Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique

Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève

Band: 19 (1971)

Artikel: Relations entre la flore méditeranéenne et celle des enclaves à végétation subméditeranéenne d'Europe centrale

Autor: Favarger, C.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895468

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 08.08.2025

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

Boissiera 19: 149-168. 1971.

Relations entre la flore méditerranéenne et celle des enclaves à végétation subméditerranéenne d'Europe centrale

C. FAVARGER

Lors du Symposium de Flora Europaea de Séville, MEUSEL (1969) a traité d'une façon très pertinente le problème des rapports entre les flores méditerranéenne et holarctique. La principale conclusion à laquelle parvient ce savant (l.c.: 154) est que "les sippes méditerranéennes représentent des xéromorphoses de groupes eurasiatiques". La flore méditerranéenne résulterait donc, en tout cas "pro parte", d'une adaptation à un climat à sécheresse estivale, de sippes appartenant à ce que ENGLER (1879-1882) et DIELS (1910) appelaient la flore arctotertiaire.

Cette différenciation est de toute évidence un phénomène ancien, remontant au tertiaire moyen (MEUSEL 1969). Pour étayer son hypothèse, MEUSEL s'est servi uniquement des données chorologiques et taxonomiques. Nous ne pensons pas, bien que l'essai mérite peut-être d'être tenté, que les données cytologiques soient ici d'un très grand secours, puisqu'il s'agit le plus souvent de vicariances ou de pseudovicariances au niveau de la section.

Ce n'est donc pas de cet aspect ancien des rapports entre les flores méditerranéenne et holarctique que nous voudrions vous entretenir aujourd'hui, mais d'un phénomène sans doute beaucoup plus récent, à savoir la présence en divers secteurs d'Europe centrale — dont le climat est relativement favorisé — de colonies de plantes méridionales baptisées selon les cas de "subméditerranéennes" ou de "méditerranéo-montagnardes" et dont on a toujours admis — sans en fournir la preuve — qu'elle résultait d'une immigration de la flore méditerranéenne en Europe centrale.

Ces sippes sont-elles identiques en Méditerranée et en Europe centrale? et sinon, les taxons d'Europe centrale sont-ils d'origine plus récente, ou au contraire plus ancienne que leurs vicariants ou pseudovicariants euméditerranéens? En effet, on pourrait supposer "a priori", si l'hypothèse de MEUSEL est correcte, que les colonies d'espèces subméditerranéennes représentent — au moins en certains points d'Europe centrale — des reliques très anciennes des taxons ancestraux qui auraient différencié les types méditerranéens correspondants. Nous nous hâterons d'ajouter que cette dernière hypothèse est peu probable, car elle ne tient pas compte des glaciations. Elle irait à l'encontre de tout ce qu'ont publié depuis un siècle les phytogéographes les plus distingués tels que CHRIST (1879), BRIQUET (1900, 1906), CHODAT (1902), CHODAT & PAMPANINI (1902), BRAUN-BLANQUET (1961).

Depuis quelques années, nos collaborateurs et nous-même nous sommes intéressés à cet attachant problème. Le travail est loin d'être achevé; mais les quelques résultats qui suivent méritent, à notre avis, un bref compte-rendu.

Les taxons que nous avons étudiés, au moyen des techniques cytologiques, peuvent être répartis en trois groupes:

— espèces hygrophiles à méso-hygrophiles;
— espèces xérophiles des enclaves à végétation xérothermique;
— espèces méditerranéo-montagnardes.

Nous commencerons par exposer les faits, puis nous nous efforcerons de les interpréter.

1. Espèces hygrophiles à méso-hygrophiles

Les taxons dont il sera question ici sont qualifiés de méditerranéo-atlantiques, ou subméditerranéens-subatlantiques, ou encore d'eurasiatiques-subméditerranéens (OBERDORFER 1962). Ils sont très répandus en Méditerranée. En Europe centrale, ils croissent surtout dans les grandes vallées, à proximité des lacs ou le long des côtes maritimes, à basse altitude (ils ne s'élèvent un peu qu'au versant Sud des Alpes) et caractérisent le plus souvent l'alliance du Nanocyperion ou la classe des Isoëto-Nanojuncetea (MOOR 1936; OBERDORFER 1962).

Genres Blackstonia Hudson et Centaurium Hill

Nous disposons pour ces genres de l'étude très détaillée de notre collaborateur L. ZELTNER, dont le travail d'ensemble vient de paraître (ZELTNER 1970). Les comptages chromosomiques de ZELTNER ont porté sur plus de 500 populations différentes, étudiées pour la plupart "in situ", en Méditerranée surtout, mais aussi en Europe centrale [1]. Ils ont donc une réelle valeur statistique; valeur d'autant plus grande que les récoltes ont été faites en général sans idée préconçue.

Le genre *Blackstonia* est essentiellement méditerranéen. Deux espèces (*B. grandiflora* (Viv.) Pau et *B. imperfoliata* (L. f.) (Samp.) ne franchissent pas les limites de la région méditerranéenne. Ces deux espèces sont toujours diploïdes.

Chez le *B. perfoliata*, il existe en Méditerranée une race diploïde, à aire disjointe, et ne dépassant pas le 43° de latitude Nord (subsp. *intermedia* (Ten.) Zeltner) et une race tétraploïde (subsp. *perfoliata*). Celle-ci est la seule qui ait pénétré en Europe centrale. Chez le *B. acuminata*, la situation est la même, avec cette différence que la race diploïde (subsp. *aestiva* (Maly) Zeltner) est beaucoup plus localisée et paraît relictuelle.

Le genre *Centaurium* possède deux foyers de diversification, l'un en Méditerranée, l'autre en Amérique centrale, au Mexique et en Californie. Les espèces suivantes sont

[1] Si, dans le travail de ZELTNER, la densité des populations étudiées est plus faible en Europe centrale, c'est que les taxons dans ce domaine montrent une uniformité à la fois morphologique et cytologique beaucoup plus grande que dans le domaine méditerranéen.

euméditerranéennes ou euatlantiques et ne parviennent pas en Europe centrale: *C. scilloides*, *C. maritimum*, *C. spicatum* et *C. majus*; elles sont exclusivement représentées par des populations diploïdes (à l'exception du *C. majus* subsp. *rhodense*). Dans le groupe du *C. vulgare* (subsect. *Vulgaria* Meld.), les taxons euméditerranéens sont diploïdes et se signalent par leur endémisme ou leur caractère relictuel: *C. barrelieri* (Duf.) F. Q. et Rothm., *C. gypsicola* (Boiss. & Reuter) Ronn., *C. favargeri* Zeltner. La seule espèce qui pénètre en Europe centrale et jusqu'en Scandinavie est le *C. vulgare* Rafn qui est tétraploïde [1].

Dans la sous-section *Parviflora* (Ronn.) Meld., il existe en Méditerranée un taxon diploïde (*C. tenuiflorum* (Hoffmannsegg & Link) Fritsch subsp. *acutiflorum* (Rouy ex Schott) Zeltner) et un taxon tétraploïde (*C. tenuiflorum* subsp. *tenuiflorum*). Le seul taxon qui s'est aventuré assez loin en Europe centrale est le *C. pulchellum* (Sw.) Druce, hypotétraploïde à $n = 18$, qui est sans doute le plus récent.

Enfin, dans la sous-section *Centaurium*, les *C. minus* subsp. *bernardii* (Maire & Sauvage) Zeltner et subsp. *rumelicum* (Velenovsky) Zeltner qui ne quittent pas le domaine méditerranéen sont diploïdes. Le subsp. *minus* qui est largement répandu dans toute l'Europe, y compris le bassin méditerranéen, est tétraploïde.

Les coïncidences dans la distribution des races di- et polyploïdes sont trop nombreuses et trop frappantes ici pour qu'on puisse les attribuer au hasard.

2. Espèces xérophiles des enclaves à végétation xérothermique

Nous prendrons tout d'abord pour exemple le *Petrorhagia saxifraga* (L.) Link (= *Tunica saxifraga* (L.) Scop.). Le genre *Petrorhagia* est un petit genre méditerranéen dont trois espèces seulement pénètrent dans l'Europe non méditerranéenne. Son centre de diversification se trouve en Méditerranée orientale (cf. BALL & HEYWOOD 1964) [2].

L'espèce *P. saxifraga* est très répandue dans les vallées sèches à climat continental (carte dans MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965) et, selon BRAUN-BLANQUET (1961), c'est une espèce caractéristique de l'ordre Festucetalia vallesiacae.

