

**Zeitschrift:** Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 22 (1967)  
**Heft:** 1

**Artikel:** Contribution à l'étude caryologique des genres Cardaminopsis, Turritis et Arabis en Europe  
**Autor:** Burdet, Hervé M.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-880393>

### **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:** 18.02.2026

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

## Contribution à l'étude caryologique des genres *Cardaminopsis*, *Turritis* et *Arabis* en Europe

HERVÉ M. BURDET

Institut de botanique systématique  
Université de Genève

### RÉSUMÉ.

L'auteur de cette étude présente:

- la description et la comparaison de six méthodes normalisées pour les examens caryologiques.
- la récapitulation de tous les comptages chromosomiques précédemment publiés pour les espèces européennes des genres *Cardaminopsis*, *Turritis* et *Arabis*.
- le dénombrement des chromosomes dans 110 populations appartenant aux trois genres cités ci-dessus, avec en particulier pour la première fois les nombres chromosomiques de cinq espèces (*A. allionii*, *A. hornungiana*, *A. mollis*, *A. minor* et *A. verna*) et des nombres nouveaux pour quatre espèces (*A. caerulea*, *A. hirsuta*, *A. procurrens* et *A. vochinensis*).
- une évaluation caryométrique et statistique des rapports qui lient le volume nucléaire et les nombres chromosomiques dans *Arabis hirsuta* agg., qui fait apparaître la proportionalité de ces deux variables.
- une discussion des degrés de ploïdie dans le genre *Arabis* et du nombre de base ( $x = 4$ ) dans ce genre.
- accessoirement, des notes de nomenclature pour six espèces (*A. caucasica*, *A. caerulea*, *A. ciliata*, *A. minor*, *A. scabra* et *A. soyeri*), qui justifient l'emploi de noms ou citations d'auteurs différents de ceux qui figurent dans le plus récent traitement taxonomique (Jones in TUTIN et al. 1964); ainsi qu'une combinaison nouvelle (*A. ciliata* f. *incana*).

### ZUSAMMENFASSUNG.

Der Verfasser bringt in dieser Arbeit:

- Beschreibung und Vergleich von sechs standardisierten karyologischen Untersuchungsmethoden.
- eine Übersicht über sämtliche für die europäischen Vertreter der behandelten Gattungen bisher veröffentlichten Chromosomenzählungen.
- eigene Zählungen für 110 Populationen aus den drei erwähnten Gattungen, darunter insbesondere erstmals die Chromosomenzahlen von fünf Arten (*A. Allionii*, *A. Hornungiana*, *A. mollis*, *A. minor* und *A. verna*) und bisher unbekannte Zahlen für vier weitere Arten (*A. caerulea*, *A. hirsuta*, *A. procurrens* und *A. vochinensis*).

- karyometrisch-statistische Untersuchungen über das Verhältnis zwischen Kernvolumen und Chromosomenzahl im *A. hirsuta*-Aggregat, welche es gestatten, einwandfrei eine direkte Proportionalität zwischen diesen beiden Grössen nachzuweisen.
- eine Diskussion der Ploidiestufen in der Gattung *Arabis* und der Grundzahl  $x = 4$  in dieser Gattung.
- ausserdem Bemerkungen zur Nomenklatur von sechs Arten (*A. caucasica*, *A. caerulea*, *A. ciliata*, *A. minor*, *A. scabra* und *A. soyeri*), welche Abweichungen im verwendeten Namen oder Autorzitat gegenüber der neuesten taxonomischen Bearbeitung (Jones in TUTIN et al. 1964) begründen; sowie eine neue Kombination (*A. ciliata* f. *incana*).

#### SUMMARY.

The author, in this paper, deals with:

- The description and comparative study of six different methods of caryological examination.
- A recapitulation of all chromosome counts published so far for the european species of *Cardaminopsis*, *Turritis* and *Arabis*.
- Chromosome counts in 110 populations belonging to the above genera with, for the first time, the chromosome numbers of the following five species of *Arabis*: *A. allionii*, *A. hornungiana*, *A. mollis*, *A. minor* and *A. verna*; and new figures for the four following species: *A. caerulea*, *A. hirsuta*, *A. procurrens* and *A. vochinensis*.
- A caryometrico-statistical evaluation of the relation between nuclear volume and the number of chromosomes has been carried out in *A. hirsuta* agg., underlining the relationship between these two variables.
- A discussion on the degrees of ploidy in the genus *Arabis* and of the basic number ( $x = 4$ ) in this genus.
- Secondly; some notes concerning the nomenclature of six species (*A. caucasica*, *A. caerulea*, *A. ciliata*, *A. minor*, *A. scabra* and *A. soyeri*), justifying the use of epithets or authors' names other than those given in the most recent taxonomic treatise on the group (Jones in TUTIN et al. 1964), also a new combination (*A. ciliata* f. *incana*).

#### A. Introduction

La position systématique des taxa que couvre cette étude est controversée; les traitements taxonomiques que les auteurs leur donnent sont divers. Il semble dès lors intéressant de faire le point des connaissances que nous avons à leur sujet et de les élargir pour tenter de dégager les caractéristiques et les affinités de ces végétaux.

Cette étude se limite aux taxa représentés dans l'aire européenne telle qu'elle est décrite dans TUTIN et al. 1964. Dans ce travail, c'est une révision de la connaissance caryologique du groupe qui est tentée, d'un côté par la recapitulation de la littérature du sujet et de l'autre par des contributions originales. Les méthodes employées sont celles de la caryologie classique (dénombrement des chromosomes) et de la caryométrie (évaluation de leur taille).

L'auteur désire exprimer sa profonde gratitude à M. J. Miège, professeur ordinaire à l'Institut de botanique systématique de l'Université de Genève et directeur des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, qui a dirigé son travail, l'aidant de conseils fondés sur l'expérience et qui lui a donné accès à toutes les facilités dont disposent ses services.

M. W. Greuter, conservateur des collections botaniques de la Ville de Genève, a contribué à l'établissement d'une nomenclature correcte des taxa considérés; son

opinion dans des discussions amicales a toujours été fructueuse; qu'il en soit vivement remercié, ainsi que tous les chercheurs du Conservatoire botanique qui ont contribué, par leur dévouement, à l'aboutissement de ces recherches.

Nous tenons ensuite à exprimer notre gratitude à C. A. Burdet pour ses conseils précieux lors de l'approche mathématique des données caryométriques.

Nos remerciements vont encore à MM. A. Zimmermann et J. Iff, jardiniers-chefs au Jardin botanique de la Ville de Genève, qui nous ont assisté en rassemblant des graines de 110 provenances et en les faisant cultiver; à M<sup>lle</sup> L. Guibentif qui a assuré la présentation de toutes les figures et à M. P. Joguín qui s'est chargé des travaux de préparation typographique.

Finalement, nous tenons à remercier tous les instituts et jardins botaniques qui nous ont aidé en récoltant et en nous adressant des graines.

### *B. Données techniques*

#### MATÉRIEL.

Les échantillons sur lesquels ce travail se fonde ont des origines diverses:

- Des graines récoltées sur des plantes cultivées dans un jardin botanique, le plus fréquemment celui de Genève. Ce premier lot d'échantillons a servi surtout à des essais préliminaires destinés à établir les méthodes de coloration, de fixation et de germination les plus favorables.
- Des spécimens récoltés dans la nature, soit par les membres du personnel des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, soit par les membres de nombreux instituts et jardins botaniques d'Europe et d'Amérique.
- Une certaine quantité d'échantillons ont été prélevés sur des planches d'herbier. Les graines récoltées de cette manière ont germé dans les cas où elles n'étaient pas âgées de plus de 12 ans, où elles n'avaient pas subi de traitement de désinfection trop agressif et seulement dans les cas où les graines étaient parfaitement mûres lors de la récolte du spécimen.

