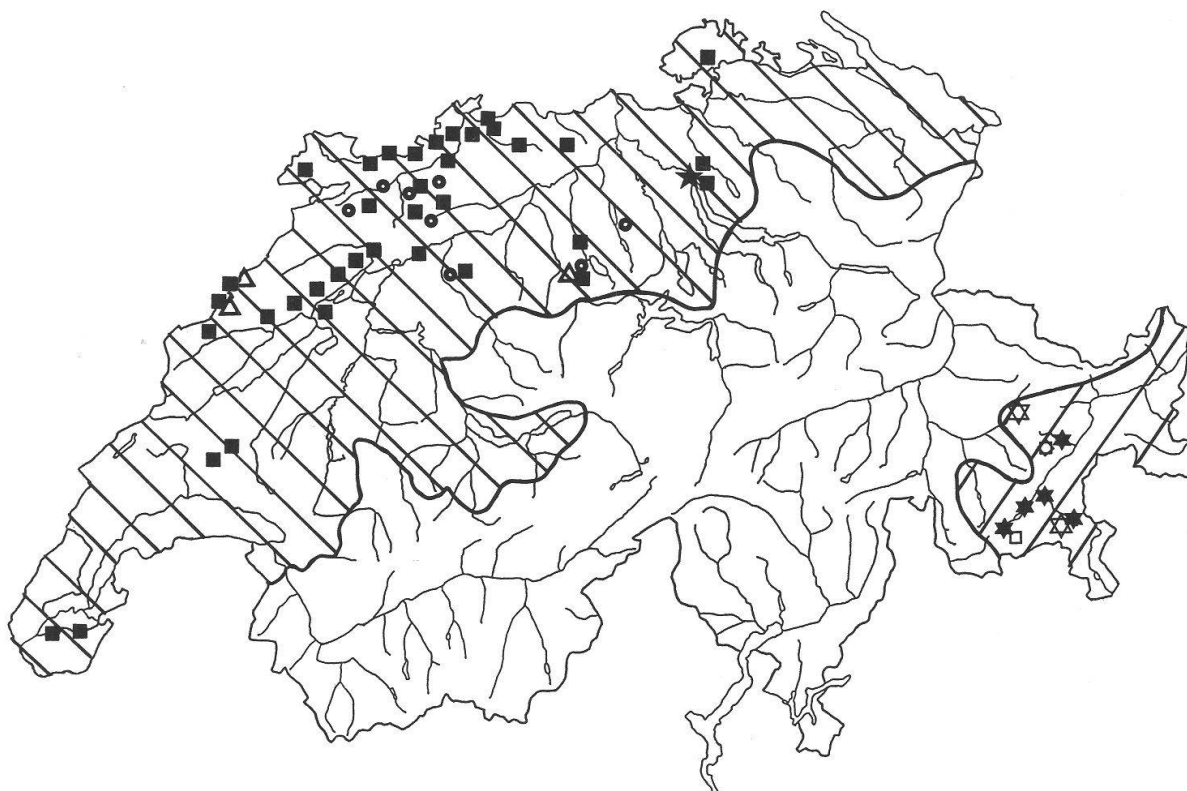
### Les individus triploïdes

Les triploïdes naturels semblent rares. Seuls Skalińska & al. (1961) cité par Jankun & Ismailow (1964) en signalent un en Pologne. En revanche, plusieurs triploïdes ont été obtenus expérimentalement (Rutishauser 1965).

En Suisse, deux régions distantes d'une centaine de kilomètres offrent des individus triploïdes: forêt riveraine du lac de Mauensee (3 individus) et vallée du Doubs dans le



Carte 1. Distribution des taxons diploïdes ● et fréquence relative des individus tétraploïdes (secteur hachuré) par rapport à l'ensemble des autres polyplloïdes. Seules les régions les quelles les nombreux résultats ont une valeur statistique sont figurés (cf. texte pour la bibliographie).



Carte 2. Distribution du complexe *Ranunculus auricomus* Spach en Suisse: résultats d'après les données de Häflinger (1943) et travaux personnels. L'aire générale d'après Welten & Sutter (1982) est superposée à la distribution.

*Ranunculus cassubicifolius* W. Koch: ●  $2n=16$ .

*Ranunculus auricomus* L. s. l. (\\\\\\ complexe polyploïde regroupant un essaim de morphotopodèmes, cf. Brodtbeck 1988): △  $2n=24$ , ■  $2n=32$ , ★  $2n=40$ .

*Ranunculus allemani* Br. Bl. (//// complexe polyploïde à morphologie relativement stable): □  $2n=32$ , ☆  $2n=47$ , ★  $2n=48$ , ☆  $2n=64$ .

