Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique

Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève

Band: 20 (1972)

Artikel: Contribution à l'étude biosystématique du genre Erodium L'Hér. dans le bassin méditerranéesn occidental

Autor: Guittonneau, Guy-Georges

Kapitel: L'évolution du genre Erodium

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895681

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: 09.12.2025

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

4. L'ÉVOLUTION DU GENRE ERODIUM

4.1. Interprétations des résultats expérimentaux

4.1.1. Sur la caryologie

La caryologie nous a permis de mettre en évidence six espèces collectives:

- l'*E. chium* présente 20 (= *E. chium*) et 60 chromosomes (= *E. keithii*);
- l'*E. malacoides* a 20 (= subsp. *brevirostre*) et 40 chromosomes (= subsp. *malacoides*);
- l'*E. cicutarium* possède 20 (= *E. cicutarium* subsp. *ontigolanum*), 40 (= *E. cicutarium* s.s.) et 60 chromosomes (= *E. tocranum*);
- l'*E. microphyllum* a 20 (Sud Tunisien) et 40 chromosomes (Dj. Bargou);
- l'*E. carvifolium* présente 20 (= *E. carvifolium*), 40 (= *E. castellanum*) et 60 chromosomes (= *E. castellanum,* pinède Sierra Urbion);
- enfin, l'*E. daucoides* possède 40 (= *E. paui*), 60 (= *E. daucoides*) et 80 chromosomes (= *E. cazorlanum*).

Les taxons du bassin méditerrannéen occidental se répartissent actuellement en 47 diploïdes, 11 tétraploïdes, 6 hexaploïdes et un octoploïde. A l'aide de résultats partiels portant sur 9 diploïdes et 8 tétraploïdes, Warburg (1938: 193) avait conclu que le genre *Erodium* était d'origine récente: "The occurrence of hybridity in the genus affords additional evidence for its comparatively recent origin. It suggests further that hybridity may have played a part in the origin of the tetraploid species". Nos résultats ne permettent pas de confirmer l'hypothèse de Warburg, car actuellement seulement 27% des taxons sont poplyploïdes.

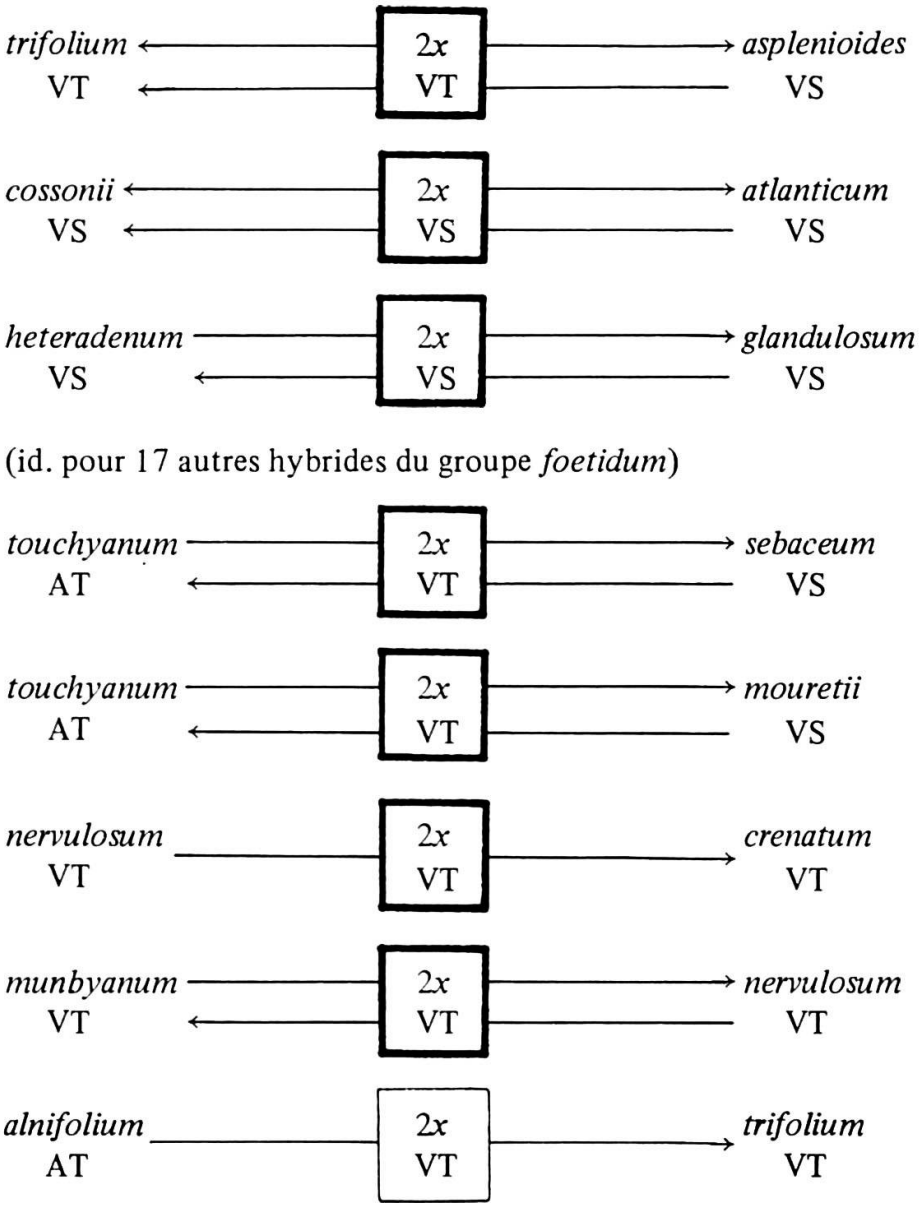
4.1.2. Sur la taxonomie expérimentale

Nous allons représenter les hybrides obtenus en fonction de la di- ou polyploïdie des parents, avec les conventions suivantes:

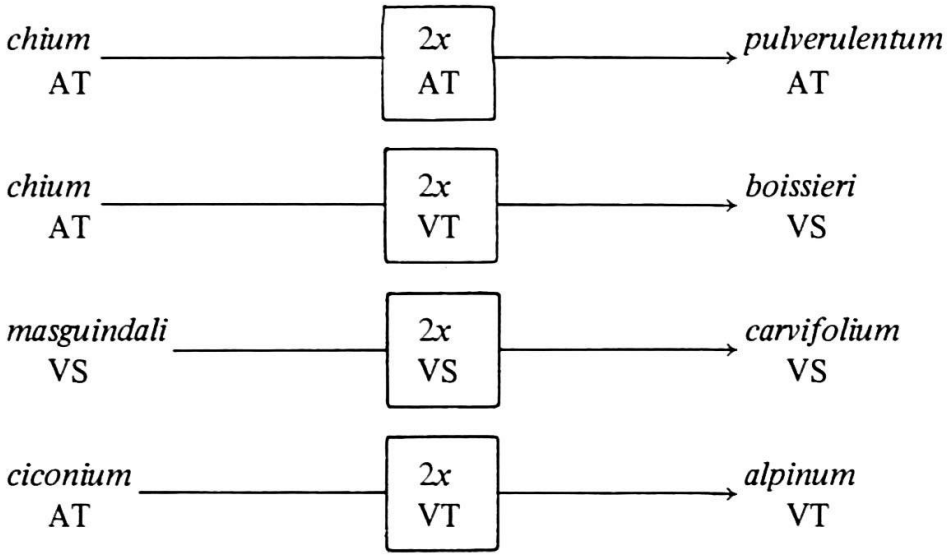
Hybrides fertiles — Hybrides stériles

A taxon annuel
V taxon vivace (pérennant)
T taxon à tiges annuelles bien développées
S taxon subacaule
⟶ la pointe de la flèche indique le parent mâle

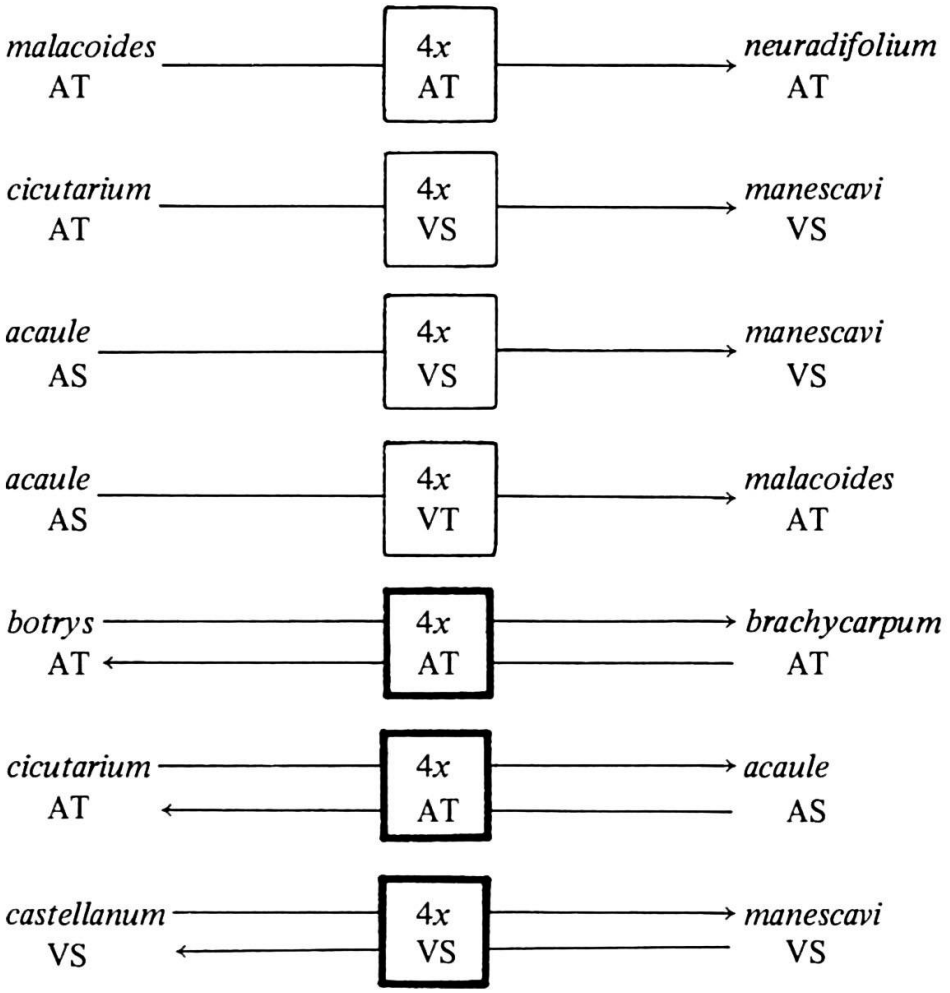
Hybrides réalisés entre taxons à 2x



(id. pour 17 autres hybrides du groupe *foetidum*)