Les déterminations de tous les spécimens reçus ont été vérifiées par comparaison avec un large échantillonnage de planches d'herbier. Les spécimens douteux ont été laissés de côté.

Toutes les graines que nous avons considérées ont été mises en culture au Jardin botanique de la Ville de Genève. Nous avons retiré de ces cultures des planches d'herbier susceptibles de servir d'étalon et de permettre toutes corrections éventuelles des premières déterminations.

#### NOMENCLATURE.

Dans ce travail, nous avons adopté la nomenclature usuelle dans les trois genres qui nous occupent, le plus fréquemment celle qui ressort de TUTIN et al. 1964. Dans quelques cas, nous avons procédé à des corrections lorsque l'erreur était évidente. Cependant les noms qui apparaissent ici doivent être considérés comme des hypothèses de travail et ne préfigurent en rien le traitement taxonomique que nous pourrions être amené à faire dans une étude ultérieure.



## GERMINATION.

Le but des cultures entreprises était de permettre le prélèvement de pointes de racines dont l'analyse cellulaire révélerait le plus grand nombre de mitoses possible.

Les graines ont été déposées dans des boîtes de Pétri contenant du coton hydrophile recouvert d'un papier filtre et imbibé d'eau de pluie.

Des essais comparatifs ont eu lieu en fonction des paramètres température (20°, 25°, 27°, 30° C) et illumination (lumière du jour ou obscurité totale).

Il découle de ces essais que la température de 27° C est la plus favorable. Elle permet une bonne germination des graines sans que l'envahissement des cultures par les moisissures, levures et bactéries soit aussi fort qu'à 30° C. L'obscurité totale a pour avantage de faire sortir la pointe de la radicule la première hors des téguments dans 95% des cas contre 80% en lumière du jour, de permettre un allongement plus prononcé de la radicule, ce qui facilite la récolte de sa pointe.

D'autre part, des essais tendant à mettre en évidence le rythme mitotique nyct-héméral ont montré que dans six espèces (*A. hirsuta*, *A. alpina*, *A. turrita*, *A. caerulea*, *T. glabra* et *C. arenosa*) le nombre de mitoses visibles dans un champ microscopique varie cycliquement en 24 heures, présente un maximum entre 12 et 13 heures et une seconde pointe aux environs de minuit.

Ce rythme mitotique est plus marqué en lumière du jour (mois de janvier). Il présente des maxima plus élevés et un niveau moyen de cinèse plus faible. A l'obscurité totale, ce rythme se maintient, mais moins nettement; le niveau moyen de cinèse, par contre, est légèrement plus élevé (fig. 1).

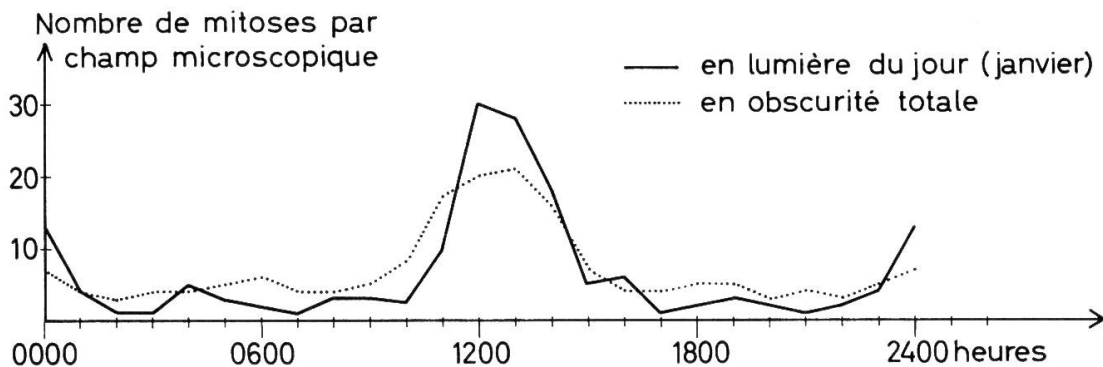


FIG. 1. — Rythme mitotique nyct-héméral dans le méristème apical de racines (moyenne de six espèces: *A. hirsuta*, *A. alpina*, *A. turrita*, *A. caerulea*, *T. glabra* et *C. arenosa*).

A la suite de ces essais, nous avons mis en culture tous les spécimens dans les conditions suivantes:

- en boîte de Pétri;
- sur coton hydrophile recouvert de papier filtre et imbibé d'eau de pluie;
- en obscurité totale;
- dans une étuve thermostatée à 27° C;
- prélèvement des pointes de racines entre 12 et 13 heures.

## PRÉTRAITEMENT.

Nous avons recouru, à l'occasion, à deux méthodes qui ont pour effet de contracter les chromosomes (LA COUR 1935, A. LÖVE & P. SARKAR ined.). Les espèces sur lesquelles ces essais ont été faits sont les suivantes: *Arabis alpina*, *A. caucasica*, *A. verna*, *A. serpyllifolia*, *Cardaminopsis petraea* et *C. arenosa*.

Le but des opérations décrites ci-dessous est l'obtention de plaques équatoriales métaphasiques bien lisibles où l'individualisation des chromosomes est plus poussée.

1. *Traitement au froid.*

- placer les boîtes de Pétri contenant les germinations 24 heures à 2° C;
- les fixer immédiatement à la suite de ce traitement.

Les contractions obtenues sont substantielles, mais le nombre de cinèses visibles diminue. D'autre part, certaines zones chromatiques se colorent plus intensément que d'autres, ce qui est loin de faciliter l'observation.

2. *Traitement au paradichlorobenzène.*

- Immerger les pointes de racines 4 heures durant dans une solution aqueuse saturée de paradichlorobenzène, à 15° C.

On observe une bonne individualisation des chromosomes, mais aussi une chute du niveau de cinèse et une disparition presque totale des stades métaphasiques.

En résumé, on ne peut attendre de ces prétraitements la solution des problèmes que posent certaines espèces délicates dans ce groupe. Il semble bien que la difficulté principale se situe au stade de la fixation qui doit être assez rapide et pénétrante pour bloquer les mitoses à la métaphase.

## FIXATION.

Nous avons essayé plusieurs solutions fixatives. Certaines assurent en même temps que la fixation un mordantage de la préparation et peuvent être suivies d'un traitement de maturation approprié.

A. *Acide acétique-alcool* (FARMER & MOORE 1905).

La recette usuelle est la suivante:

Acide acétique glacial	1
Ethanol pur	2-3

L'expérimentation montre que l'on peut accroître la proportion d'alcool au-delà de 3 jusqu'à 9 : 1 non sans avantage: la fixation est plus rapide et les images de métaphase sont nombreuses.

**B. Acide propionique-alcool.**

Acide propionique pur	1
Ethanol pur	2-5

L'acide propionique présente un avantage: l'hydrolyse du protoplasme qui caractérise les fixations acétiques et qui donne un aspect vaporeux au contenu des cellules est beaucoup plus faible avec l'acide propionique qui garde cependant un pouvoir fixateur égal. La fixation propionique donne une image plus lumineuse et plus contrastée.