Jura neuchâtelois (37 individus, Vuillemin 1989). Dans les deux cas, les triploïdes appartiennent à des populations hétérogènes, la première comprenant un mélange de trois valences chromosomiques différentes ( $2n=16$ , 24 et 32) alors que la deuxième n'en compte que deux ( $2n=24$  et 32).

L'origine des individus triploïdes du bord du Doubs a été discutée ailleurs (Vuillemin 1989). Celle des individus triploïdes du Mauensee est sans doute plus facile à comprendre. En effet, ils ont été découverts dans une population associant les *R. cassubicifolius* diploïde et *R. auricomus* tétraploïde, bien reconnaissable morphologiquement. La proximité de plantes diploïdes et tétraploïdes laisse penser que les triploïdes résultent d'une hybridation. L'aposporie des individus tétraploïdes n'étant pas totale (Rutishauser 1965, Ismailow 1970), ils ont pu fournir des ovules réduits (diploïdes) qui, associés aux gamètes haploïdes du *R. cassubicifolius*, ont produit des akènes triploïdes.

Une difficulté subsiste dans l'interprétation ci-dessus. Les individus ne paraissent pas intermédiaires du point de vue morphologique aux deux parents présumés. Il ne faut cependant pas perdre de vue que le poids des deux parents est inégal. L'expression cumulée des deux génomes du *R. auricomus* masque selon toute vraisemblance les carac-

tères portés par l'unique génome du *R. cassubicifolius*. Des observations semblables ont été réalisées en particulier par Huber (1988) chez les renoncules du groupe *Ranuncella*.

Compte tenu des résultats obtenus chez les *Ranunculus* section *Ranuncella* (Küpfer 1974, Huber 1988, Vuille 1987), on aurait pu s'attendre à trouver des individus pentaploïdes, ce qui n'a pas été le cas.

Notons que dans une autre population associant *R. cassubicifolius* (diploïde) et *R. auricomus* (tétraploïde) dans le Jura (Courchapoix), nous n'avons pas découvert d'individus triploïdes. L'origine hybridogène récente des triploïdes ne peut d'ailleurs pas être généralisée puisqu'au bord du Doubs les triploïdes, nombreux, ne coexistent pas avec des diploïdes mais seulement avec des tétraploïdes.

Pour vérifier le caractère hybride des triploïdes, nous avons réalisé des croisements expérimentaux réciproques entre diploïdes et tétraploïdes du Mauensee. Des akènes ont été obtenus quel que soit le parent femelle. Les résultats seront discutés ultérieurement. Des hybrides triploïdes avaient déjà été obtenus expérimentalement par Rutishauser (1960) mais les individus parentaux ne provenaient pas forcément d'une même population.

### ***R. allemannii* Br. Bl.**

Tous les individus des Grisons que nous avons eus entre les mains appartiennent au *R. allemannii*. Ils sont caractérisés par un développement tardif en culture comparée (Koch 1933 et observations personnelles), par un habitus grêle, par des feuilles petites à sinus très ouvert et par des fleurs à pétales avortés (fig. 2C).

L'homogénéité morphologique du *R. allemannii* contraste avec sa variabilité caryologique. Les nombres chromosomiques suivants ont été observés: 32, 47, 48 et 64. La valence la plus fréquente (72% des individus étudiés) est ici hexaploïde ( $2n = 48$ ). Elle était la seule citée par Häfliger (1943).

L'étude cytologique du *R. allemannii* a été rendue plus difficile par la mauvaise reprise des échantillons, mis en culture à un état phénologique peu favorable. Peu de racines ont pu être fixées et la fréquence des mitoses était basse. Les formules chromosomiques et le nombre de satellites n'ont donc pas pu être déterminés avec exactitude. Cependant la majorité des chromosomes sont métacentriques (M-m et m) et très peu subtelocentriques (st).

Trois populations se sont révélées hétérogènes du point de vue caryologique.

### *Population de Sils-Maria*

Sur les quatre individus étudiés en 1986, trois étaient hexaploïdes et le dernier tétraploïde. Leurs phénotypes étaient en revanche tous identiques. La valence tétraploïde très inattendue a été vérifiée l'année suivante sur le même individu.

La présence d'un individu tétraploïde isolé au sein d'une population hexaploïde est difficile à interpréter. En effet, si la production d'un hexaploïde à partir du tétraploïde est possible par addition d'un gamète non réduit (tétraploïde) et d'un gamète réduit (diploïde), la filiation inverse, à savoir hexaploïde  $\rightarrow$  tétraploïde, n'est pas possible sans le concours d'un autre cytodème. Or, comme la valence hexaploïde dans les populations grisonnes est partout la plus répandue, c'est bien cette dernière hypothèse que nous privilégions.