Hybrides réalisés entre taxons à 4x



Hybrides réalisés entre taxons à 6x

tocranum AT → [6x AT] → *praecox* AT

Hybrides réalisés entre taxons à 2x et 4x

chium 2x AT → [3x AT] → *malacoides* 4x AT

pulverulentum 2x AT → [3x AT] → *neuradifolium* 4x AT

neuradifolium 4x AT → [3x AT] → *laciniatum* 2x AT

lebelii 2x AT → [3x AT] → *aethiopicum* 4x AT

cicutarium 4x AT → [3x AT] → *primulaceum* 2x AT

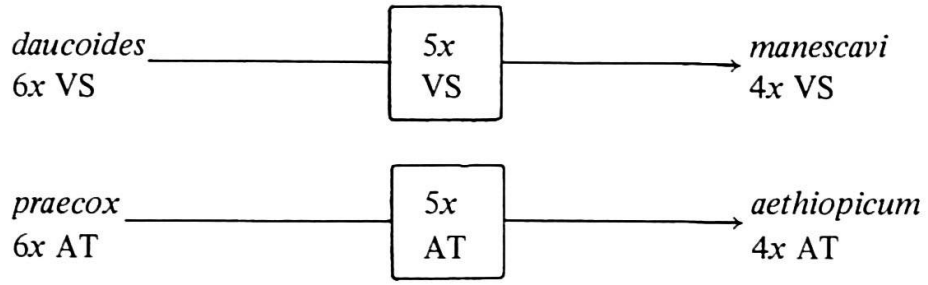
acaule 4x AS → [3x VS] → *rupicola* 2x AS

carvifolium 2x VS → *castellanum* 4x VS → [5x VS]

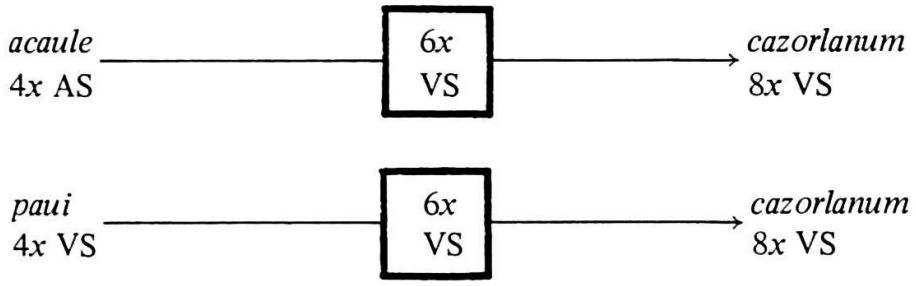
Hybrides réalisés entre taxons à 2x et 6x

keithii 6x AT → [4x AT] → *chium* 2x AT

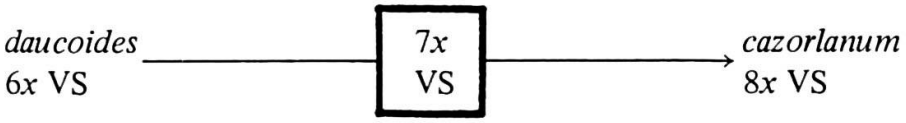
Hybrides réalisés entre taxons à 4x et 6x



Hybrides réalisés entre taxons à 4x et 8x



Hybrides réalisés entre taxons à 6x et 8x



Les caractères généraux des hybrides

Les hybrides fertiles sont en général réalisables dans les deux sens sauf pour quelques taxons du groupe *foetidum (E. rupestre, E. cheilanthifolium)* où des phénomènes d'incompatibilité doivent intervenir. Les hybrides stériles résultent de la réunion de chromosomes non homologues et pour se maintenir, ils devraient doubler leur nombre chromosomique.

D'autres faits ont pu être constatés:

– dans six hybrides réalisés entre des taxons annuels et vivaces, seul le pollen du taxon pérennant peut féconder le taxon annuel et l'hybride obtenu est tou-

jours vivace: *alnifolium* x *trifolium, chium* x *boissieri, ciconium* x *alpinum, cicutarium* x *manescavi, acaule* x *manescavi* et *acaule* x *cazorlanum;*

– deux hybrides obtenus entre des taxons annuels: *acaule* x *malacoides* et *acaule* x *rupicola* sont vivaces, tandis que les hybrides obtenus à partir de taxons pérennants sont toujours pérennants. De plus, la caulescence l'emporte en général sur la subacaulie lorsque les deux sont en opposition.