D'après nos recherches dont les résultats partiels ont été publiés en 1966, il existe des populations diploïdes de *P. saxifraga* en Corse, en Sardaigne, et en Iran (Sud de la Caspienne) [3]. En revanche, les populations d'Europe centrale, du Var à la Hongrie et à la Slovaquie (fig. 1), plusieurs populations d'Italie continentale et de Sicile sont tétraploïdes.

Au point de vue taxonomique, les plantes de Corse appartiennent au var. *bicolor* Williams qui n'a pas été retenu par BALL & HEYWOOD. En effet, il ne se distingue

---

[1] Le *Centaurium chloodes* (Brot.) Samp. dont la distribution est atlantique est aussi tétraploïde. Son aire est dans l'ensemble plus "nordique" que celle des taxons diploïdes.

[2] C'est sans doute par suite d'un "lapsus calami" que MEUSEL (1969) cite *Petrorhagia* parmi les genres dont le centre de diversification est la Méditerranée occidentale. L'auteur écrit, il est vrai, "bei den meisten dieser Sippen".

[3] Matériel obligeamment communiqué par J. MCNEILL que nous remercions ici de son envoi.

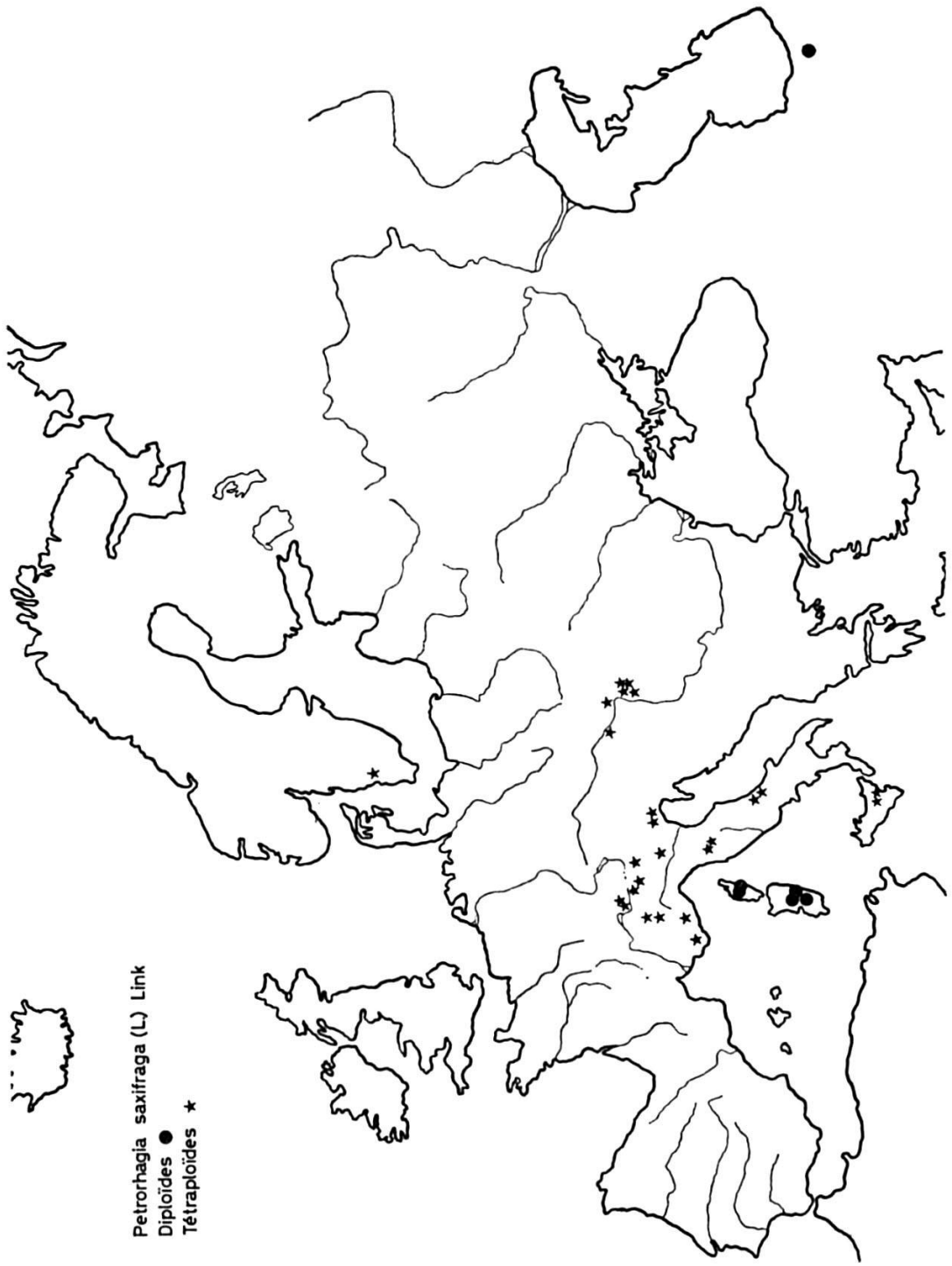

Fig. 1. — Carte de distribution des "races" diploïde et tétraploïde du *Petrorhagia saxifraga* (L.) Link, d'après les résultats obtenus jusqu'ici par l'auteur.

guère du type par des caractères morphologiques vraiment nets [1]; celles de Sardaigne appartiennent, au moins en partie, au var. *glomerata* (Ten.) Ball & Heywood. Quand au diploïde de l'Iran, il ne se distingue par aucun trait morphologique saillant, sinon la brièveté relative du calice et la couleur très pâle (presque blanche) des pétales. Les plantes tétraploïdes correspondent d'une part au var. *saxifraga* et d'autre part, en Sicile, au var. *gasparrinii* (Guss.) Ball & Heywood, bien reconnaissable à la largeur relative de ses feuilles, serretées-ciliées à la base, et à la longueur du calice et de la corolle.

Il est probable que l'aire des diploïdes est plus grande que celle indiquée par la fig. 1 qui a un caractère provisoire. En effet, si le var. *glomerata* est caractérisé par son statut diploïde, on devrait rencontrer des diploïdes ici et là en Italie continentale et même aux Balkans (BALL & HEYWOOD, op. cit.). Nos observations se résument comme suit:

Petrorhagia saxifraga	var. *bicolor* var. *glomerata*	2 *x*
	var. *saxifraga* var. *gasparrinii*	4 *x*

Nous ne pensons pas qu'il soit très rationnel de modifier pour le moment la taxonomie infraspécifique du *P. saxifraga* et de créer par exemple des sous-espèces di- et tétraploïde. Celles-ci auraient un caractère par trop hétérogène. Comme dans beaucoup de cas semblables, les critères morphologiques coïncident imparfaitement avec les critères cytologiques et géographiques.

En tout état de cause, les populations d'Europe centrale de *P. saxifraga*, sont toutes tétraploïdes et les taxons diploïdes sont confinés dans le domaine méditerranéen.

Il convient de rappeler d'autre part que dans le genre *Petrorhagia* plusieurs espèces euméditerranéennes se sont révélées diploïdes (FAVARGER 1966). Seule la section *Kohlrauschia* offre un taxon tétraploïde: le *P. nanteuilii* (Burnat) Ball & Heywood, qui d'après BÖCHER, LARSEN & RAHN (1953) a une distribution atlantique et serait, selon BALL & HEYWOOD (1962), un amphidiploïde des *P. velutina* (Méditerranée) et *P. prolifera* (Europe centrale, montagnes de l'Europe méridionale, etc.).

Un second exemple est offert par le groupe du *Minuartia hybrida* (Vill.) Schischk. Les comptages que nous avons effectués (FAVARGER 1962a et non publié) n'ont pas été assez nombreux pour qu'il fût possible d'établir une carte de distribution. Nous croyons toutefois pouvoir affirmer que le taxon euméditerranéen [2]: *M. mediterranea* (Link) K. Maly est toujours diploïde ($2n = 24$; matériel du Portugal et de l'île de Ré); en revanche, le *M. hybrida* subsp. *hybrida* qui s'avance au nord jusqu'à la région parisienne et au Tessin (cf. MATTFELD 1922) et le *M. viscosa* (Schreber) Schinz & Thell.

---

[1] Beaucoup de populations méridionales de *P. saxifraga*, notamment celles de Sardaigne (diploïdes) et celles de Sicile (tétraploïdes), ont des pétales "discolores", rosés à la face supérieure et carmin foncé en dessous.