Le tétraploïde n'a pu naître ni par parthénogenèse générative ni par amphimixie impliquant des gamètes réduits ou non réduits du même parent hexaploïde. En cas de participation de l'hexaploïde dans la genèse du tétraploïde, nous ne voyons pas d'autres solutions que l'union d'un gamète femelle réduit triploïde avec une microspore haploïde. L'identité du parent diploïde resterait à établir. Il aurait pu exister au sud des Alpes et franchir le col de la Maloya à une époque où le climat lui était plus favorable. Pignatti (1976) mentionne plusieurs renoncules à tête d'or dans le nord de l'Italie mais leur étude caryologique reste à faire. Masci (1988) n'a observé aucun diploïde en Italie.

#### *Population du Val Bever*

Au sein de la population euploïde à  $2n=48$  chromosomes du Val Bever, un individu offrait  $2n=64$  chromosomes (octoploïde). Le sens de la filiation hexaploïde  $\rightarrow$  octoploïde paraît ici plus obscure encore, mais la participation d'un individu tétraploïde aujourd'hui disparu à Val Bever, mais encore présent à Sils-Maria, représente de toute manière un postulat indispensable.

#### *Population du Col de la Bernina et de Sertigtal*

L'unique individu hypohexaploïde à  $2n=47$  observé dans la population euploïde à  $2n=48$  résulte sans doute d'une aneuploïdie accidentelle. Cette observation serait restée sans intérêt sans la mise en évidence dans le Sertigtal d'une population où les 10 individus offraient la même valence aneuploïde ( $2n=47$ ). Comme le taux d'aposporie semble élevé, la population est probablement née d'un unique individu fondateur et représente alors un clone. Nous envisageons une étude électrophorétique des isozymes pour vérifier cette hypothèse.

Le *R. allemannii* se distingue non seulement par sa valence chromosomique élevée mais aussi par des chromosomes relativement courts. A défaut de chromosomes marqueurs sûrs nous n'avons pas pu procéder comme le préconise Baltisberger (1980). Pour

Tab. 4. Longueur totale du caryotype des différentes races chromosomiques du *Ranunculus auricomus* s. l.

2n	Station	Nombre de métaphases mesurées	Longueur d'un caryotype				Longueur d'un génome ( $\mu\text{m}$ )
			moyenne ( $\mu\text{m}$ )	min ( $\mu\text{m}$ )	max ( $\mu\text{m}$ )	écart-type	
16		12	81,27	73,4	91,1	5,7	40,6
24	Doubs	6	123,17	109,3	136,5	8,6	41
24	Mauensee	4	127,7	116	138,7	8,3	42,5
32	Mauensee	3	139	130	145	6,4	34,8
32	Doubs	5	155,6	127,1	181,3	17,4	38,9
32	Boudevilliers	2	152	151,5	152,4	0,4	38
32	Cachot	2	163,7	155	172,4	8,7	40,9
32	Sils-Maria	2	127	127	127,3	0,15	31,7
47	Sertigtal	2	161,6	158,9	164,3	2,7	27,5
48	Bernina	2	183,7	175,3	192,2	8,3	30,6
64	Val Bever	1	300,1				37,5



la mesure de la longueur d'un génome, nous avons donc considéré toutes les métaphases bien étalées et dont les chromosomes se trouvaient tous dans des plans perpendiculaires à l'axe d'observation. Il ressort du tableau 4 que les génomes (chaque lot de 8 chromosomes) des populations des Grisons sont en moyenne plus courts de 25% que les génomes des *R. auricomus* s. str. et *R. cassubicifolius* observés dans les mêmes conditions.

Pour confirmer cette observation, nous avons tenté de croiser les *R. cassubicifolius* et *R. allemannii*. Les chromosomes des deux espèces se seraient trouvés côte à côte dans la même cellule, d'où une comparaison réalisée dans les meilleures conditions. Une telle démonstration a été réalisée par Gervais (1973) sur des hybrides expérimentaux chez les avoines vivaces et par Urbanska-Worytkiewicz (1977) chez des hybrides naturels et artificiels de *Cardamine*. Les croisements expérimentaux [*R. cassubicifolius* ♀ × *R. allemannii* ♂ (2n=48), *R. cassubicifolius* ♀ × *R. allemannii* ♂ (2n=32), *R. allemannii* ♀ (2n=48) × *R. cassubicifolius* ♂] n'ont produit que des akènes mal développés, qui n'ont pas germé. Si ces expériences ne permettent pas de vérifier les longueurs relatives des différents génomes, elles indiquent cependant que le *R. allemannii* est sans doute plus isolé génétiquement du *R. cassubicifolius* que le *R. auricomus* s. str.

### Palynologie

La variabilité intraspécifique de la morphologie pollinique est nécessairement faible, les grains bien conformés sont régulièrement sphériques et tricolpés. Seule la fertilité et la taille varient d'un cytotype à l'autre et souvent même d'un individu à l'autre au sein d'un même cytodème.