**C. Fixateur de Hyde et Gardella (HYDE & GARDELLA 1953).**

- Préparer une solution de  $\text{FeCl}_3$ ; ajouter un léger excès de  $\text{NaOH}$ ; recueillir le précipité de  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ , le laver abondamment sur un filtre Büchner et le faire sécher lentement au dessiccateur. Cette préparation doit être conservée à l'abri de l'humidité (flacon scellé) au réfrigérateur.
- Dissoudre le  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  obtenu dans de l'acide propionique pur à raison de 4 grammes par litre.
- Mélanger cette solution à de l'éthanol pur dans la proportion de 1:3 et ajouter 10 ml d'acéto-carmin (BELLING 1926) pour chaque litre de fixateur.

Ce fixateur donne les meilleurs résultats; il assure toutes les qualités d'une fixation propionique. Le fer et le carmin mordancent efficacement la préparation. Ils se maintiennent facilement en solution dans le mélange.

Les pièces fixées par la méthode de Hyde et Gardella peuvent se conserver dans le fixateur une à trois semaines. Elles se conservent jusqu'à un an au réfrigérateur. Avant de procéder à la coloration, on peut accroître la maturation des pièces en les portant dans le liquide de fixation à une température de  $60^\circ \text{C}$  pendant 20 à 60 minutes. Une telle maturation permet de procéder à la coloration 60 minutes après la fixation.

**MORDANÇAGE.**

Pour procéder à des colorations au carmin, il est utile de joindre aux fixateurs **A** et **B** du fer et du carmin.

- a.** Pour préparer une coloration à l'acéto-carmin (BELLING 1926), on ajoutera au fixateur **A**:

acéto-carmin	10 ml/l
ac. acétique 45 %, saturé d'acétate de fer	5 ml/l

- b.** Pour préparer une coloration au carmin propionique on ajoutera au fixateur **B**:

carmin propionique	10 ml/l
acide propionique 45 % saturé d'acétate de fer	5 ml/l

**MATURATION.**

La maturation facilite l'écrasement des pièces et la répartition des cellules en couches unicellulaires lors des colorations par squash.

Pour les pièces fixées dans les fixateurs **A** et **B** et mordancées au fer et au carmin, la seule maturation possible est le maintien dans la solution de fixation pendant environ un mois à température ambiante. Ces pièces maturées ou non peuvent se conserver plus d'un an au réfrigérateur.

Les pièces fixées dans les fixateurs **A** et **B** sans mordantage particulier peuvent subir une maturation favorable si on les place 5 à 10 minutes dans une solution d'HCl 30 % et d'éthanol pur 1 : 1 ; il faut les rincer à la suite de ce traitement dans leur fixateur et procéder sans délai à leur coloration.

#### COLORATION.

Six techniques ont été essayées; elles passent par les étapes suivantes:

<i>Fixation</i>	<i>Mordantage</i>	<i>Maturation</i>	<i>Coloration</i>
<b>A</b>	—	HCl, éthanol 1 : 1	orcéine acétique
<b>B</b>	—	HCl, éthanol 1 : 1	orcéine propionique
<b>A</b>	<b>a</b>	délai d'un mois	acéto-carmin
<b>B</b>	<b>b</b>	délai d'un mois	carmin propionique
<b>C</b>	décrit sous C	décrite sous C	acéto-carmin
<b>C</b>	décrit sous C	décrite sous C	carmin propionique

Les colorations elles-mêmes se distinguent selon qu'elles sont au carmin ou à l'orcéine et selon qu'elles se déroulent en milieu acétique ou propionique. Les avantages et particularités de l'acéto-carmin sont discutés chez de nombreux auteurs (JOHANSEN 1940, GURR 1953, GRAY 1954).

L'orcéine a sur le carmin l'avantage de ne pas colorer les nucléoles, ni les membranes nucléaires, ni le cytoplasme. Seuls les chromosomes en mitose prennent la coloration. Ils n'ont pas tendance à se « sur-colorer » comme c'est fréquemment le cas avec le carmin. L'avantage d'une coloration en milieu propionique est surtout de limiter l'hydrolyse du protoplasme et le flou qui en résulte.

Le deuxième, le quatrième et le sixième programme sont donc plus avantageux, le sixième est en outre le plus rapide.

*Orcéine acétique* (LA COUR 1941, B. P. Kaufmann in CONN et al. 1960).

- Bouillir à reflux pendant 2 heures 1 g d'orcéine dans 100 ml d'acide acétique 45 %.
- Filtrer à froid.
- Diluer 1-2 fois avec de l'acide acétique à 45 %.

*Orcéine propionique* (F. H. Smith in CONN et al. 1960).

- Bouillir à reflux pendant 2 heures 1 g d'orcéine dans 100 ml d'acide propionique 45 %.
- Filtrer à froid.

*Acéto-carmin* (BELLING 1926).

- Bouillir à reflux pendant 2 heures 1 g de carmin dans 100 ml d'acide acétique 45 %.
- Filtrer à froid.

- Ajouter éventuellement à ce colorant quelques gouttes d'une solution d'acétate de fer dans de l'acide acétique 45 % (ou d'hydroxyde de fer dans de l'acide acétique 45 %).

*Carmin propionique.*

- Bouillir à reflux pendant 2 heures 1 g de carmin dans 100 ml d'acide propionique 45 %.
- Filtrer à froid.
- Ajouter éventuellement à ce colorant quelques gouttes d'une solution d'acétate de fer dans de l'acide propionique 45 % (ou mieux d'hydroxyde de fer dans de l'acide propionique 45 %).

Quel que soit le colorant employé, la marche à suivre est la même et toute l'opération s'effectue sur une plaque chauffante thermostatisée à 60° C.

- Poser une lame sur la plaque chauffante.
- Laisser tomber une goutte de colorant sur la lame.
- Noyer la pièce à colorer dans cette goutte.
- Ajouter une deuxième goutte de colorant et poser la lamelle.
- Ecraser du pouce (squash).
- Echanger le liquide compris entre lame et lamelle en ajoutant d'un côté de la lamelle et en absorbant à l'aide d'un buvard de l'autre. Faire passer de cette manière d'abord une goutte de colorant, puis 2-3 gouttes d'acide acétique ou propionique à 45 % selon la méthode choisie.
- Lorsque la différenciation est bonne, écraser à nouveau.

MONTAGE DURABLE DES PRÉPARATIONS PAR ÉCHANGE DE VAPEURS.

Il est très défavorable au maintien d'une bonne préparation d'appliquer une méthode nécessitant le décollement de la lame et de la lamelle. On peut procéder par contre de la manière suivante (BRIDGES 1937):

- Placer les préparations en position verticale, dans une toupine scellée dont l'atmosphère est saturée d'alcool, pendant 24 heures.
- Les faire passer dans une deuxième, puis une troisième toupine aux mêmes conditions et pour la même durée, de sorte qu'au sortir de la troisième toupine les préparations ne contiennent plus d'acide ou d'eau.
- Disposer les préparations à plat, déposer sur le bord de la lamelle une goutte d'Euparal Chroma 30440.
- Placer les préparations à plat dans une toupine scellée en atmosphère anhydre pendant une semaine.