[2] Le *M. mediterranea* remonte le long des côtes de l'Atlantique jusqu'en Normandie.

dont la distribution — essentiellement continentale — s'étend jusqu'au sud de la Suède sont tous deux hypotétraploïdes ($2n = 46$). Le fait le plus intéressant est l'existence d'une race à $2n = 70$ dans la région parisienne et à Neuchâtel, c'est-à-dire dans l'aire que MATTFELD assigne au *M. tenuifolia* subsp. *vaillantiana* (DC.) Mattf. Malheureusement pour le cytotaxonomiste, le critère morphologique ne coïncide pas parfaitement avec le critère cytologique, car, par exemple, les plantes à $n = 23$ de la Convertoirade et de Chaignay (Côte-d'Or) ressemblent au subsp. *vaillantiana*. Quoi qu'il en soit, dans le grex *Tenuifoliae* Mattf., les taxons dont l'aire s'étend à l'Europe centrale sont polyploïdes.

Dans cette même famille des Caryophyllacées, le genre *Bufonia* offre une seule espèce dont l'aire atteint le centre de la France et la Suisse: c'est le *B. paniculata* F. Dubois. D'après notre élève NUSSBAUMER (1964), ce taxon est tétraploïde ($2n = 32$) alors que l'espèce voisine, confinée au sud de l'Europe et en Afrique du Nord [1]: *B. tenuifolia* L. est diploïde, comme du reste l'endémique française *B. perennis* (FAVARGER, non publié). De nouveau ici, la différence morphologique, d'ailleurs assez faible, entre les 2 taxons ne coïncide pas parfaitement avec la barrière cytologique [2].

Ce n'est sans doute pas un hasard, si dans l'espèce *Veronica teucrium* L. (sensu stricto) dont l'aire, il est vrai, est principalement eurasiatique continentale et subméditerranéenne, les populations du subsp. *orsiniana* (Ten.) Watzl récoltées dans la région méditerranéenne (Pyrénées orientales, Hérault, Alpes-Maritimes, Var) se sont révélées diploïdes (KÜPFER 1969), alors que le subsp. *pseudochamaedrys* est octoploïde (Jura neuchâtelois: BRANDT 1952; Souabe et près de Sigmaringen: SCHEERER 1937). Jusqu'ici on ne connaissait pour cette espèce que le nombre octoploïde.

Enfin nous voudrions évoquer ici le cas des *Avena bromoides* Gouan et *A. pratensis* L. D'après notre élève GERVAIS (1968 et travail en cours) ces deux espèces sont affines. Dans la région méditerranéenne occidentale, la première est presque toujours diploïde, à l'exception de deux races, l'une tétraploïde et l'autre hexaploïde, en Espagne méridionale.

En revanche, le groupe de taxons représenté par les *A. pratensis* L., *A. planiculmis* Schrader et *A. dahurica* Komarov qui se relaient de l'ouest à l'est et dont la distribution générale très vaste est eurasiatique, est fortement polyploïde ($2n = 126$), comme l'ont montré les recherches d'I. HEDBERG (1961) et celles de GERVAIS (1966, 1968), à l'exception toutefois de quelques populations d'*A. pratensis* de la chaîne cantabrique ($2n = 98$) et des Pyrénées orientales ($2n = 98$ et $2n = 112$).

Selon GERVAIS (1968 et communication verbale), il existe dans la péninsule ibérique une série quasi continue de structures foliaires allant de l'*A. bromoides* diploïde à l'*A. pratensis* 18-ploïde et cette série correspond à la série croissante des nombres chromosomiques, les trois échelons inférieurs appartenant à diverses races d'*A. bromoides* et les trois supérieurs à l'*A. pratensis*.

---

[1] D'après HALLIDAY (1964) ce taxon remonte au NE jusqu'en Ukraine.

[2] Une plante à morphologie intermédiaire a été récoltée par l'auteur à Guillestre, Hautes-Alpes (cf. FAVARGER 1968). HALLIDAY (op. cit.) constate d'autre part que les plantes de l'Ukraine sont intermédiaires par la morphologie entre les *B. tenuifolia* et *paniculata*.

Il est assez tentant de penser que l'*A. bromoides* méditerranéen a participé à la genèse de l'*A. pratensis* à $2n = 126$. Toutefois, les phénomènes semblent plus complexes encore, car GERVAIS (non publié) a découvert que l'*A. levis* Hackel que SAINT-YVES (1931) subordonne à l'*A. pratensis* et qui partage avec ce dernier certains détails de la structure foliaire, était diploïde dans le sud de l'Espagne. Quoiqu'il en soit, c'est dans la région méditerranéenne qu'on doit rechercher le ou les ancêtres diploïdes de l'*A. pratensis*.

3. Espèces méditerranéo-montagnardes

Anthyllis montana L.

L'étude d'une trentaine de populations de cette espèce très variable, effectuée par PH. KÜPFER et par nous-même (résultats en partie inédits), révèle l'existence de deux "races chromosomiques", l'une diploïde liée aux montagnes méditerranéennes (Pyrénées orientales, Alpes-Maritimes jusqu'aux Hautes-Alpes, Alpes apouanes, Yougoslavie, Grèce), l'autre tétraploïde (Pyrénées centrales, Cévennes, Jura [1], nord de la Yougoslavie). Cette distribution affecte l'allure de deux arcs concentriques, dont le plus rapproché de la Méditerranée est occupé par les populations diploïdes. La différence entre les populations des Pyrénées orientales et celles des Pyrénées centrales (qui a été observée par KÜPFER dans d'autres espèces: cf. KÜPFER & FAVARGER 1967) est intéressante à relever.

Il manque malheureusement encore au tableau les populations du nord de l'Italie et celles des Alpes calcaires autrichiennes nord-orientales (cf. MERXMULLER 1952).

Au point de vue taxonomique, il serait tentant d'assimiler les populations diploïdes au subsp. *jacquinii* (A. Kerner) Hayek et les populations tétraploïdes au subsp. *montana*. Mais la comparaison de nos échantillons s'est avérée assez décevante. Dans l'ensemble, les plantes tétraploïdes ont des capitules un peu plus grands. Cela n'est cependant pas toujours le cas. Quant au caractère des bractées dépassant ou non les fleurs, il ne semble pas avoir une grande valeur. Il est intéressant de noter que l'*A. barba-jovis*, espèce euméditerranéenne, est diploïde lui aussi (selon TSCHECHOW in DARLINGTON & WYLIE 1955). Il a $2n = 14$, comme l'*A. montana* diploïde.

Amelanchier ovalis Med.

En 1967, en collaboration avec P. CORREVON, nous avons montré qu'il existait dans cette espèce, deux races chromosomiques. L'examen de 30 populations différentes d'Europe nous a permis de dresser une carte (fig. 2). Celle-ci offre une assez grande analogie avec la carte de distribution de l'*Anthyllis montana*, compte tenu du fait que l'*Amelanchier* est moins sporadique. De nouveau ici, la carte fait apparaître deux arcs concentriques, le plus méridional réunissant les localités des diploïdes. Il y a, dans les Alpes, une zone d'affrontement des deux races et nous avons observé

[1] Une des p opulations (celle des environs de Besançon) a été étudiée par Mlle PARREAUX (1971), celle de Grèce par Mlle J. CONTANDRIOPOULOS, que nous remercions ici.