Trois types de pollen peuvent être distingués après coloration selon Hrishii & Müntzing (1960):

- des grains ronds à cytoplasme chromophile et homogène, régulièrement tricolpés et considérés comme fertiles. Cependant, la fertilité n'a pas été vérifiée par le contrôle du pouvoir germinatif,
- des grains apparemment vides à contenu très hétérogène, à apertures peu ou pas marquées,
- des grains nains, hyalins à diamètre atteignant environ le  $\frac{1}{5}$  du diamètre normal (= Zwergpollen; Böcher 1938 et Häfliger 1943 avaient également observé ce type de pollen).

Les 2 derniers types de pollen sont considérés comme stériles. Les mesures du diamètre pollinique ont été effectuées exclusivement sur les grains du premier type.

### Fertilité pollinique

La fertilité pollinique a été vérifiée sur des exsiccata récoltés in situ pour les taxons appartenant aux *R. cassubicifolius* et *R. auricomus*. Pour *R. allemannii*, le contrôle a été effectué sur les cultures expérimentales. Les résultats sont figurés sur le tableau 5. Comme l'avaient déjà observé Häfliger (1943) et Rutishauser (1954a), la fertilité du *R. cassubicifolius* dépasse 80%. Un seul individu (86-472-1, Willadingen) fait exception, avec une fertilité de 24,4%.

Ce résultat inattendu méritait une confirmation qui a été apportée le printemps suivant. Le taux était à peine supérieur, soit 35%. La forte stérilité (65%) dépend donc bien d'un facteur interne, génétique et non pas externe, fortuit. Elle reste encore inexpliquée et une corrélation avec le taux de stérilité carpellaire et la stratégie reproductive (sexuée ou apomictique) reste à établir.

Tab. 5. Fertilité du pollen des différentes races chromosomiques du *Ranunculus auricomus s. l.*

2n	Individus observés	Fertilité du pollen en %			
		min.	max.	moyenne	écart-type
16	74	24,4	94,6	85,19	10,01
24	37	22,1	64,5	34,77	12,12
32	184	15	74,1	53,11	13,81
48	28	31,6	65,9	48,25	9,76

Pour le *R. allemannii* (toute valence chromosomique confondue), la fertilité moyenne (48,25%) est nettement inférieure à celle (72%) obtenue par Häfliger (1943) pour un individu d'Isola (Grisons). D'une manière générale, les données relatives à la fertilité des cytotypes hexaploïdes dans le complexe *R. auricomus s. l.* sont contradictoires, ce qui témoigne sans doute de leur origine polyphylétique et de leur diversité. Jankun (1965) a observé une méiose très régulière et une fertilité élevée en Pologne, alors que Rousi (1956b) consigne une fertilité très faible également pour un cytodème hexaploïde de Finlande.

En raison même de la valence impaire des triploïdes, une faible fertilité était attendue, ce que nos observations ont confirmé: Doubs 34,7% (Vuillemin 1989) et Mauensee 34,5%.

Chez les tétraploïdes du *R. auricomus s. str.*, Häfliger (1943) a montré que la méiose, très irrégulière, conduit à la formation de polyades. Il indique une fertilité variant de 26 à 84% suivant les individus. Nos résultats sont comparables quoique un peu plus faible: 15 à 74%, avec une moyenne de 53,1%.

#### *Dimension des microspores*

Le diamètre des grains de pollen fertiles a été mesuré pour tenter de reconnaître la valence chromosomique sans vérification cytologique. Häfliger (1943) avait déjà effectué

Tab. 6. Diamètres moyens des grains de pollen des taxons du *Ranunculus auricomus s. l.*

Localité	2n	Grains mesurés	Moyenne (unité)	Écart-type	Moyenne (µm)
Willadingen	16	400	6,88	0,68	26,5
Binzberg	16	400	6,75	0,54	26
Doubs	24	400	7,69	0,81	29,6
Doubs	32	400	8,3	0,71	31,95
La Neuveville	32	400	8,1	0,94	31,2
Sils-Maria	32	200	7,73	0,79	29,76
Sertigtal	47	100	7,85	0,81	30,2
Bernina	48	400	7,61	0,68	29,3
Champfersee	48	398	8,07	0,63	31
Mauensee	16	100	7	0,88	27
Mauensee	24	100	7,32	0,89	28,2
Maeunsee	32	100	7,88	0,88	30,3

de telles mesures sur les *R. cassubicifolius* (24–26 µm) et *R. allemannii* (28,8 µm). Nos résultats sont consignés dans le tableau 6. On observe que le diamètre moyen augmente légèrement lorsque la valence chromosomique passe de diploïde à tétraploïde. En revanche, toutes les races euploïdes et aneuploïdes du *R. allemannii*, en particulier le cytotype hexaploïde, offrent le même diamètre moyen que les tétraploïdes du *R. auricomus*.