La coloration demeure vive et le milieu reste limpide dans la mesure où l'acide et l'eau sont éliminés.

MICROSCOPIE ET MICROPHOTOGRAPHIE.

Les examens ont été effectués sur des microscopes Wild M 20 équipés d'un condensateur aplanétique-achromatique, d'objectifs semi-apochromats à la fluorite

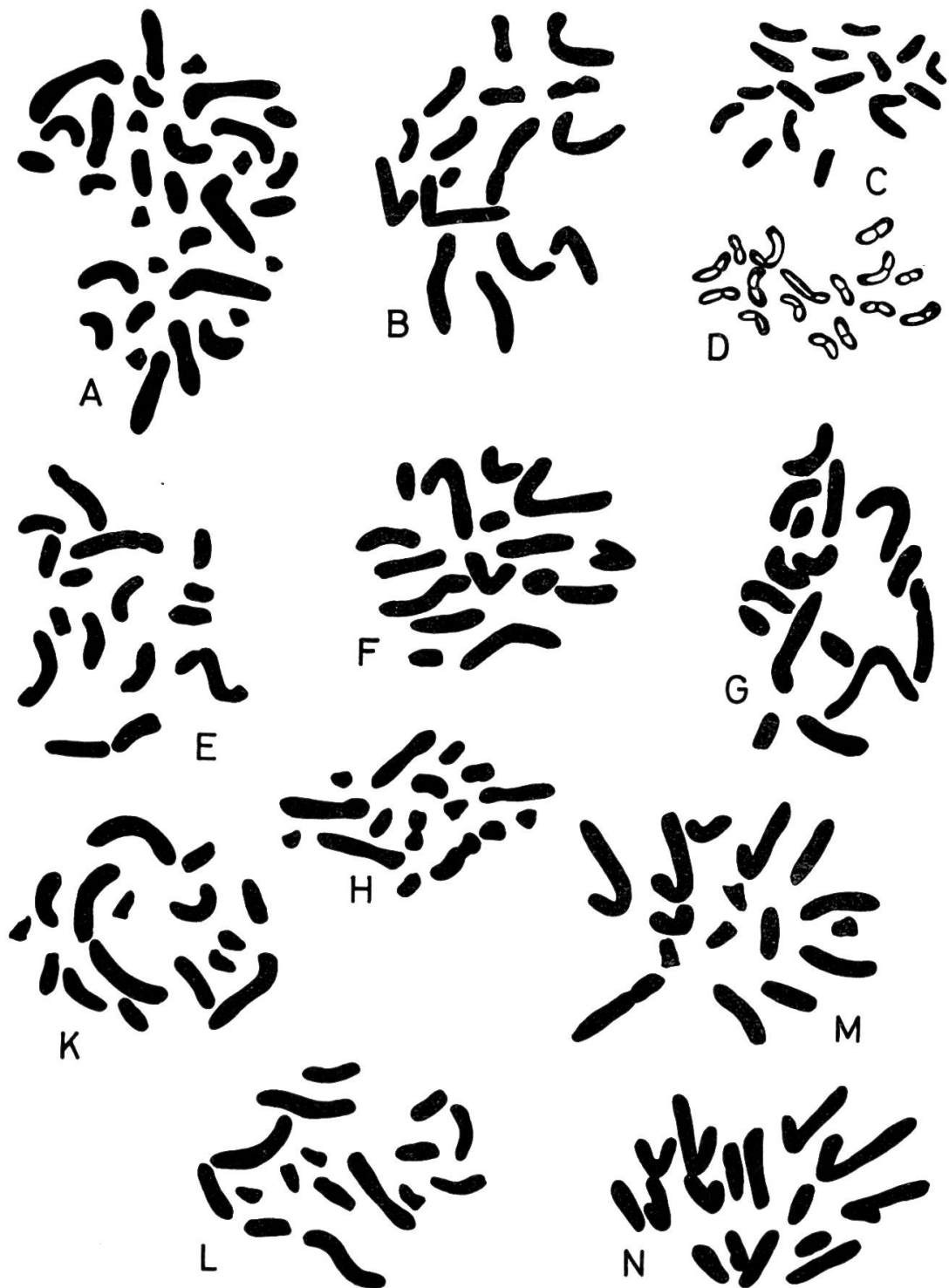


FIG. 2. — Plaques équatoriales mitotiques

a: *C. arenosa*, ar 3 ( $2n = 32$ ). b, c, d: *C. petraea*, pe 1 ( $2n = 16$ ). e: *A. alpina*, al 5 ( $2n = 16$ ). f: *A. alpina*, al 12 ( $2n = 16$ ). g: *A. alpina*, al 6 ( $2n = 16$ ). h: *A. alpina*, al 19 ( $2n = 16$ ). k: *A. caucasica*, cau 4 ( $2n = 16$ ). l: *A. caucasica*, cau 6 ( $2n = 16$ ). m: *A. caerulea*, cae 1 ( $2n = 16$ ). n: *A. caerulea*, cae 5 ( $2n = 16$ ).