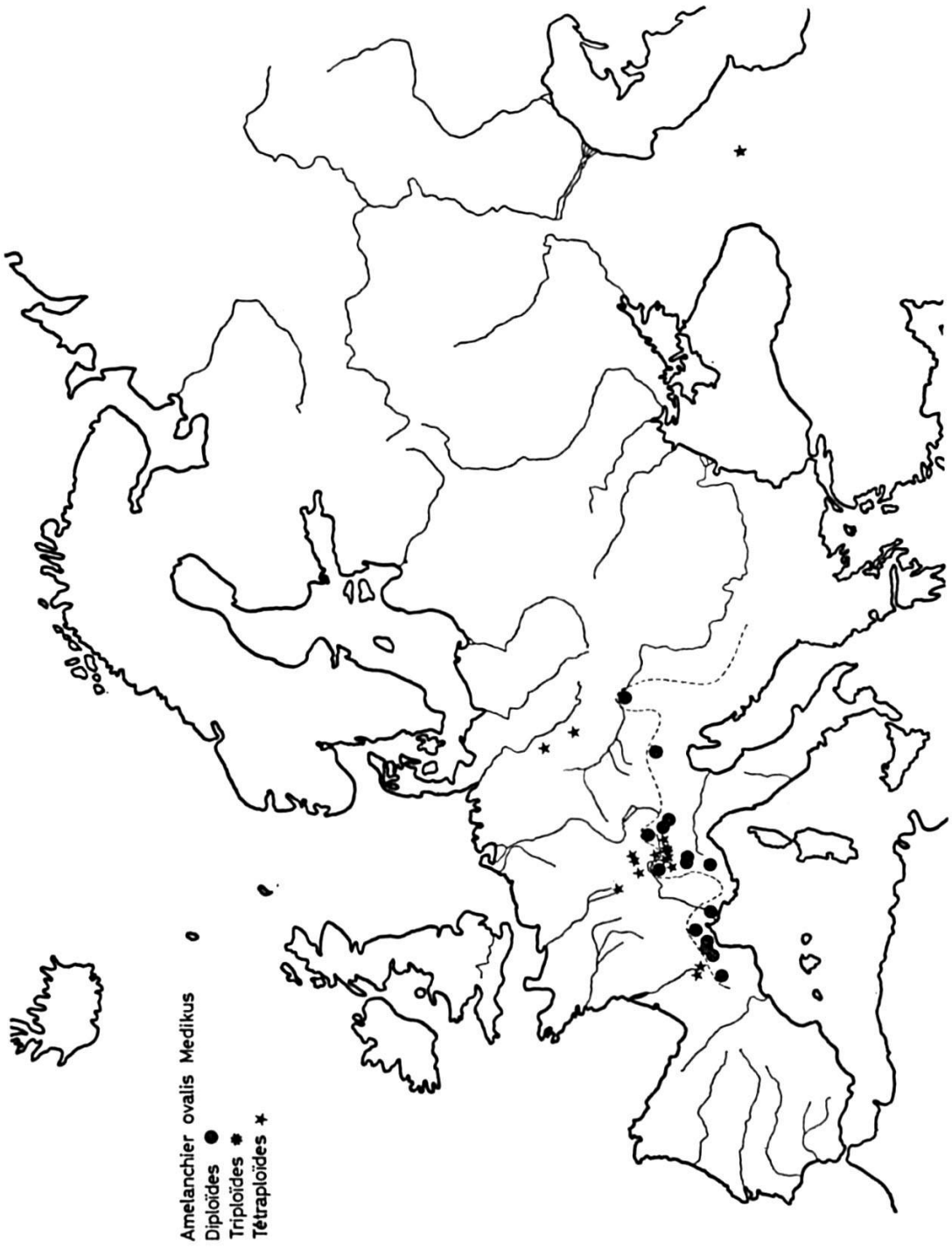

Fig. 2. — Carte de distribution des races diploïde et tétraploïde de l'*Amelanchier ovalis* Med. d'après les résultats obtenus jusqu'ici par l'auteur (30 numérations chromosomiques).

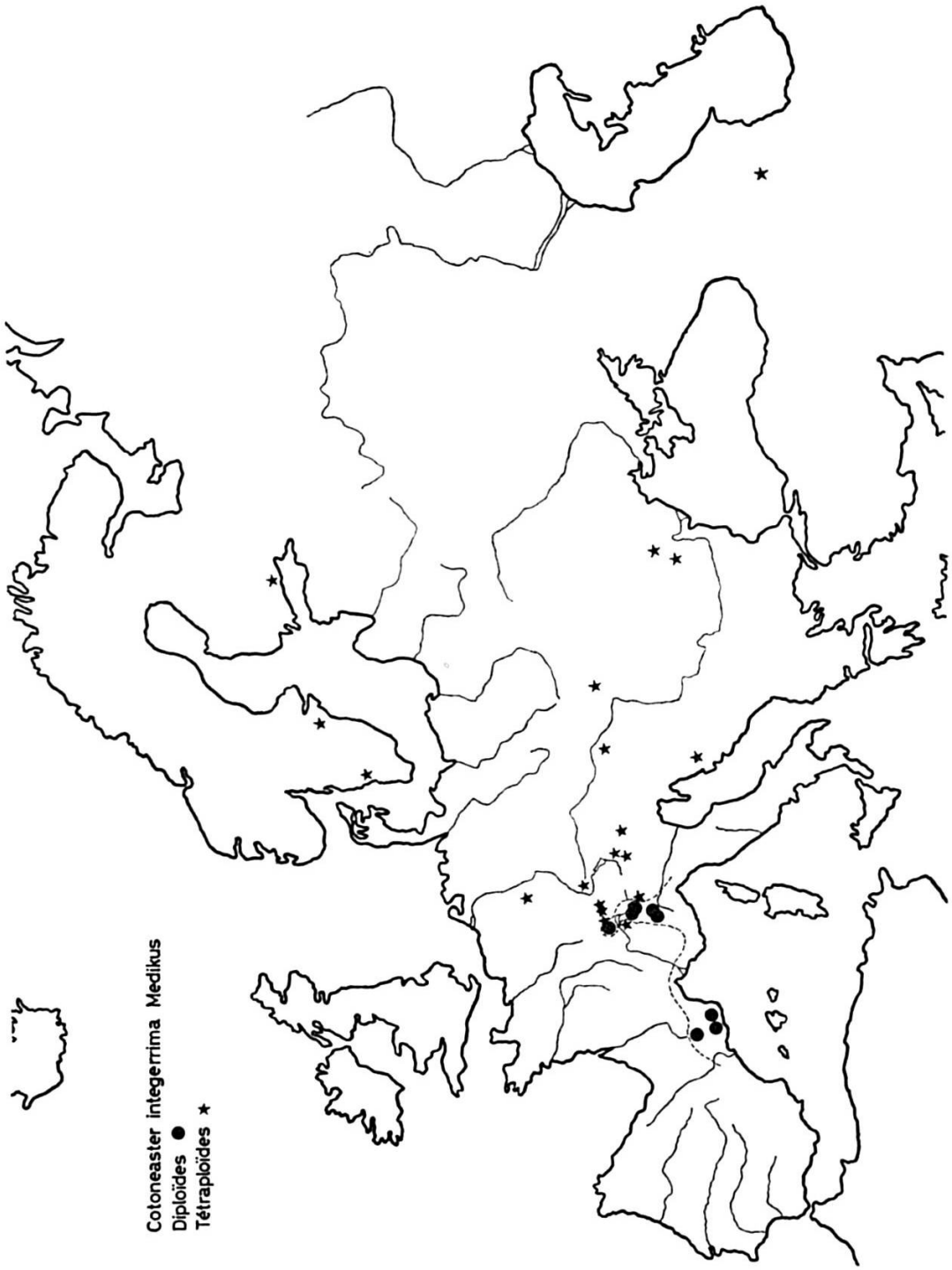

Fig. 3. — Carte de distribution des races diploïde et tétraploïde du *Cotoneaster integerrima* Med. d'après les résultats obtenus jusqu'ici par l'auteur (27 numérations chromosomiques).

une plante triploïde à Bourg-Saint-Pierre (Valais). Au nord des Alpes, il semble qu'on ait exclusivement la race tétraploïde.

Entre les échantillons diploïdes et les tétraploïdes, il y a des différences morphologiques assez frappantes, du moins lorsqu'on est en présence de deux individus bien caractérisés et convenablement séchés. Les diploïdes ont des fleurs nettement plus petites, dont les pétales mesurent 8-13 mm de longueur (exceptionnellement 15), alors que chez les tétraploïdes, ils mesurent le plus souvent 13-19 mm. Les graines aussi sont plus petites (cf. FAVARGER & CORREVON 1967). En examinant les exsiccata du Conservatoire botanique de Genève [1], on s'aperçoit qu'il est assez facile de séparer les échantillons méridionaux, de ceux de l'Europe centrale au nord des Alpes. Il y a évidemment des cas douteux [2] et des intermédiaires plus ou moins embarrassants, mais dans l'ensemble, la morphologie "plaque" assez bien cette fois avec la distribution et la cytologie. A la suite de cet examen, nous pensons que l'aire de la "race" diploïde doit s'étendre aux Balkans (Montenegro, Bosnie, Bulgarie, Turquie) et à l'Espagne.

Nous estimons qu'il convient de distinguer ici deux bonnes sous-espèces (sinon des espèces). Comme il reste un problème de nomenclature à régler, car nous ne savons pas encore si le type de LINNÉ correspond à la race diploïde ou à la race tétraploïde, nous avons utilisé provisoirement le nom de subsp. *embergeri* Favarger, nomen nudum, pour la race méridionale diploïde.

Cotoneaster integerrima Med.