## Conclusions

Seule une étude très détaillée permettra de comprendre la mise en place du complexe *R. auricomus* L. s. l. en Suisse. Les données actuelles permettent cependant de reconnaître trois taxons principaux (*R. cassubicifolius* W. Koch, *R. allemannii* Br. Bl. et *R. auricomus* s. str.) inégalement répartis dans deux domaines phytogéographiques différents. Leurs affinités avec des espèces plus répandues *R. cassubicus* pour le *R. cassubicifolius* et *R. fallax* pour le *R. allemannii* devraient être examinées sur du matériel plus large.

Deux espèces partiellement sympatriques se trouvent au nord des Alpes: *R. cassubicifolius* et *R. auricomus*. Leur stratégie reproductive et leur valence chromosomique différentes contribuent à leur isolement génétique au moins partiel. Si l'origine hybridogène des individus triploïdes et pentaploïdes est probable, l'échange de gènes entre taxons diploïde et tétraploïde n'est pas démontré.

Le *R. allemannii* représente la seule espèce du complexe à appartenir au domaine intra-alpin en Suisse. Il est confiné au sud-est de notre pays et aux régions limitrophes de l'Italie et de l'Autriche. Il est subordonné par Damboldt (in Hegi 1974) à l'espèce collective *R. fallax* dont le centre de gravité de l'aire se situe en Europe centro-orientale, mais pour laquelle Rousi (1956a) cite une valence chromosomique tétraploïde. Nous ne pouvons pas nous prononcer aujourd'hui sur le degré d'indépendance des deux taxons. Dans notre flore, *R. allemannii* représente sans doute une influence orientale au même titre que les *Centaurea pseudophrygia* C. A. Meyer et *Mercurialis* af. *ovata*, qui ont atteint les Alpes grisonnes par la vallée de l'Inn ou le val Venosta.

Les critères qui permettent de distinguer les trois espèces sont d'ordre multiples: morphologique, cytologique, reproductif, chorologique, palynologique. Cependant, la fertilité et le diamètre pollinique n'ont qu'une valeur statistique encore qu'inapplicable puisque la variation individuelle est importante et que plusieurs populations associent différents cytodèmes difficiles à reconnaître sans contrôle caryologique.

## Clé de détermination des 3 taxons

1. Feuilles radicales divisées, rarement indivises, dentées *Ranunculus auricomus* L. s. l. 15–40 cm. Feuilles radicales à sinus variables, feuilles caulinaires digitées, à segments linéaires entiers ou faiblement dentés. Pétales 0–8, souvent 1–3. Réceptacle glabre ou velu. Floraison avril–mai. Frequent. Plateau, Jura.
- 1\*. Feuilles radicales indivises, très rarement divisées, dentées.
  2. Feuilles radicales à sinus étroit, voire fermé (limbes presque circulaires), grandes fleurs (2,5–3,5 cm) régulières à 5–8 pétales jaune doré *Ranunculus cassubicifolius* W. Koch. Plante vigoureuse pouvant atteindre 50 cm. Feuilles radicales 3–5, à sinus étroit, parfois fermé, feuilles caulinaires à segments linéaires, dentés, rarement sub-entiers. Réceptacle velu à poils court. Floraison avril–mai. Disséminée mais abondante par endroit. Plateau, Jura.

- 2\*. Feuilles radicales à sinus très ouvert (limbes presque hémicirculaires), fleurs petites (2 cm) irrégulières à 0–2 pétales jaune verdâtre *Ranunculus allemannii* Br.Bl. Plante frêle de 15–30 cm. Feuilles 1–2, exceptionnellement 3–4, à sinus ouvert, feuilles caulinaires à segments linéaires entiers ou sub-dentés. Réceptacle velu. Floraison en juin. Grisons, vallées adjacentes d'Italie et d'Autriche.

Tab. 7. Comparison des trois espèces principales reconnues en Suisse.