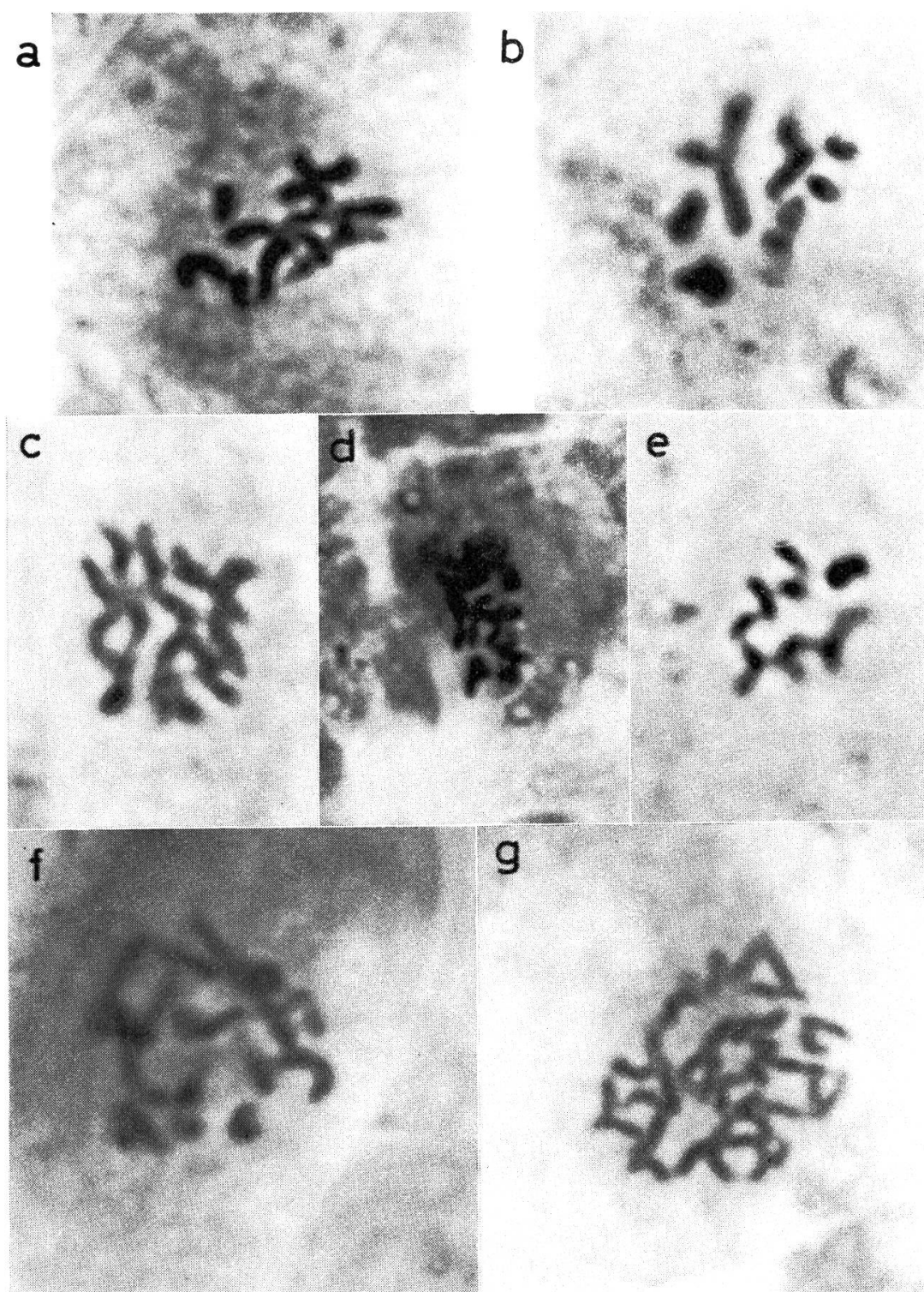


FIG. 3. — Plaques équatoriales mitotiques

**a:** *T. glabra*, g 1 ( $2n = 12$ ). **b:** *T. glabra*, g 3 ( $2n = 12$ ). **c:** *A. planisiliqua*, pla 2 ( $2n = 16$ ).  
**d:** *A. sagittata*, sa 2 ( $2n = 16$ ). **e:** *A. hirsuta*, h 4 ( $2n = 8$ ). **f:** *A. hirsuta*, h 1 ( $2n = 16$ ).  
**g:** *A. hirsuta*, h 15 ( $2n = 32$ ).



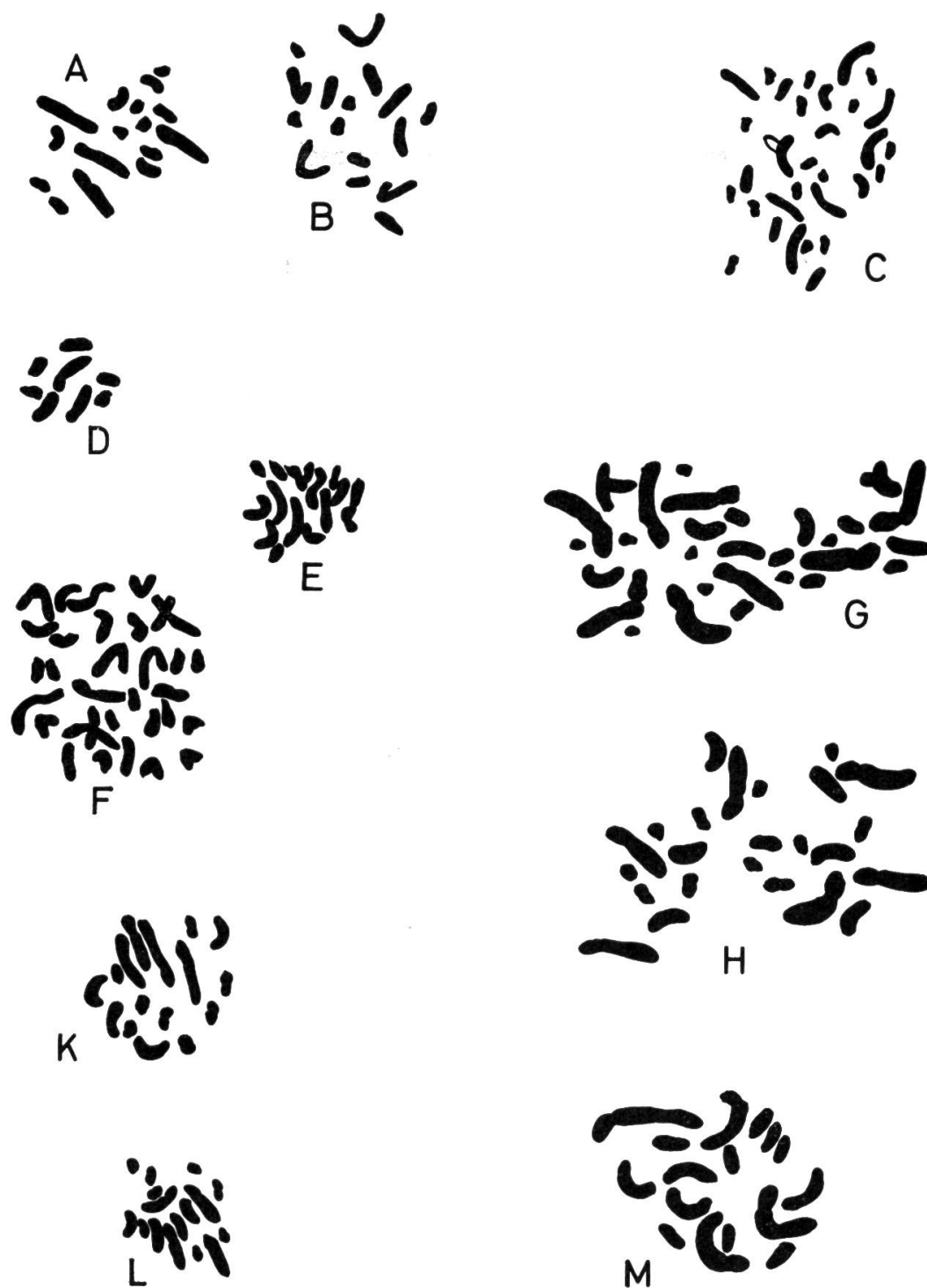


FIG. 4. — Plaques équatoriales mitotiques

a : *A. ciliata*, cor 1 ( $2n = 16$ ). b : *A. ciliata*, cor 2 ( $2n = 16$ ). c : *A. allionii*, all 1 ( $2n = 32$ ).  
d : *A. hirsuta*, h 6 ( $2n = 8$ ). e : *A. hirsuta*, h 11 ( $2n = 16$ ). f : *A. hirsuta*, h 8 ( $2n = 32$ ).  
g : *A. hornungiana*, hor 4 ( $2n = 32$ ). h : *A. hornungiana*, hor 5 ( $2n = 24$ ). k : *A. planisiliqua*, h 7  
( $2n = 16$ ). l : *A. planisiliqua*, pla 1 ( $2n = 16$ ). m : *A. sagittata*, sa 1 ( $2n = 16$ ).