Ce n'est pas sans hésitation que nous avons classé ici cette espèce, que RIVAS-MARTÍNEZ (1969) inclut dans les caractéristiques, en Espagne des Vaccinio-Piceetalia; donc parmi les taxons d'origine boréale, alors qu'OBERDORFER (1962) la considère comme un élément préalpin-(altaïque)-subméditerranéen. On a l'impression que cette espèce est traitée de méridionale par les gens du Nord et de boréale par ceux du Midi. Quoiqu'il en soit, elle accompagne souvent l'amélanchier dans ses stations et les phytosociologues ont décrit un Cotoneastro-Amelanchieretum qui fait partie du Berberidion (cf. OBERDORFER 1962). Nous nous sommes demandé si le *Cotoneaster integerrima* ne se comporterait pas peut-être comme son fidèle compagnon l'amélanchier. Or chez la première espèce, nous avons également décelé une race diploïde (FAVARGER 1969). Nous avons pu dresser une carte de répartition, encore très incomplète, basée sur 27 numérations chromosomiques (fig. 3). Avec la distribution des races d'*Amelanchier*, il y a des analogies évidentes: présence de diploïdes aux Pyrénées orientales et aux Alpes austro-occidentales; présence quasi exclusive du tétraploïde au nord des Alpes (si l'on excepte la localité du Crêt-de-la-Neige), coexistence des deux races dans la région Savoie-Valais. Mais l'aire de la race diploïde de *Cotoneaster integerrima* semble plus restreinte, et plus nettement occidentale. Dans les Alpes, les deux races de *Cotoneaster* se comportent apparemment à la manière des pseudo-

---

[1] Nous remercions cordialement notre collègue et ami le professeur J. MIÈGE des facilités qu'il nous a offertes dans l'institution qu'il dirige avec tant de compétence.

[2] Le doute vient aussi du fait que la carte de répartition des deux races est encore hélas très ncomplète.

vicariants du type occidental-oriental (FAVARGER 1962b). Mais les contours des aires seront peut-être modifiés, lorsque nous aurons pu étudier un nombre plus élevé de populations. En particulier, il n'est pas exclu que la race diploïde croisse dans les Balkans et en Turquie, puisque GLADKOVA (1968) a décelé un individu triploïde en Crimée. D'autre part, il est vraisemblable que dans le domaine alpien (du moins dans les Alpes centrales et occidentales) les deux "races" se rencontrent dans le même territoire mais avec des exigences synécologiques différentes.

Au point de vue morphologique, les populations diploïdes se signalent souvent par leur caractère microphylle; mais ce critère est très relatif. En revanche, il y a une assez bonne corrélation entre la taille des graines et la valence chromosomique. Nous pensons, comme dans l'exemple précédent, que les deux "races" de *Cotoneaster* doivent être érigées en sous-espèces. Il reste à régler le problème de la nomenclature auquel nous nous attaquerons prochainement.

En résumé, les trois espèces méditerranéo-montagnardes étudiées ci-dessus présentent chacune des populations diploïdes et tétraploïdes, les premières ayant une distribution nettement plus méridionale que les deuxièmes.

Aethionema saxatile (L.) R. Br.

Le genre *Aethionema* est un genre essentiellement méditerranéen, ou plus exactement oro-méditerranéen. Dans l'espèce collective *Aethionema saxatile* (L.) R. Br. (au sens où l'entend Flora Europaea), on ne connaissait que des formes tétraploïdes ($2n = 48$, cf. LARSEN 1955 et PUECH 1963 et 1968). Nous avons découvert (FAVARGER 1969) des populations diploïdes dans le Queyras; de son côté KÜPFER (1971) en a observé en Espagne. En nous appuyant sur les comptages des auteurs précités et sur ceux que nous avons effectués depuis, nous avons tenté de représenter la distribution sur une carte encore très incomplète. Le partage des races diploïdes et tétraploïdes se présente ici tout autrement que dans les trois exemples précédents. Les populations tétraploïdes se rencontrent à la fois au nord et au sud des diploïdes. Cette particularité se comprend mieux peut-être si l'on tient compte des altitudes (tabl. 1). On voit en effet que d'une manière générale, les diploïdes croissent à des altitudes comprises entre 1000 et 2000 m, alors que les tétraploïdes vivent en plaine ou dans les basses montagnes (jusque vers 1300 m: Caussols).

L'Aethionema saxatile est une espèce oro-méditerranéenne, sans doute très ancienne, à aire disjointe (carte dans MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965), dont les populations primitives doivent être recherchées dans les montagnes [1]. Les stations de basse altitude en Ligurie, près de Naples et dans les Causses représentent sans doute un habitat secondaire colonisé par les tétraploïdes. Les relations génétiques réelles sont l'inverse de celles qu'ont admises les auteurs, par ex. MARKGRAF (1958) qui écrit à propos de l'espèce: "ist nordmediterran verbreitet ... und dringt nur von dort aus in die Alpen ein." A l'appui de l'hypothèse d'une origine montagnarde, on peut mentionner la présence dans les Alpes graies d'un endémisme: l'*Aethionema thomasianum* Gay, également diploïde (cf. FAVARGER 1965).

[1] Il est probable que les populations d'Afrique du Nord (1600-3400 m) sont diploïdes.

Diploïdes		*Tétraploïdes*	
Alpe Bolla	1030 m	Saint-Guilhem le Désert	120 m
Clapière sur Ceillac	1800 m	Budapest	200 m
Pic de la Bonaigua	1850 m	Millau	360 m
Dornajo	2000 m	Sainte-Enime	400 m
		Minute	550 m
		Notre-Dame-des-Anges	770 m
		Triora Loreto	790 m
		Plateau de Caussols	1300 m

Tableau 1. — Relevé des populations diploïdes et tétraploïdes connues d'*Aethionema saxatile* (L.) R. Br.

Nous n'avons pas encore eu le temps d'établir une corrélation entre les données cytologiques et la morphologie des divers taxons infraspécifiques décrits chez l'*Ae. saxatile*. Cette étude d'ailleurs s'avère assez difficile.

En résumé, si dans les trois premiers exemples de taxons méditerranéo-montagnards, les populations tétraploïdes possèdent une aire plus nordique que les populations diploïdes, il n'en est pas de même chez l'*Aethionema saxatile* que KÜPFER (1971) range dans une catégorie de taxons dont les formes primitives diploïdes sont des orophiles pyrénéo-alpiennes [1], tandis que les populations polyploïdes, plus récentes, sont planitiaires. A cette catégorie appartiennent les *Lotus alpinus* et *corniculatus*, le *Rhynchosinapis cheiranthos* s.l. et peut-être le *Festuca paniculata*.

Le problème des rapports entre les groupes de taxons répandus à la fois dans la région méditerranéenne et en Europe centrale a été abordé déjà par de nombreux caryologistes. En plus des exemples en quelque sorte "classiques", tels le *Capsella bursa-pastoris* (SHULL 1937; NEGODI 1950), le *Rumex acetosella* (LÖVE 1944, 1954), les *Poa exilis* et *annua* (NANNFELDT 1937; TUTIN 1952), le *Dactylis glomerata* s.l. (STEBBINS & ZOHARY 1959), l'*Arrhenatherum elatius* et le *Phalaris arundinacea* (LITARDIÈRE 1949), le *Poa trivialis* (GUINOCHET 1942-1943) [2] etc. qui tous correspondent plus ou moins au schéma illustré ci-dessus, il nous a paru intéressant de rechercher dans la bibliographie moderne des exemples de distribution comparables à ceux que nous avons présentés. Voici les plus frappants:

Diploïdes	*Polyploïdes*
Espèces hygrophiles	
Veronica anagalloides Guss. [3] (Méditerranée).	*Veronica anagallis-aquatica* L. [3] (Méditerranée et Europe centrale).

[1] L'aire des diploïdes atteint souvent aussi la Sierra Nevada.

[2] Il faut reconnaître que dans la plupart des exemples dits "classiques", il n'existe pas de carte de distribution des taxons di- et polyploïdes (sauf par exemple pour les *Dactylis* (STEBBINS & ZOHARY, 1959).

[3] Cf. BJORKQVIST & AL. (1969); AFANASIYEVA & MESHKOVA (1961).

Diploïdes	*Polyploïdes*
Espèces des enclaves à végétation xérothermique	
Clypeola Jonthlaspi L. subsp. *microcarpa* Arc.[1] (Méditerranée).	*Clypeola Jonthlaspi* L. subsp. *macrocarpa* Fiori [1] (Méditerranée, remonte au Nord jusqu'au Valais [2]).
Alyssum alyssoides (L.) L. var *depressum* (Schur) Dudley [3] (Roumanie, Hongrie, Bulgarie, Grèce).	*Alyssum alyssoides* var. *alyssoides* [3] (Europe méridionale et centrale, Afrique du Nord, Asie occidentale).
Tulipa australis Link [4] (Europe méridionale).	*Tulipa silvestris* [4] (Europe méridionale et centrale; en partie peut-être subspontané).
Veronica triloba Opiz [5] (Asie mineure, Balkans jusqu'en Autriche, Var).	*Veronica hederifolia* L.[5] (Europe méridionale et centrale).