Ces expériences devraient être entreprises dans d'autres genres avant de pouvoir généraliser ces données. Néanmoins, cela ne semble pas être un cas particulier au genre *Erodium:* deux hybrides dans le genre *Geranium* sont repris par Knuth (1912) et le premier parent est annuel (p. 219: "*Geranium molle* x *pyrenaicum* = *G. luganense* Chenevard" et p. 220: "*Geranium pusillum* x *pyrenaicum* = *G. hybridum* Hausskn."). Ensuite, Gorenflot (1961) a réalisé des hybrides triploïdes vivaces en croisant le *Plantago coronopus* subsp. *commutata* (annuel à $2n = 20$) par le subsp. *eu-coronopus* (vivace à $2n = 10$), le croisement inverse n'ayant pas donné d'hybrides.

Le caractère annuel-vivace est probablement sous la dépendance de plusieurs gènes; ceux-ci ne sont certainement pas simplement juxtaposés, les deux états de ce caractère n'apparaissant pas dans les croisements entre taxons annuels et vivaces. Le phénotype obtenu résulte peut-être alors de l'interaction de deux génotypes à gènes complémentaires.

4.2. Interprétations de l'évolution du genre

4.2.1. Origine des nombres de base

Deux nombres de base seulement ont été mis en évidence: 9 et 10, ce dernier étant de beaucoup le plus fréquent et le plus largement répandu. Warburg (1938: 192) pense que le premier dérive du second: "...the chromosomes number $n = 10$ in the genus probably originated from primitive Geranioid type with $n = 7$ by reduplication of chromosomes... The number 9 in subsection *Absinthioidea* must be regarded as derived from this number by loss of a chromosome, as the subsection is morphologically advanced in being dioecious and geographically restricted, but not otherwise greatly different morphologically from the rest of the genus". Cet auteur faisant dériver les genres *Erodium* et *Geranium* du même type, il nous paraît indispensable de rappeler comment Warburg (l.c.: 154) interprète l'évolution du genre *Geranium* et des Géraniales dans leur ensemble:

– tous les taxons du genre *Geranium* dériveraient d'une souche unique sauf pour le *G. anemonifolium,* tandis que les espèces annuelles représenteraient des lignées bien à part pouvant avoir plusieurs origines;

– pour l'évolution des Géraniales, Warburg, (l.c.: 208) propose deux hypothèses. Dans la première, les Limnanthacées et les Basalminacées n'ont aucune relation avec les autres familles, Engler (1931) les plaçant d'ailleurs dans les Sapindales. Dans la seconde, il pense qu'il existe une direction évolutive par les Basalminacées, des Limnanthacées vers les autres familles, avec augmentation du nombre des chiasmata et des chromosomes. Mais les Limnanthacées ne représentent à l'heure actuelle qu'une petite famille de l'Amérique du Nord où tous les taxons sont annuels. De plus, une remarque peut être formulée pour la famille des Oxalidacées. Le nombre de base 7 provenant d'un *Limnanthes* à $x = 5$, revient ensuite à 5. Le genre *Oxalis* à $x = 5$ ne pourrait-il pas être considéré comme une base d'une lignée différente de celle des *Limnanthes?*

Mais la filiation du genre *Erodium* à partir d'un type géranioïde à $n = 7$ peut être mise en doute. S'il y a eu réduplication de certains chromosomes, pour $n = 10$ nous en aurions trois homologues de trois autres du génome $n = 7$. A la méiose, nous devrions avoir alors trois quadrivalents. Or les méioses des diploïdes (fig. 15, *37, 44* et *69*) ne présentent que dix bivalents n'ayant en général qu'une seule liaison. Pour les taxons à $n = 9$, les méioses sont également à neuf bivalents. En plus dans l'*E. alpinum* (fig. 15, *39*) à fleurs mâles, nous avons observé une liaison terminale entre un chromosome long et un court à la diacinèse: ils ne sont pas entièrement homologues mais cette liaison complémentaire assure cependant la régularité de la méiose.

Si l'on exclut une hypothétique évolution des chromosomes rédupliqués, il est plus logique de penser que les dix chromosomes proviennent de la réunion de deux génomes à $n = 5$ à la suite d'un croisement alloploïde suivi d'un doublement chromosomique. Les chromosomes sont courts et de forme peu variable dans le genre *Erodium* mais il est possible de reconnaître des chromosomes qui se ressemblent et qui pourraient provenir de la réunion de deux génomes ayant évolué différemment. Il faudrait d'ailleurs avoir inventorié tous les taxons du genre pour affirmer que ce nombre théorique $n = 5$ n'a jamais existé ou n'existe plus actuellement.

Dans le même ordre d'idées, nous pourrions obtenir $n = 9$ par l'addition d'un génome normal à $n = 5$ et d'un génome à $n = 4\,(5-1)$ provenant d'une anomalie méiotique. Des anomalies méiotiques avec perte ou gain d'un chromosome sont relativement fréquentes, mais les gamètes appauvris sont généralement aberrants. Par exemple la réunion de deux gamètes à $n = 9\,(10-1)$ ne pourrait donner des taxons vigoureux tel que celui de l'*E. ciconium* (à $n = 9$), mais ils pourraient être à l'origine de taxons à $n = 18$.