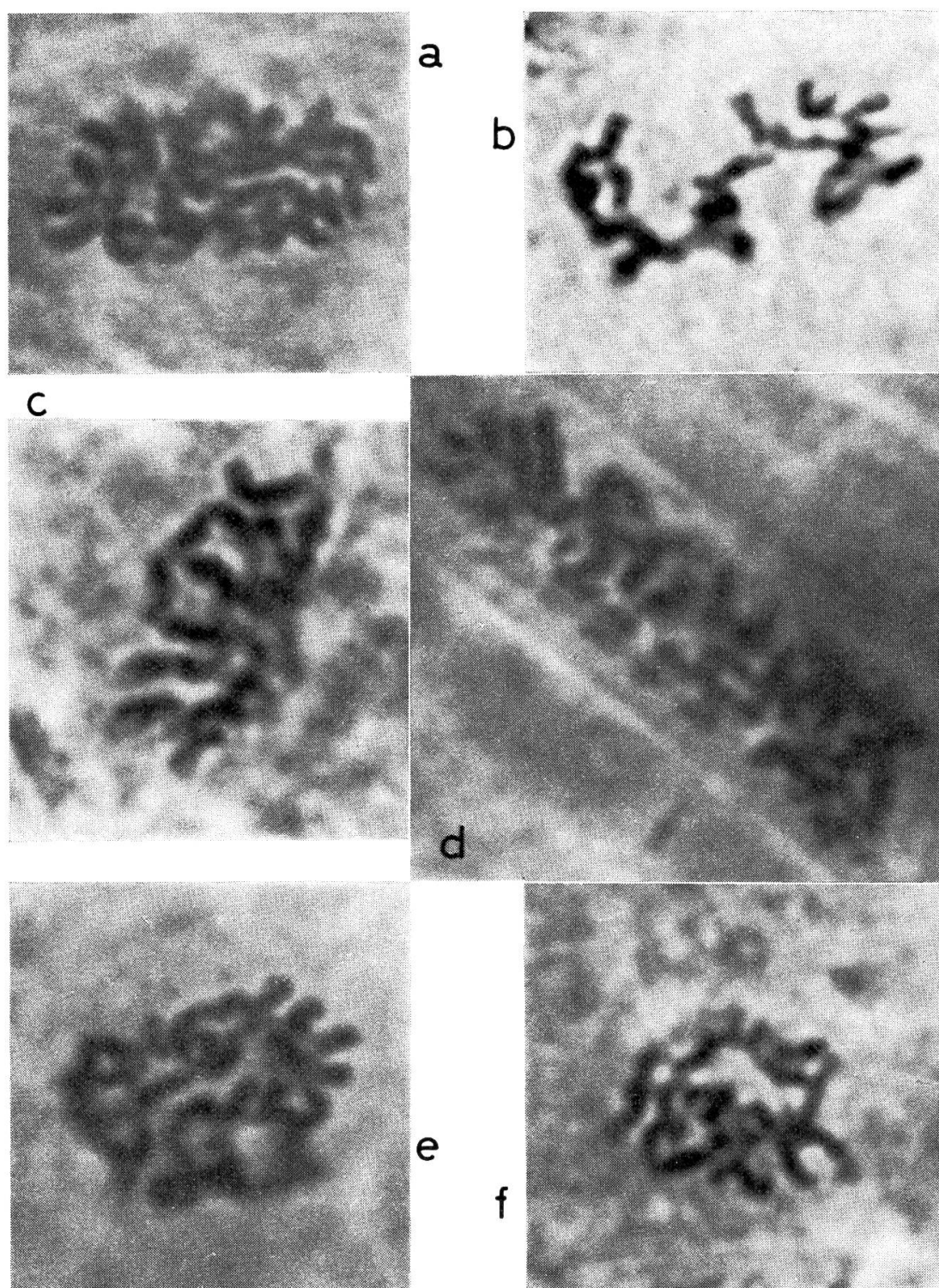


FIG. 5. — Plaques équatoriales mitotiques

**a:** *A. allionii*, *all* 2 ( $2n = 32$ ). **b:** *A. ciliata*, *cor* 2 ( $2n = 16$ ). **c:** *A. ciliata*, *cor* 3 ( $2n = 16$ ).  
**d:** *A. minor*, *m* 3 ( $2n = 32$ ). **e:** *A. minor*, *m* 3 ( $2n = 16$ ). **f:** *A. turrita*, *t* 12 ( $2n = 16$ ).



FIG. 6. — Plaques équatoriales mitotiques

a: *A. minor*, m 3 ( $2n = 32$ ). b: *A. minor*, m 2 ( $2n = 16$ ). c: *A. pauciflora*, pau 1 ( $2n = 14$ ). d: *A. pauciflora*, pau 2 ( $2n = 14$ ). e: *A. procurrens*, pro 7 ( $2n = 32$ ). f: *A. procurrens*, pro 3 ( $2n = 16$ ). g: *A. procurrens*, pro 5 ( $2n = 16+R$ ). h: *A. procurrens*, pro 5 ( $2n = 16+2R$ ). k: *A. vochinensis*, vo 3 ( $2n = 16+R$ ). l: *A. vochinensis*, vo 3 ( $2n = 16$ ). m: *A. vochinensis*, vo 3 ( $2n = 16+2R$ ).