A noter que le dernier couple de taxons n'appartient pas à la flore des prairies sèches; ces véroniques se comportent en partie, comme des archéophytes.

Deux autres exemples très suggestifs ont été découverts récemment par LÖVE & LÖVE (1969) dans la flore espagnole, à savoir: *Phragmites communis* (s.l.) à $2n = 36$ et *Pteridium aquilinum* à $2n = 52$.

Certes, il ne manque pas d'exemples où les règles de la distribution paraissent inversées: à l'exemple du *Moehringia pentandra* [6] déjà cité par TISCHLER & WULFF (1953-1963), on pourrait ajouter le complexe du *Mercurialis annua* (DURAND 1963), celui du *Leucanthemum vulgare* (VILLARD 1971) et peut-être celui des *Arum maculatum* et *italicum* (BEURET, à l'étude). Il y a enfin l'exemple très curieux du *Globularia elongata* Hegetschw. (= *G. aphyllanthes* Cr.) diploïde en Europe centrale, alors que le taxon tétraploïde correspondant, *G. vulgaris* L., existe à la fois dans la région méditerranéenne et aux îles d'Aland et de Gotland (cf. LARSEN 1957 et SCHWARZ 1963). Mais à tout prendre ces cas sont moins nombreux que les premiers.

4. Considérations générales

S'il paraît certain aujourd'hui que la distribution relative des taxons diploïdes et polyploïdes d'une même espèce collective dépend avant tout de facteurs inhérents au groupe considéré, en revanche lorsqu'on observe dans une série d'espèces appartenant aux groupes systématiques ou écologiques les plus divers des faits de distribution

[1] Cf. BONNET (1963).

[2] La preuve définitive de la valence tétraploïde des populations du Valais n'a pu encore être fournie.

[3] Cf. CONTANDRIOPOULOS (1969).

[4] Selon TISCHLER & WULFF (1953-1963); GAGNIEU & LINDER (1951, 1953, 1955).

[5] D'après FISCHER (1967); cf. aussi BREISTROFFER, CHARPIN & GREUTER (1970).

[6] Pour autant qu'on puisse tirer parti de comptages fort peu nombreux !

analogues, on est tenté de les rapporter à une même cause générale. C'est ainsi d'ailleurs que procèdent les chorologistes lorsqu'ils s'efforcent de distinguer des "éléments" floristiques. Or dans le cadre où nous avons placé nos recherches, la cause générale semble bien être l'influence des glaciations. En 1942 déjà, GUINOCHET écrivait à propos du genre *Poa*: "le berceau des espèces eurasiatiques actuelles est vraisemblablement le Bassin méditerranéen qui a dû servir de refuge aux types anciens de ce genre pendant les glaciations quaternaires". Si le terme de "berceau" ne nous paraît pas approprié à tous les genres que nous avons étudiés, celui de refuge aux périodes glaciaires convient certainement à tous les cas.

Il paraît nécessaire de bien distinguer deux notions différentes: celle d'un centre d'origine (Entwickelungszentrum) méditerranéen qui convient fort bien aux genres *Blackstonia*, *Centaurium*, *Petrorhagia* et *Anthyllis* (section *Oreoanthyllis*), et celle de refuge pendant les glaciations qui s'applique aux genres ci-dessus mais aussi aux cas des *Amelanchier* et *Cotoneaster*.

Soucieux d'interpréter aussi les cas de distribution inverse, GUINOCHET (op. cit) se demande si exceptionnellement les polyploïdes n'ont pu donner naissance à des diploïdes. Cela nous paraît amplifier un peu trop le rôle de "berceau" attribué à la région méditerranéenne. D'autre part, CARLBOM (1969) a récemment rompu des lances en faveur de l'origine des diploïdes à partir de polyploïdes, ce qui nous oblige à examiner les phénomènes de près. Si un tel retour en arrière n'est pas à exclure "a priori", il paraît bien difficile (pour ne pas dire plus) d'admettre que les populations relictuelles à aire disjointe des *Blackstonia acuminata* et *perfoliata*, ou bien les *Centaurium favargeri*, *gypsicola*, etc. sont d'origine plus récente que les polyploïdes correspondants. Aucun phytogéographe sérieux ne pourrait souscrire à une telle idée, pas plus qu'il ne saurait prétendre que les *Petrorhagia* diploïdes de Corse et de Sardaigne sont issus des tétraploïdes du Valais ou de Hongrie! Dans le cas de l'*Amelanchier ovalis* subsp. *embergeri*, il convient de remarquer que son aire est vicariante de celle d'autres taxons méditerranéens (*A. cretica*, *A. integrifolia*, *A. parviflora*, cf. MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965) qui sont très vraisemblablement diploïdes. Tout le groupe (à l'exception du taxon tétraploïde) s'est différencié en Méditerranée, sans doute par spéciation graduelle. Nous croyons donc pouvoir affirmer que les taxons d'Europe centrale dont les correspondants diploïdes croissent dans la région méditerranéenne représentent bien des irradiations méditerranéennes.

L'hypothèse selon laquelle les colonies d'espèces thermophiles éparses en Europe centrale représenteraient les reliques des formes ancestrales holarctiques dont seraient issues les espèces méditerranéennes, conformément à l'opinion générale de MEUSEL, ne se vérifie donc pas. Mais MEUSEL n'a jamais prétendu que la flore méditerranéenne dérivait de la flore holarctique actuelle.

A quel moment les taxons diploïdes euméditerranéens sont-ils devenus polyploïdes et ont-ils atteint l'Europe centrale? La polyploïdie a-t-elle précédé, accompagné ou suivi la migration? Il n'est pas facile de répondre à ces questions. Deux hypothèses, comportant d'ailleurs des variantes, sont permises.

— Dans les genres *Centaurium* et *Blackstonia*, on constate qu'à l'heure actuelle les populations di- et polyploïdes ne s'excluent pas mutuellement dans le domaine

méditerranéen. On pourrait donc penser que les polyploïdes sont nés "par hasard" en Méditerranée et qu'à divers moments du tardiglaciaire ou du postglaciaire, les polyploïdes, plus souples et plus envahissants que les diploïdes, se seraient répandus en Europe centrale. Il y aurait donc eu sélection des plus hardis pour l'entreprise, un peu comme Gédéon choisissait ses guerriers parmi ceux qui buvaient l'eau du Jourdain dans le creux de leur main. Explication d'un darwinisme très orthodoxe (sauf la comparaison avec le juge d'Israël). Toutefois, comme l'a souligné ZELTNER (1970), cette hypothèse ne rend pas compte de la présence exclusive dans le sud de l'Italie des *Blackstonia perfoliata* et *Centaurium tenuiflorum* diploïdes.

— Les polyploïdes des genres *Blackstonia* et *Centaurium* ont pu prendre naissance aux confins nord de la Méditerranée pendant une des périodes glaciaires. Ils ont atteint l'Europe centrale lors d'un interglaciaire. La glaciation suivante les a refoulés plus ou moins profondément dans le territoire des diploïdes, sauf par exemple dans le sud de l'Italie.

Si nous nous appuyons avant tout sur la distribution de ces deux genres de Gentianacées, c'est qu'ils constituent actuellement, grâce aux recherches de ZELTNER, un des exemples les mieux documentés. Comme dans les autres genres que nous avons étudiés, il y a en général exclusion (ou si l'on veut pseudo-vicariance) entre les populations méditerranéennes et celles d'Europe centrale, nous sommes enclin à adopter plutôt la seconde hypothèse, avec cette différence que polyploïdisation et migration seraient chez ces espèces des phénomènes postglaciaires, ce qui rendrait compte du fait que les polyploïdes n'ont pas pénétré encore dans l'aire méditerranéenne des diploïdes.

Que la migration vers l'Europe centrale ait pu se faire aussi sans polyploïdisation, lors du dernier interglaciaire, est attesté par l'exemple du *Biscutella levigata* dont les populations diploïdes ont persisté le long des grands fleuves d'Allemagne et aux deux extrémités de l'arc alpin (cf. MANTON 1934, 1937; FAVARGER 1971). Chez cette espèce, la polyploïdisation des taxons de l'Europe centrale s'est faite au tardi- ou au postglaciaire, lors de la reconquête des Alpes par les populations relictuelles de l'Est et de l'Ouest.

Les cas de distribution "en sens inverse" des di- et polyploïdes s'expliquent, à notre avis, par le fait qu'il s'agit généralement ici de taxons holarctiques, de la ceinture boréoméridionale dont la pénétration en Méditerranée se serait faite, selon l'hypothèse de MEUSEL, au cours du tertiaire, avec accompagnement de polyploïdisation *(Mercurialis, Arum, Moehringia)*. Il ne faut pas oublier, d'autre part (et les recherches d'EHRENDORFER l'ont prouvé abondamment) que la région située au pied sud des Alpes fut soumise durant les glaciations à de nombreuses vicissitudes, d'où les races polyploïdes d'*Achillea*, de *Knautia* et de *Galium* nées par évolution convergente. C'est probablement cette explication qui convient au cas des *Leucanthemum* étudiés par M. VILLARD.