	<i>Ranunculus cassubici-folius</i> W. Koch	<i>Ranunculus auricomus</i> L. s. str.	<i>Ranunculus allemannii</i> Br. Bl.
Valence chromosomique	– diploïde $2n=16$	– triploïde, tétraploïde $2n=24$ et $32$	– hexaploïde principalement $2n=32, 47, 48$ et $64$
Phénologie (observé dans la nature et au Jardin Botanique, en culture comparée)	– développement des feuilles radicales après l'apparition des hampes florales – feuilles radicales reougâtres – floraison avril–mai	– développement des feuilles avant l'apparition des hampes florales – feuilles radicales vertes – floraison avril–mai	– floraison en juin
Port de la plante	vigoureux	variable	frêle
Hauteur des hampes florales	jusqu' à 50 cm	variables 20–40 cm	15–30 cm
Feuilles radicales	– 3 (2–5) – réniformes, indivises, rarement divisées – 6–10 cm – sinus fermé	– nombreuses – réniformes, divisées, rarement indivises – 5 cm en moyenne (3,5–6,5) – sinus variable	– 1–2, rarement 3 – réniformes, indivises, rarement divisées – 2,5–4 cm – sinus ouvert
Fleurs	– 5–8 pétales – 2,5–3,5 cm – jaune doré	– 0–8 pétales, souvent 1–3	– 0–1 pétales, exceptionnellement 2–4 – jaune-verdâtre
Chorologie (voir carte de distribution)	– rare, fréquent par endroit – Plateau, Jura	– fréquent – Plateau, Jura	– rare, fréquent par endroit – Grisons (Engadine), Nord Italie, Autriche
Stratégie reproductive	– sexuée	– aposporie somatique facultative, pseudogamie non exclusive de l'amphimixie	– aposporie somatique et pseudogamie prépondérante



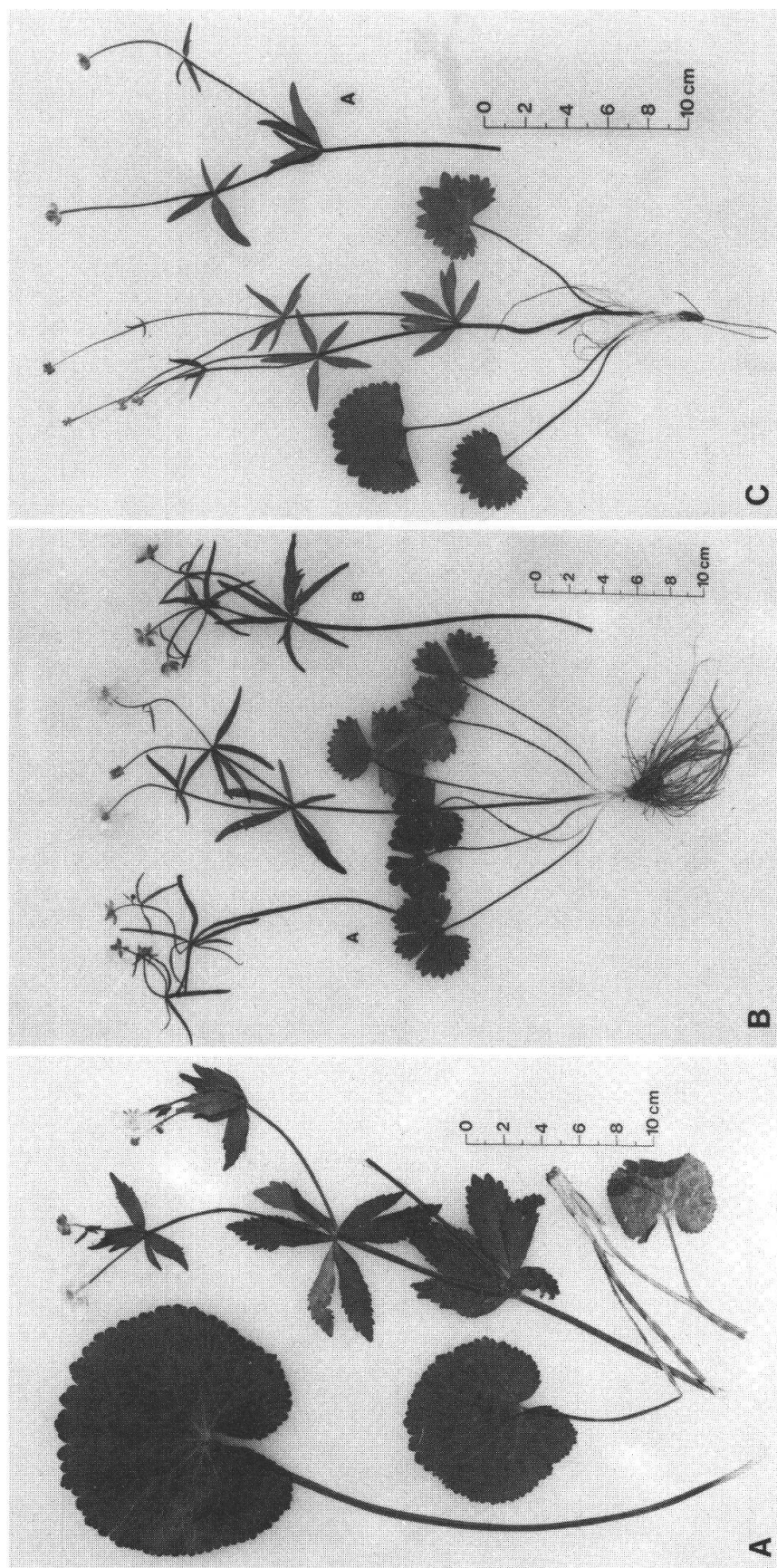


Fig. 2. Habitus des cytodèmes diploïde *Ranunculus cassubicifolius* W. Koch (A) d'Aesch (87-655), tétraploïde *Ranunculus auricomus* s. l. (B) de Mauensee (87-653) et hexaploïde *Ranunculus allemani* Br. Bl. (C) de Sertigtal (86-978,  $2n=47$ ).