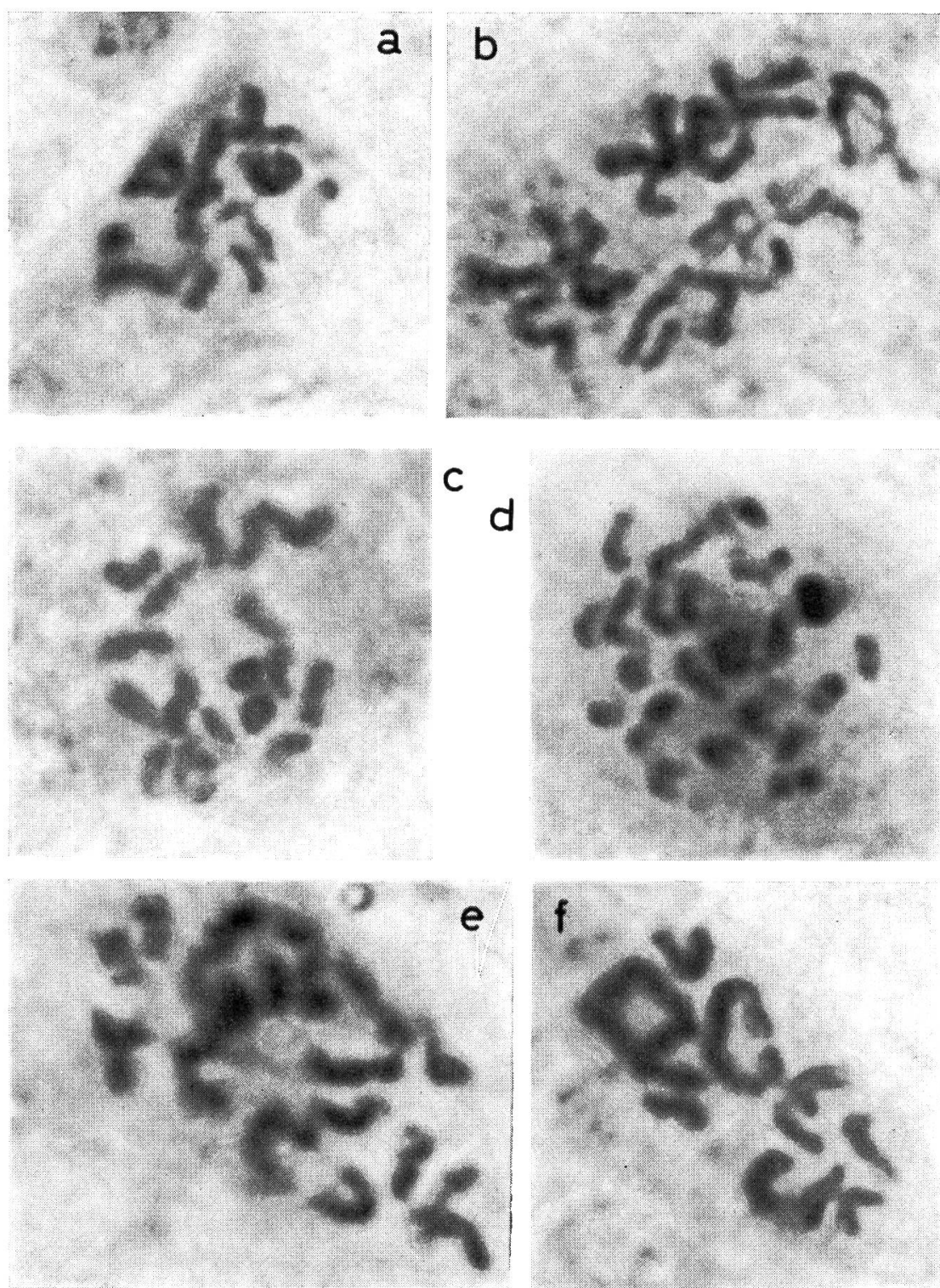


FIG. 7. — Plaques équatoriales mitotiques

**a:** *A. turrita*, *t* 4 ( $2n = 16$ ). **b:** *A. mollis*, *chr* 1 ( $2n = 32$ ). **c:** *A. vochinensis*, *vo* 2 ( $2n = 16 + 2R$ ).  
**d:** *A. procurrens*, *pro* 6 ( $2n = 24 + 2R$ ). **e:** *A. caerulea*, *cae* 3 ( $2n = 24$ ). **f:** *A. caerulea*, *cae* 4  
 ( $2n = 16$ ).

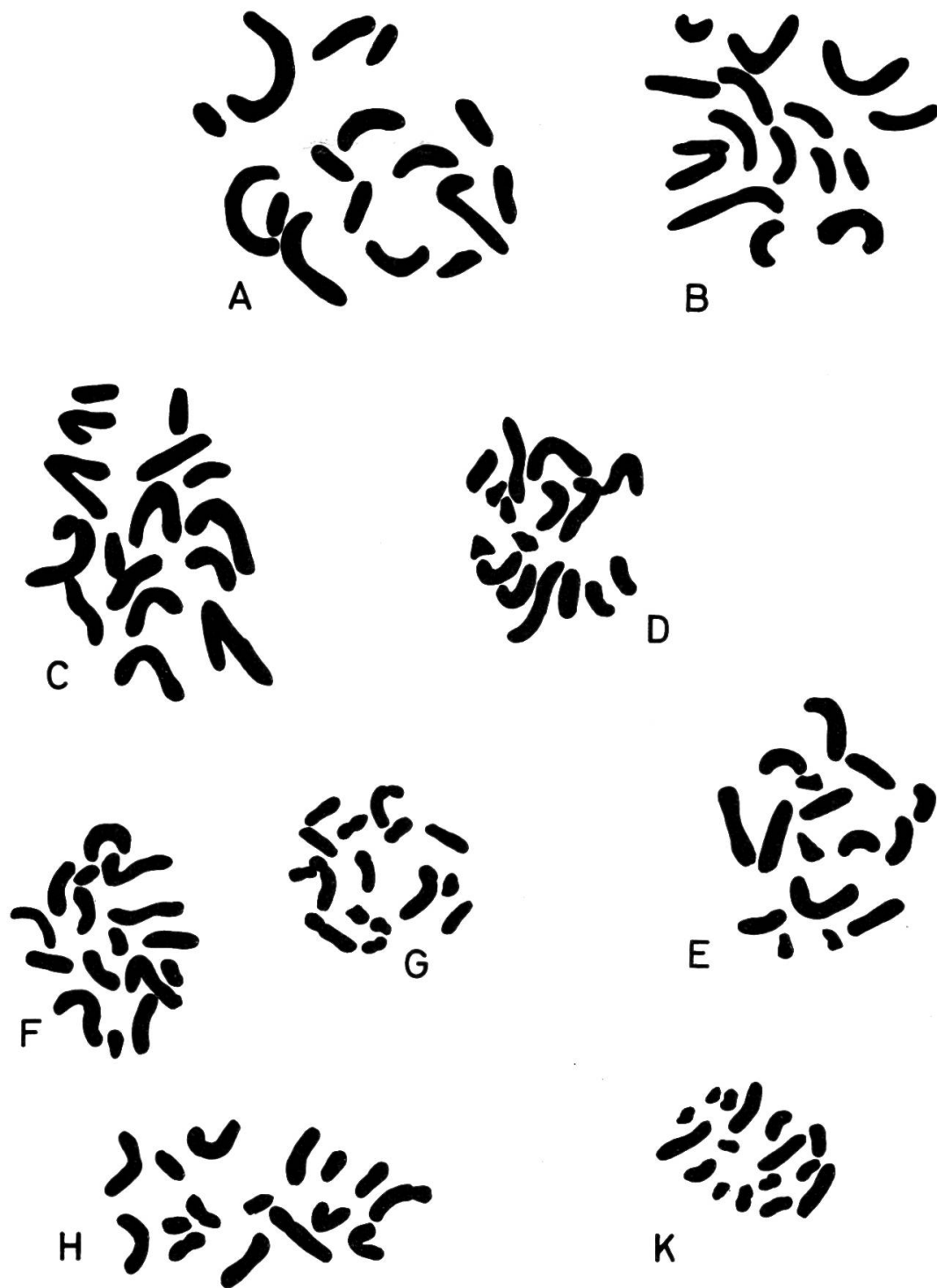


FIG. 8. — Plaques équatoriales mitotiques

a: *A. soyeri*, j 1 ( $2n = 16$ ). b: *A. soyeri*, j 2 ( $2n = 16$ ). c: *A. pumila*, pu 3 ( $2n = 16$ ).  
d: *A. serpyllifolia*, se 3 ( $2n = 16$ ). e: *A. serpyllifolia*, se 2 ( $2n = 16$ ). f: *A. turrita*, t 6 ( $2n = 16$ ).  
g: *A. turrita*, t 10 ( $2n = 16$ ). h: *A. turrita*, t 11 ( $2n = 16$ ). k: *A. verna*, ve 1 ( $2n = 16$ ).