Le cas le plus difficile à interpréter est celui des deux espèces de *Globularia*. Le genre *Globularia* est incontestablement un genre méditerranéen. On peut imaginer que le *Globularia elongata* (2*x*) a envahi le sud de l'Europe au tertiaire de l'est à l'ouest

et a différencié à l'Ouest le tétraploïde *G. vulgaris*, un peu comme le *Petrorhagia prolifera* a produit le *P. nanteuilii* à une époque plus récente. Selon SCHWARZ (1963) le *G. vulgaris* serait plutôt né par amphidiploïdie entre le *G. elongata* et le *G. spinosa* (Espagne). Quoi qu'il en soit, le tétraploïde *G. vulgaris* a dû se répandre en Europe occidentale et atteindre les îles suédoises avant les glaciations ou pendant un interglaciaire, sinon, comme le remarque SCHWARZ (1963: 11), on devrait trouver des localités intermédiaires en Europe centrale. Au cours de la glaciation würmienne, le *G. vulgaris* a été anéanti en Europe centrale et son aire a été coupée en deux (Pyrénées orientales, Basses-Alpes; Oeland et Gotland) tandis que le *G. elongata* se réfugiait au sud-est de l'Europe pour envahir à nouveau le continent au tardiglaciaire. Cette hypothèse, envisagée par SCHWARZ, se heurte à une difficulté: le maintien durant la glaciation würmienne du *Globularia vulgaris* aux îles suédoises. C'est pourquoi BRAUN-BLANQUET (1963) envisage une immigration à l'atlantique, ce qui ne permet guère de comprendre l'étendue de la disjonction actuelle.

Dans un autre ordre d'idées, nous ne voudrions pas qu'on nous fasse dire qu'en Méditerranée tous les taxons sont diploïdes ! La présence de races chromosomiques n'est pas un phénomène exceptionnel chez les espèces eu-méditerranéennes, et elle s'accompagne parfois de pseudo-vicariance du type occidental-oriental. Il suffit pour s'en convaincre de consulter le travail de ZELTNER ou bien les belles recherches des taxonomistes suédois sur le domaine égéen.

Enfin, les données exposées ci-dessus ne sont nullement en contradiction avec l'hypothèse de MEUSEL. Des genres comme *Amelanchier* et *Cotoneaster* dont le premier comprend de nombreuses espèces en Amérique du Nord et le second en Asie, font vraisemblablement partie de la flore holarctique. Refoulé dans le domaine méditerranéen lors du refroidissement de la fin du tertiaire, l'*A. ovalis* s'y est différencié en plusieurs taxons vicariants *(A. cretica, A. integrifolia)* qui sont aujourd'hui eu-méditerranéens. Seule la race tétraploïde de *A. ovalis* a "regagné" l'Europe centrale, après les glaciations. Comme nous le disions au début, l'hypothèse de MEUSEL et celle des cytotaxonomistes s'appliquent à des époques différentes.

Conclusions

Nous avons montré sur une série d'exemples appartenant à des espèces hygrophiles à mésohygrophiles, xérophiles et méditerranéo-montagnardes, que les sippes qui ont colonisé l'Europe centrale sont polyploïdes, alors que les taxons diploïdes correspondants habitent exclusivement la région méditerranéenne ou les chaînes de montagnes proches de la Méditerranée. Certaines espèces méditerranéo-montagnardes telles que l'*Aethionema saxatile* sont diploïdes en montagne, polyploïdes dans les régions basses, au sud et au nord du territoire des diploïdes.

Nous avons ensuite comparé ces exemples à ceux mis en évidence par d'autres auteurs, et aux exemples, moins fréquents, de distribution inverse. Nous en tirons la conclusion que les taxons subméditerranéens ou méditerranéo-montagnards qui ont colonisé l'Europe centrale sont souvent d'origine plus récente que les taxons diploïdes

correspondants qui, aujourd'hui encore, peuplent le bassin méditerranéen. L'immigration des premiers vers le nord est vraisemblablement postglaciaire ou dans certains cas interglaciaire. Les groupes étudiés n'appartiennent pas tous à des souches mésogéennes; les genres *Amelanchier* et *Cotoneaster* se rattachent probablement à l'élément holarctique. Des espèces telles que l'*Amelanchier ovalis* et le *Cotoneaster integerrima* ont été refoulées dans la région méditerranéenne au cours des glaciations et ont engendré des races polyploïdes qui seules se sont répandues vers le centre et le nord de l'Europe après les glaciations. Le bassin méditerranéen représente donc à la fois un centre d'origine et un territoire de refuge, ou pour certaines espèces un territoire de refuge exclusivement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AFANASIYEVA, N. G. & L. Z. MESHKOVA (1961) Primenenie kario-geograficheskova issledovaniya k filogenii roda Veronica L. *Bot. Žurn.* 46: 247-259.

BALL, P. W. & V. H. HEYWOOD (1962) The taxonomic separation of the cytological races of Kohlrauschia prolifera (L.) Kunth sensu lato. *Watsonia* 5: 113-116.

— & V. H. HEYWOOD (1964) A revision of the genus Petrorhagia. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 3: 121-172.

BJÖRKQVIST, J., R. VON BOTHMER, Ö. NILSSON & B. NORDENSTAM (1969) Chromosome number in Iberian Angiosperms. *Bot. Not.* 122: 271-283.

BÖCHER, T. W., K. LARSEN & K. RAHN (1953) Experimental and cytological studies on plant species. I. Kohlrauschia prolifera and Plantago coronopus. *Hereditas* 39: 289-304.

BONNET, A. L. M. (1963) Contribution à l'étude caryologique de Clypeola jonthlaspi L. *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 15: 29-40.

BRANDT, J.-P. (1952) Contribution à la cytologie du genre Veronica. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 75: 179-188.

BRAUN-BLANQUET, J. (1961) Die inneralpine Trochenvegetation von der Provence bis zur Steiermark. *Geobot. Selecta* 1, X, 273 pp.

— (1963) Das Helianthemo-Globularion, ein neuer Verband der baltischen Steppenvegetation. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel Zürich* 37: 27-38.

BREISTROFFER, M., A. CHARPIN & W. GREUTER (1970) Sur quelques plantes "steppo-continentales" rares et critiques du Sud-Est de la France. *Candollea* 25: 89-103.

BRIQUET, J. (1900) Les colonies végétales xérothermiques des Alpes Lémaniennes. *Bull. Murith. Soc. Valais. Sci. Nat.* 28: 125-212.

— (1906) Le développement des flores dans les Alpes occidentales. In: *Résultats scientifiques du Congrès international de botanique de Vienne 1905*: 130-173. Jena.

CARLBOM, C. (1969) Depolyploidization, evolution and improvement of hexaploid bread wheat (Triticum aestivum L. em. Thell. ssp. vulgare (Vill., Host) Mac Key). *Hereditas* 62: 437-444.

CHODAT, R. (1902) Les dunes lacustres de Sciez et les garides. Etude de géobotanique. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 12: 15-58.

— & B. PAMPANINI (1902) Distribution des plantes des Alpes austro-orientales et plus particulièrement d'un choix de plantes des Alpes cadoriques et vénitiennes. *Le Globe* 41: 1-70.

CHRIST, H. (1879) *Das Pflanzenleben des Schweiz.* Zürich, XIV+488 pp.

CONTANDRIOPOULOS, J. (1969) Contribution à l'étude cytotaxinomique des Alysseae Adams de Grèce. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 79: 313-334.

DARLINGTON, C. D. & A. P. WYLIE (1955) *Chromosome atlas of flowering plants.* London, XX+520 pp.

DIELS, L. (1910) Genetische Elemente in der Flora der Alpen. *Bot. Jahrb. Syst.* 44, *Beibl.* 102: 7-46.

DURAND, B. (1963) Le complexe Mercurialis annua L. s. l.: une étude biosystématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 12, 4: 579-736.

ENGLER, A. (1879-1882) *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt.* Leipzig. 2 vol., 202+386 pp.

FAVARGER, C. (1962a) Contribution à l'étude cytologique des genres Minuartia et Arenaria. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 85: 53-81.

— (1962b) Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 297-410.

— (1965) Notes de caryologie alpine. IV. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 88: 5-60.