Les mitoses somatiques présentent parfois des mosaïques chromosomiques. Au cours de nos dénombrements, nous avons observé quelques cellules à $2n = 19$ *(E. guttatum)* et à $2n = 21$ *(E. glaucophyllum)* sur des taxons à $2n = 20$. Ces phénomènes sont parfois plus importants et Gorenflot (1968) a constaté que la variation, au lieu d'être au niveau des taxons, se situe à celui de l'individu et il émet l'hypothèse que "l'individu mosaïque à la même valeur qu'une population d'individus". Les nombres de base actuels ne sont donc pas insécables et ils pourraient provenir de la juxtaposition d'éléments différents. La résultante des combinaisons aléatoires correspondrait alors à l'évolution parallèle des caryotypes de Favarger (1962, 1967). Les directions évolutives se sont formées par alloploïdie et les mutations (ou translocations) géniques ou chromosomiques ont dû contribuer ensuite à l'étalement de la spéciation.

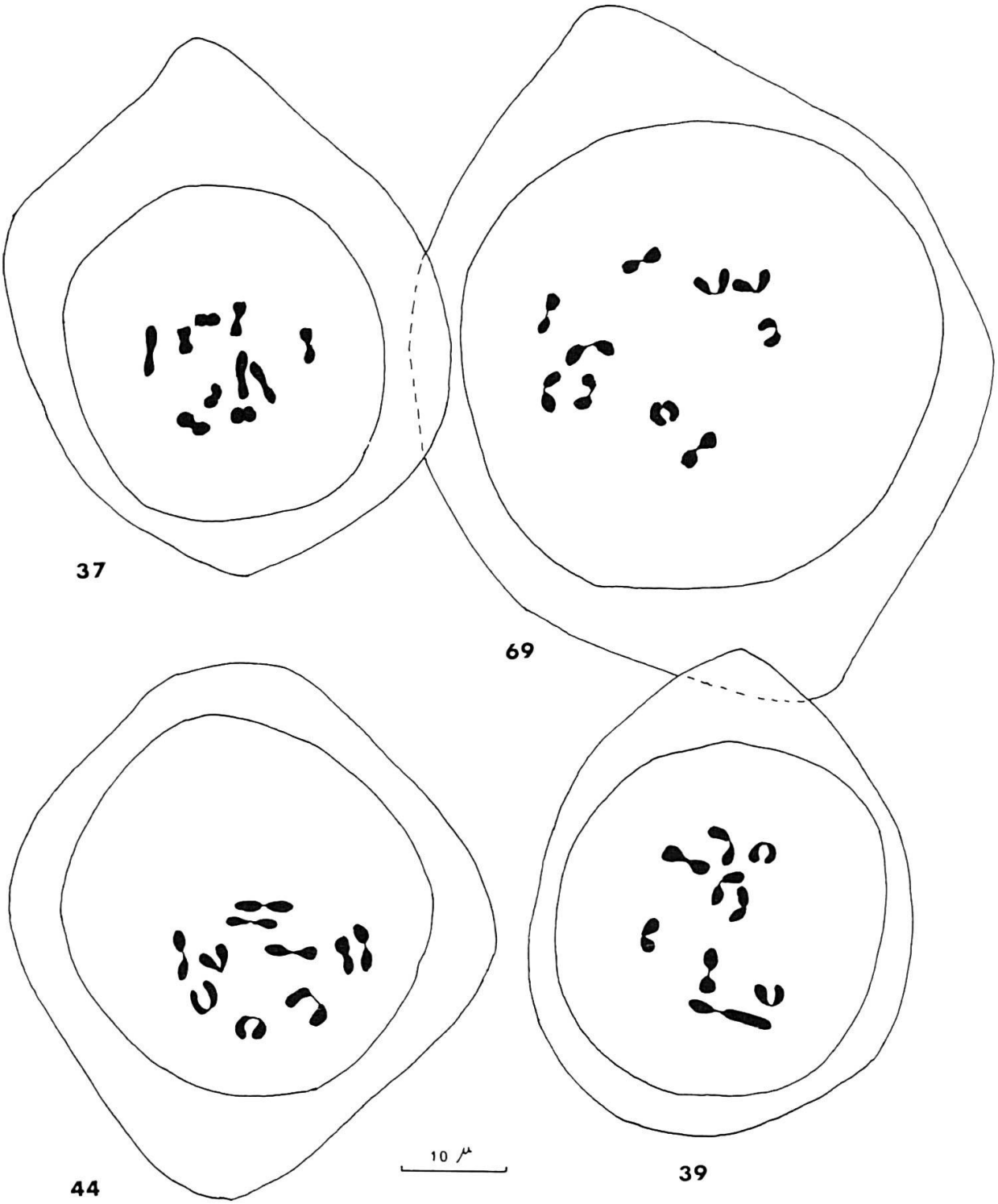


Fig. 15. – Méioses polliniques (en diacinèse) de quatre espèces diploïdes:
37. E. cossonii (subsect. *Malacoidea*): 10 bivalents; *39. E. alpinum* (subsect. *Absinthioidea*): 9 bivalents; *44. E. rupestre* (subsect. *Petraea*): 10 bivalents; *69. E. carvifolium* (subsect. *Romana*): 10 bivalents.