## Résumé

De nombreuses populations suisses de *Ranunculus auricomus* L. s. l. ont été étudiées du point de vue cytologique, palynologique et morphologique. La majorité des populations se sont révélées euploïdes et homogènes du point de vue caryologique (tétraploïde principalement, diploïde et hexaploïde). Seules 5 populations hétérogènes ont été observées: diploïde et tétraploïde; triploïde et tétraploïde; diploïde, triploïde et tétraploïde; tétraploïde et hexaploïde; hexaploïde et octoploïde. Une seule population aneuploïde ( $2n=47$ ) a été découverte dans les Grisons (Sertigtal).

L'origine des différents cytodèmes est discutée.

Trois espèces principales sont reconnues en Suisse; deux correspondent à des espèces collectives (*R. auricomus* L. s. str., *R. allemannii* Br. Bl.), alors que la troisième paraît très homogène (*R. cassubicifolius* W. Koch).

Nous tenons vivement à remercier M. le professeur Ph. Küpfer pour ses conseils, son aide et la révision de notre manuscrit. Nous remercions également M. Th. Brodtbeck de Bâle pour ses intéressantes remarques et M. E. Fortis pour la réalisation des documents photographiques illustrant ce travail. Enfin, nous exprimons toute notre reconnaissance aux assistants et collaborateurs du laboratoire de Phanérogamie qui, à titre divers, ont facilité notre travail.

## Bibliographie

- Baltisberger M. 1980. Die Artengruppe des *Ranunculus polyanthemus* L. in Europa. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 90: 143–188.
- Baltisberger M. & Müller M. 1981. Vergleichende cytotaxonomische Untersuchungen an *Ranunculus sequieri* und der Artengruppe des *R. alpestris* (Ranunculaceae). Pl. Syst. Evol. 138: 47–60.
- Böcher T. W. 1938. Cytological studies in the genus *Ranunculus*. Dansk. Bot. Ark. 9: 1–33.
- Brochers-Kolb E. 1983. *Ranunculus* sect. *Auricomus* in Bayern und den angrenzenden Gebieten. I. Allgemeiner Teil. Mitt. Bot. Staatssamml. München 19: 363–429.
- Brochers-Kolb E. 1985. *Ranunculus* sect. *Auricomus* in Bayern und den angrenzenden Gebieten. II. Spezieller Teil. Mitt. Bot. Staatssamml. München 21: 49–300.
- Braun-Blanquet J. 1927. Schedae ad Floram Raeticam exsiccatam. X. Lieferung. Chur. p. 280, Nr. 950.
- Brodtbeck Th. 1988. *Ranunculi auricomi Helvetici et transhelvetici* I. Vier Sippen aus der Basler Region. Bauhinia 9: 77–101.
- Gervais C. 1973. Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces (genre *Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub). Mém. Soc. Helv. Sci. Nat. 88: 1–166, 1–56.
- Häfliger E. 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 53: 317–382.
- Hegi G. 1974. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Band III, Teil 3, 3. Aufl., S. 285–290. München.
- Hrishi N. J. & Müntzing A. 1960. Structural heterozygosity in *Secale Kuprijanovii*. Hereditas 46: 745–752.
- Huber W. 1988. Natürliche Bastardierung zwischen weißblühenden *Ranunculus*-Arten in den Alpen. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich 100: 1–160.
- Ismailow R. 1970. Cytogenetic studies in the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 13: 37–50.
- Jankun A. & Ismailow R. 1964. Cytotaxonomical studies in the polymorphic species *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 7: 131–152.
- Jankun A. 1965. Studies of meiosis in various chromosomic types of *Ranunculus cassubicus* L. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 8: 171–181.