— (1966) Contribution à la cytotaxinomie du genre Petrorhagia (=Tunica). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 76: 270-278.

— (1968, -1969) Contribution à l'étude de la flore du Queyras: La vallée de Ceillac. *Monde Pl.* 360: 1-7; 363: 3-6.

— (1969) Notes de caryologie alpine. V. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 92: 13-30.

— (1971) L'exploration cytotaxonomique des flores alpinne et jurassienne. In: *Colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne.* Besançon (à l'impression).

— & P. CORREVON (1967) Mise en évidence de "races chromosomiques" chez Amelanchier. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 90: 215-218.

FISCHER, M. (1967) Beiträge zur Cytotaxonomie der Veronica hederifolia-Gruppe (Scrophulariaceae). *Österr. Bot. Z.* 114: 189-233.

GAGNIEU, A. & R. LINDER (1951, 1953, 1955) Matériel pour expérimentation et démonstration. *Jard. Bot. Strasbourg Index Seminum* 1951: 13; 1953: 7-8; 1955:19-22.

GERVAIS, C. (1966) Nombres chromosomiques chez quelques Graminées alpines. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 89: 87-100.

— (1968) Notes de cytotaxinomie sur quelques Avena vivaces. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 91: 105-117.

GLADKOVA, V. N. (1968) Kariologičeskoe izučenie rodov Crataegus L. i Cotoneaster Medik. (Maloideae) v svjazi s ikh sistematikoj. *Bot. Žurn.* 53: 1263-1273.

GUINOCHET, M. (1942) Recherches de taxonomie expérimentale sur la flore des Alpes et de la région méditerranéenne occidentale. I. Notes caryologiques sur quelques Graminées. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég.* 6: 209-220.

HALLIDAY, G. (1964) Bufonia. In *Flora europaea* 1: 132-133. Cambridge.

HEDBERG, I. (1961) Chromosome studies in Helictotrichon Bess. *Bot. Not.* 114: 389-396.

KÜPFER, Ph. (1969) Recherches cytotaxinomiques sur la flore des montagnes de la péninsule ibérique. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 92: 31-48.

— (1971) Liens génétiques entre les flores alpinne et pyrénéenne. In: *Colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne.* Besançon (à l'impression).

— & C. FAVARGER (1967) Premières prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264: 2463-2465.

LARSEN, K. (1955) Cytotaxonomical studies on the mediterranean flora. *Bot. Not.* 108: 263-275.

— (1957) Cytological observations on some species of Globularia. *Bot. Not.* 110: 265-270.

LITARDIÈRE, R. DE (1949) Observations caryologiques et caryosystématiques sur diverses Graminées, principalement de la flore méditerranéenne. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 2: 199-208.

LÖVE, A. (1944) Cytogenetic studies in Rumex subgenus Acetosella. *Hereditas* 30: 1-136.

— (1954) The foundations of cytotaxonomy. *Huitième Congrès international de botanique, Paris 1954. Rapports et communications parvenues avant le Congrès aux sections 9 et 10*: 59-66. Paris.

— & D. LÖVE (1969) Remarks on the cytotaxonomy of mediterranean plants. *V Simposio de Flora Europaea (20-30 de mayo 1967). Trabajos y comunicaciones*: 285-291. Sevilla.

MARKGRAF, F. (1958-1963) Berberidaceen-Resedaceen. In: G. HEGI, *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, ed. 2, vol. 4/1. München, VIII+547 pp.

MANTON, I. (1934) The problem of Biscutella laevigata L. *Z. Indukt. Abstammungs- Vererbungsl.* 67: 41-57.

— (1937) The problem of Biscutella laevigata L. II. *Ann. Bot. (London)* ser. 2, 1: 439-462.

MATTFELD, J. (1922) Geographisch-Genetische Untersuchungen über die Gattung Minuartia (L.) Hiern. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 15: 1-288.

MERXMÜLLER, H. (1952) *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen.* München, 105 pp.

MEUSEL, H. (1969) Die Beziehungen zwischen der mediterranen und der holarktischen Flora. *V Simposio de Flora Europaea (20-30 de mayo 1967). Trabajos y communicaciones*: 149-164. Sevilla.

— E. JÄGER & E. WEINERT (1965) *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora.* Vol. 1. Jena, 583+258 pp.

MOOR, M. (1936) Zur Soziologie der Isoëtetalia. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 20: 1-148.

NANNFELDT, J. A. (1937) The chromosome numbers of Poa sect. Ochlopoa and their taxonomical significance. *Bot. Not.* 37: 238-254.

NEGODI, G. (1951) Tetraploidi da Colchicina in Capella bursa pastoris Moench. *Atti & Mem. Accad. Sci. Modena*, ser. 5, 9: 25-39.

NUSSBAUMER, F. (1964) Nombres chromosomiques nouveaux chez les Caryophyllacées. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 87: 171-180.

OBERDORFER, E. (1962) *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete.* Stuttgart, 987 pp.

PARREAUX, J. (1971) Nombres chromosomiques de quelques espèces xérophiles du Jura. In: *Colloque sur la Flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne.* Besançon (à l'impression).

PUECH, S. (1963) Introduction à une monographie d'Anduze (Gard). Etude écologique et caryosystématique de quelques taxa Cévenols. *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 15: 125-129.

— (1968) Etude biosystématique de quelques taxons de la bordure Cévenole calcaire de la région d'Anduze (Gard). *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 19: 115-166.

RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1969) La vegetación de la alta montaña española. *V Simposio de Flora Europaea (20-30 de mayo 1967). Trabajos y comunicaciones*: 53-80. Sevilla.

SCHEERER, H. (1937) Experimentelle und zytologische Untersuchungen innerhalb der Veronica-Gruppe Pentasepala. *Flora* 131: 287-323.

SCHWARZ, O. (1963) Chromosomenzahlen, Lebensformen und Evolution der Gattung Globularia L. *Drudea* 3: 5-16.

SHULL, G. H. (1937) The geographical distribution of the diploid and double diploid species of Shepherd's Purse. In: *Nelson Fithian Davis Birthday Volume*. Boston (non vidi).

STEBBINS, G. L. & D. ZOHARY (1959) Cytogenetic and evolutionary studies in the genus Dactylis L. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 31: 1-40.

SAINT-YVES, A. (1931) Contribution à l'étude des Avena sect. Avenastrum (Eurasie et région méditerranéenne). *Candollea* 4: 353-504.

TISCHLER, G. & H. D. WULFF (1953-1963) *Allgemeine Pflanzenkaryologie*. Berlin, X+1227 pp.

TUTIN, T. G. (1952) Origin of Poa annua L. *Nature* 169: 160.

VILLARD, M. (1971) Contribution à l'étude cytotaxinomique et cytogénétique du genre Leucanthemum (Adams) em. Briq. et Cav. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 80: 96-188.

ZELTNER, L. (1970) Recherches de biosystématique sur les genres Blackstonia Huds et Centaurium Hill. (Gentianacées). *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 93: 1-164.

DISCUSSION

MARKGRAF cite l'exemple du *Vincetoxicum hirundinaria*, dont plusieurs sous-espèces nettement différentes (entre autres par la couleur de la corolle) se trouvent à l'état de relictes dans la partie septentrionale de la région méditerranéenne, alors que la sous-espèce *hirundinaria* (à fleurs blanches) croît dans presque toute l'Europe. Malheureusement le nombre des chromosomes, pour autant qu'il soit connu, est partout le même.

FAVARGER admet que la méthode d'étude qui se base sur le phénomène de la polyploïdie a des limites, puisqu'il existe des groupes où il n'y a pas de variation dans le nombre chromosomique. Même dans ces cas on peut essayer de démontrer, en comparant les caryogrammes, qu'il existe une forme primitive et que les autres en dérivent (ceci n'est pas, bien entendu, toujours réalisable). D'autres critères, d'ordre chimique par exemple, pourraient aussi fournir des indications sur le degré de primitivité ou d'évolution.

Suite à une question de VALENTINE, FAVARGER précise qu'il n'a pas examiné lui-même la méiose dans les cas présentés, mais que ZELTNER l'a fait pour les genres *Blackstonia* et *Centaurium*. Il n'a constaté que des bivalents, pas de multivalents. On aurait donc affaire, dans ces genres, à des allopolyploïdes.

VALENTINE souligne l'intérêt que présenterait une étude expérimentale des différences éco-physiologiques qui pourraient exister entre les différentes races chromosomiques. Cette étude sera entreprise, à partir de 1971, par les collaborateurs de FAVARGER, qui disposeront prochainement d'un phytotron.

Adresse de l'auteur: Institut de botanique de l'Université, Case postale 2, CH-2000 Neuchâtel 7.