Diagramme général de l'évolution du genre Erodium (fig. 16)

En fonction des nombres chromosomiques haploïdes, il est possible de donner une interprétation de l'évolution du genre *Erodium*. Les hybrides stériles obtenus entre deux taxons à génomes différents ne peuvent se maintenir que s'ils doublent leur nombre chromosomique afin d'avoir des liaisons complémentaires à la méiose; c'est-à-dire que chaque niveau fertile peut être considéré comme une addition de deux génomes non homologues. Leur filiation est alors représentée par deux flèches qui précisent les lignées parentales. Le niveau $n = 20$ peut être réalisé par l'association de deux génomes à $n = 10$. Le niveau $n = 30$ peut provenir soit de la réunion de deux taxons à $n = 10$ et 20, soit de la fécondation d'un gamète réduit (n) avec un gamète non réduit ($2n$) d'un taxon à $n = 20$; cette double possibilité étant expérimentalement réalisable.

Par déduction, il est possible de retrouver deux génomes différents dans le niveau $n = 10$. L'ancêtre ou les ancêtres des taxons du genre avaient probablement des génomes à base théorique $n = 5$. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de les situer soit dans le genre *Erodium* comme nous le précisons avec des points d'interrogation, soit à partir d'un type géranioïde. D'ores et déjà, les différences morphologiques et génétiques entre les taxons du sous-genre *Plumosa* et du sous-genre *Barbata* sont trop grandes pour que ces deux groupes puissent dériver d'un seul type.

Il est intéressant de constater que chaque filiation présente des taxons vivaces et annuels. Dans le domaine du bassin méditerranéen occidental, les taxons du sous-genre *Plumosa* sont tous vivaces, mais des annuels existent au Moyen-Orient et en Amérique. Cependant, nous ne pouvons préciser actuellement si au niveau $n = 5$, les taxons étaient annuels ou vivaces.

Diagramme de l'évolution de la section Cicutaria

En fonction des nombres chromosomiques haploïdes, quelques taxons de la section *Cicutaria* sont représentés sur la figure 17. L'*E. praecox* à $n = 30$ des dunes d'Ontigola se trouvant à proximité des populations de l'*E. cicutarium* à $n = 10$ et $n = 20$, résulte probablement de l'hybridation de ces deux populations et d'un doublement chromosomique. Pour la petite population de l'*E. castellanum* à $n = 30$ de la pinède de la Sierra Urbion, il est possible qu'elle provienne de l'*E. castellanum* à $2n = 40$, par la fusion d'un gamète réduit avec un gamète non réduit: cette hypothèse nous est suggérée par l'hybride *E. carvifolium* x *castellanum* qui est à $2n = 50$ (10+40) et non à $2n = 30$ (10+20). Par contre, nous n'avons pu élucider l'origine de l'*E. daucoides* à $n = 30$: ou bien il provient de l'*E. paui* ($n = 20$) par la réunion d'un gamète normal avec un gamète non réduit (20+40), ou bien il dérive d'un croisement entre l'*E. paui* et d'un autre taxon à $n = 10$ qui n'a pas encore été mis en évidence, l'hybride (20+10) ayant subi ensuite un doublement de son nombre chromosomique. Il est donc possible de prévoir deux hypothèses pour l'origine de ce taxon, nos recherches ultérieures essaieront de résoudre ce problème.

Les représentations schématiques de nos essais d'hybridations dans les groupes *cicutarium* et *acaule* (fig. 4, 5, p. 67, 68) permettent de déduire des notions sur l'origine géographique des taxons. Les diploïdes sont situés essentiellement sur le pourtour