- Julin E. 1963. Der Formenkreis des *Ranunculus auricomus* L. in Schweden I. Diagnosen und Fundortsangaben einiger Sippen aus Södermanland. Ark. Bot. 6: 1–28.
- Julin E. 1964. Der Formenkreis des *Ranunculus auricomus* L. in Schweden II. Diagnosen und Fundortsangaben neuer Sippen aus Södermanland. Ark. Bot. 6: 29–108.
- Koch W. 1933. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des *Ranunculus auricomus* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42: 740–753.
- Koch W. 1939. Zweiter Beitrag zur Kenntnis des Formenkreises von *Ranunculus auricomus* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 49: 541–554.
- Küpfer Ph. 1974. Recherche sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. Boissiera 23: 1–322.
- Landolt E. 1984. Bericht über die Exkursion des Geobotanischen Institutes ETHZ, Stiftung Rübel, in die Ostpyrenäen 5.–12. Juli 1984. Unveröffentlicht.
- Levan A., Fredga K. & Sandberg A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas 52: 201–220.
- Májovsky J., Murín A. & al. 1987. Karyotaxonomický prehľad flóry Slovenska. Veda Vydavateľstvo Slovenskej Akadémie Vied. Bratislava. 436 pp.
- Marklund G. 1961. Der *Ranunculus auricomus*-Komplex in Finland. I. Diagnosen und Fundortslisten einiger Sippen des *R. auricomus* L. coll. (s. str.). Soc. F. Fl. Fenn. Flora Fennica 3: 1–128 + Taf. 1–94.
- Marklund G. & Rousi A. 1961. Outlines of evolution in the pseudogamous *Ranunculus auricomus* group in Finland. Evolution 15: 510–522.
- Masci S. M. 1988. Il complesso apomittico facoltativo *Ranunculus auricomus* L. (Ranunculaceae) in Italia: Indagine sulla variabilità cromosomica, riproduttiva e genetica. Thèse. Università «La Sapienza» Roma.
- Nogler G. A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch I. Embryologie. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 81: 139–179.
- Nogler G. A. 1972. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch II. Endospermzytologie. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 82: 54–63.
- Nogler G. A. 1973 a. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* III. F<sub>2</sub>-Rückkreuzungsstarde. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 83: 295–305.
- Nogler G. A. 1973 b. Neues zur Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 86–89.
- Nogler G. A. 1975. Genetics of apospory in *Ranunculus auricomus* IV. Embryology of F<sub>3</sub> and F<sub>4</sub> backcross offspring. Phytomorphology 25: 485–490.
- Nogler G. A. 1982. How to obtain diploid apomictic *Ranunculus auricomus* plants not found in the wild state. Bot. Helv. 92: 13–22.
- Nogler G. A. 1984. Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus* V. Conclusion. Bot. Helv. 94: 411–422.
- Nogler G. A. 1986. Old and new aspects of gametophytic apomixis. IOPB Newsletter 7: 3–5.
- Pignati S. 1976. Note critiche sulla flora d'Italia. IV. Il gruppo di *Ranunculus auricomus* L. in Italia e sulle montagne adiacenti della Slovenia. Giorn. Bot. Ital. 110: 203–217.
- Rousi A. 1956 a. Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fen. «Vanamo» 29: 1–64.
- Rousi A. 1956 b. Cytological observations on the *Ranunculus auricomus* group. Hereditas 41: 516–518.
- Rozanova M. 1932. Versuch einer analytischen Monographie der Conspecies *Ranunculus auricomus* Korsh. Trav. Inst. Sci. Nat. Peterhof 8: 19–148 (Russisch mit deutscher Zusammenfassung).
- Rutishauser A. 1954 a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-arten. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen 25: 1–45.
- Rutishauser A. 1954 b. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 10: 491–512.
- Rutishauser A. 1960. Untersuchung über die Evolution pseudogamer Arten. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 70: 113–125.
- Rutishauser A. 1965. Genetik des Pseudogamie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 75: 157–182.

- Skalińska, M., Piotrowicz, H., Sokołowska-Kulczycka, A. 1961. Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 30: 463–489.
- Soó R. 1963. Die *Ranunculus auricomus* L. emend. Korsch. Artengruppe in der Flora Ungarns und der Karpaten. I. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 10: 221–237.
- Soó R. 1965. Die *Ranunculus auricomus* L. emend. Korsch. Artengruppe in der Flora Ungarns und der Karpaten. II. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 11: 395–404.
- Tutin T. G. & al. 1964. *Ranunculus* L. In *Flora europaea*. Cambridge University Press, vol. 1: 223–238.
- Urbanska-Worytkiewicz K. 1977. Reproduction in natural triploid hybrids ( $2n = 24$ ) between *Cardamine rivularis* Schur and *C. amara* L. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich* 44: 42–85.
- Vuille Ch. 1987. Populations hybridogènes iso- et hétéroploïdes chez les *Ranunculus* sect. *Ranuncella* (Spach) Freyn dans les Pyrénées. In: Amigo J.-J., Baudière A., Muscat A. (eds), *Colloque International de Botanique Pyrénéenne, La Cabanasse (Pyrénées orientales)*: 255–269.
- Vuillemin F. 1989. Observations cytologiques et morphologiques sur *Ranunculus auricomus* L. s. l. dans le canton de Neuchâtel. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 112: 19–28.
- Welten M. & Sutter R. 1982. *Atlas de distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse*. Birkhäuser, vol. 1: 401.