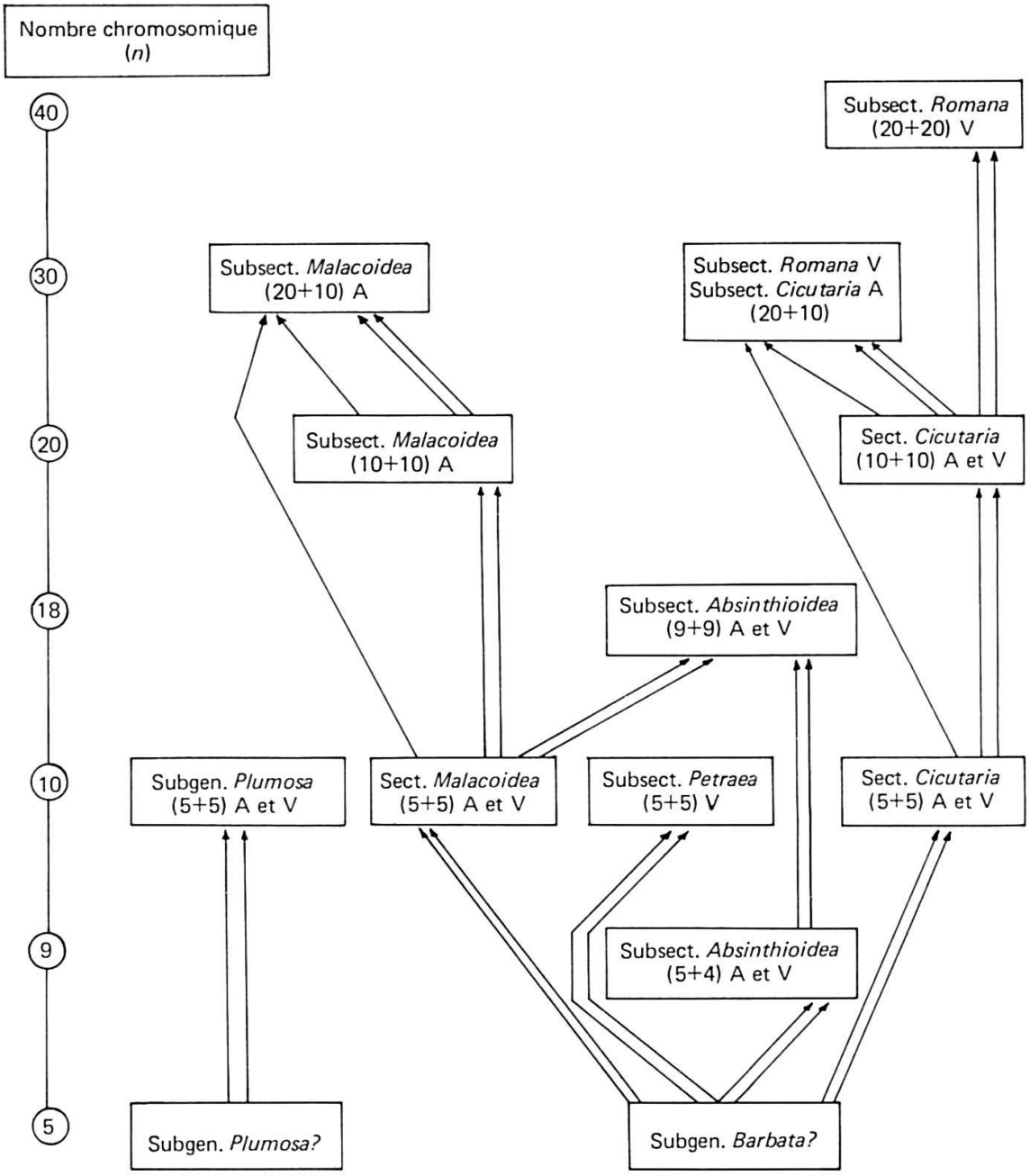


Fig. 16. – Diagramme général de l'évolution du genre *Erodium* (A = taxons annuels; V = taxons vivaces).

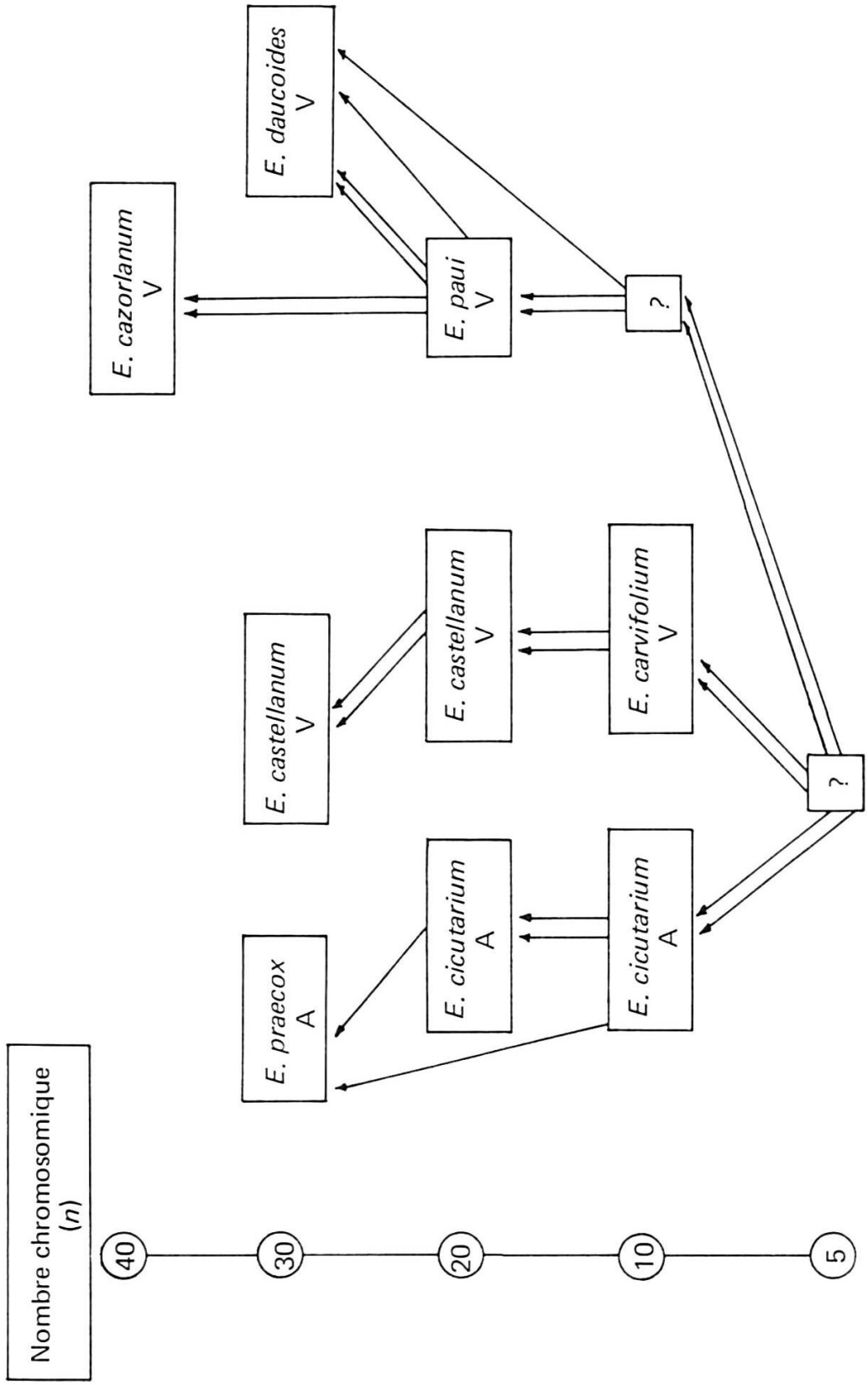


Fig. 17. – Diagramme de l'évolution de quelques espèces de la Sect. *Cicutaria* (A = taxon annuel; V = taxon vivace).

du bassin méditerranéen et les polyploïdes au centre des territoires. Nous sommes loin de l'interprétation de Löve & Löve (1943) pour qui la polyploïdisation était fonction de la latitude; il faut tenir compte aussi de la configuration des régions étudiées.

De plus, le groupe *acaule* peut être englobé au centre de celui du *cicutarium:* ces deux groupes formant la section *Cicutaria* ont donc très certainement une filiation commune. Cette section est ainsi bien distincte des sections *Malacoidea* et *Absinthioidea.*

4.2.2. Les données de la géobotanique

L'endémisme corrélatif de l'isolement sexuel et (ou) géographique, est très important dans le genre. Les espèces endémiques n'ont pas toutes la même origine et en utilisant la classification de Favarger & Contandriopoulos (1961), il est possible de distinguer:

– des schizoendémiques qui "résultent de la différenciation lente et progressive d'un taxon primitif dans les diverses parties de son aire". Ce sont les plus nombreux et ils représentent la majeure partie des taxons des séries de l'*E. trifolium (E. munbyanum, E. nervulosum,* etc.), de l'*E. asplenioides (E. atlanticum, E. cossonnii,* etc.), des sous-sections *Petraea (E. rupestre, E. heteradenum,* etc.) et *Chamaedryoidea (E. corsicum, E. sanguischristi,* etc.). Cependant, tous ces taxons sont certainement d'âges très différents: par exemple, les endémiques de la sous-section *Petraea* ne sont pas encore isolés sexuellement tandis que ceux de la sous-section *Chamaedryoidea* le sont complètement et ces derniers sont en voie de devenir des paléoendémiques;

– des patroendémiques qui "sont restés diploïdes (et partant primitifs) dans un territoire alors que dans les contrées voisines ils ont donné naissance à des taxons correspondants polyploïdes". C'est le cas pour l'*E. carvifolium* et l'*E. paui;*

– des apoendémiques qui sont des "formes végétales ayant pris naissance dans une région déterminée par polyploïdisation à partir d'un taxon plus largement répandu dans les contrées avoisinantes", tels que: *E. keithii, E. tocranum, E. castellanum, E. manescavi, E. daucoides* et *E. cazorlanum.*

Les taxons diploïdes à aire de répartition plus vaste ont probablement un rôle plus important que les endémiques dans la recherche des origines du genre. De très nombreuses espèces se retrouvent dans tout le bassin méditerranéen: *E. laciniatum, E. chium, E. salzmannii, E. moschatum, E. ciconium,* etc. Dans les zones steppiques à sahariennes, des taxons diploïdes du sous-genre *Barbata (E. touchyanum, E. garamantum, E. meynieri,* etc.) sont très largement répandus; dans ces mêmes régions nous avons tous les taxons du sous-genre *Plumosa* qui sont morphologiquement et génétiquement très isolés, ainsi qu'une espèce d'un genre voisin: le *Mansonia nivea.* Il est possible alors de penser que les zones steppiques de l'Afrique septentrionale et du Moyen-Orient représentent un des premiers centres de spéciation du genre *Erodium* qui remonte très certainement aux périodes prédésertiques. Les territoires très isolés comme la péninsule Ibérique, l'Italie, l'Afrique du Nord et

probablement la Grèce, la Turquie, etc., constituent autant de centres de spéciation secondaires qui sont à l'origine des espèces endémiques actuelles.

L'étude des taxons de la Méditerranée orientale s'avère indispensable pour compléter nos informations sur les origines et la spéciation du genre *Erodium;* en effet, dans cette zone se localisent de très nombreuses espèces et plus particulièrement les taxons de la sous-section *Absinthioidea* dont les nombres chromosomiques et les rapports génétiques sont en grande partie inconnus.