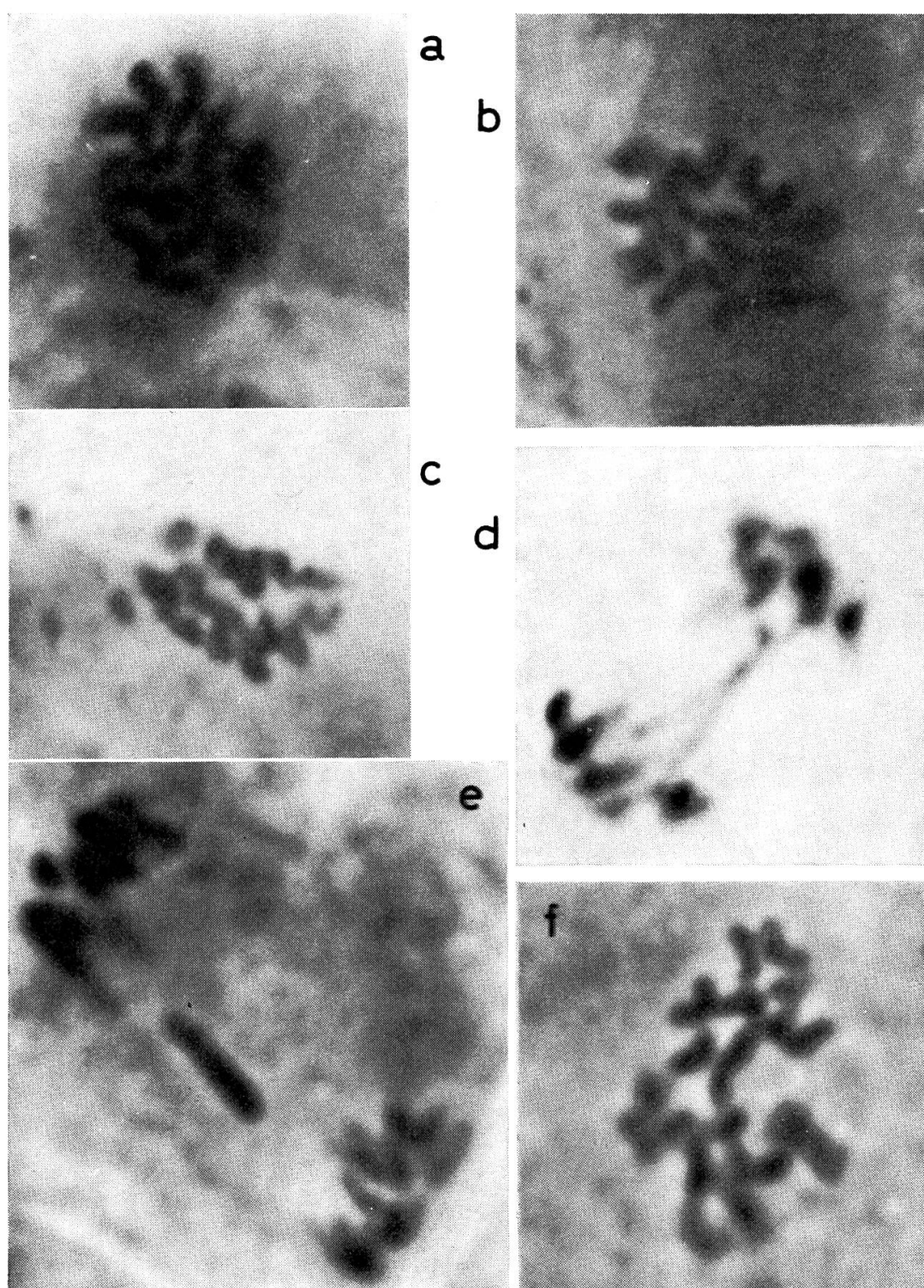


FIG. 9. — Plaques équatoriales mitotiques

**a:** *A. pumila*, *pu* 4 ( $2n = 16$ ). **b:** *A. soyeri*, *j* 9 ( $2n = 16$ ). **c:** *A. alpina*, *al* 10 ( $2n = 16$ ).  
**d:** *A. alpina*, *al* 3, anaphase, défaut de division. **e:** *A. alpina*, *al* 3, anaphase, « laggard ».  
**f:** *A. petraea*, *pe* 1 ( $2n = 16$ ).

(Fluotar)  $3\times$ ,  $10\times$ ,  $20\times$ ,  $40\times$ , immersion  $50\times$ , immersion  $100\times$  et d'oculaires compensateurs  $10\times$ ,  $12,5\times$  et  $15\times$ . Ces systèmes optiques permettent d'atteindre un grossissement utile de  $1375\times$  et un pouvoir résolvant de  $0,21\ \mu$ .

Les photographies ont été prises à l'aide d'un microphoto-automate Wild MKa 5 sur une pellicule Kodak High Contrast Copy.

#### CARYOMÉTRIE.

Les mesures de noyaux sont faites à l'aide du microscope susmentionné équipé d'un oculaire  $15\times$  à vis micrométrique Wild et d'un objectif Wild Plan-Fluotar  $40\times$ . Une unité micrométrique équivaut, avec cet équipement, à une longueur de  $0,12\ \mu$  dans l'espace-objet.

On observe des «squashes» au carmin propionique de cotylédons prélevés sur une graine disséquée. On mesure des noyaux interphasiques d'une sphéricité raisonnable et dont le nucléole est bien visible. On ne procède donc aux mesures que sur les plages de cellules distantes à la fois des vaisseaux et de l'épiderme.

La technique choisie consiste à mesurer dans un axe déterminé et invariable le diamètre des noyaux, quelles que soient leurs déformations éventuelles. On approche le diamètre nucléaire moyen en prenant un nombre élevé de mesures.

### C. Présentation des observations <sup>1</sup>

#### I. Cardaminopsis (C. A. Meyer) Hayek

Dans ce genre le nombre de base est  $x = 8$  et on observe deux degrés de ploïdie. On peut considérer que le taxon à  $2n = 4x = 32$  (*C. arenosa*) est probablement issu de la combinaison de deux lignées à  $2n = 16$  très voisines.

La formule des lignées ancestrales à  $2n = 2x = 16$  de *Cardaminopsis* dérive probablement d'une formule chromosomique  $2n = 4x = 16$  proche de celles que l'on trouve dans le genre *Arabis*. Une telle formule est, à l'origine, composée de quatre groupes de quatre homologues. La spécialisation de chaque groupe d'homologues en deux paires de bivalents de plus en plus dissemblables survient du simple fait que, lors des méïoses, l'accouplement des chromosomes se fait le plus souvent par paires et occasionnellement par groupes de quatre et que les échanges chromosomiques et chromatidiques au cours de la méïose sont plus fréquents à l'intérieur de paires qu'à l'intérieur des groupes de quatre. En plus, les accidents de méïose (ponts, formations annulaires, etc.) sont moins probables dans les échanges par paires. Ceci a pour résultat de favoriser la transformation d'un tétraploïde en diploïde.

Cette transformation, dont on peut voir les étapes successives à travers tout le genre *Arabis*, atteint, à notre sens, son aboutissement et sa stabilisation chez *Cardaminopsis* dont le nombre de base devient 8.

<sup>1</sup> Le signe + précédant le nom d'un auteur dans les citations ci-après indique que la publication comporte une ou plusieurs illustrations. Tous les comptages figurant ici sont exprimés en nombre diploïde ( $2n$ ), quelle que soit la nature de l'observation originale. Les sigles en italique à la suite de nos propres échantillons désignent nos cultures et les échantillons-témoins qui y correspondent dans l'herbier genevois.



**Cardaminopsis arenosa (L.) Hayek**

$$2n = 4x = 32.$$

- Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas : 64. 1950.
- 28 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.
- Soó et Jávorka, A magyar növényvilág kézikönyve : 618. 1951.
- 16, 32 — Hongrie ?
- Baksay, Ann. Mus. Hung. ser. 2, 7 : 327. 1956.
- 16 — Hongrie, Balatongyörök, Kigyósvölgy; Festuco-Brometum, endroits caillouteux.
- 16 — Hongrie, Nagykovácsi, mont Nagyszénás; Festuco-Brometum, endroits caillouteux.
- Hylander, Bull. Jard. Bot. Bruxelles 27 : 602. 1957.
- 32 — Suède, Uppsala; gazon du jardin botanique.
- 32 — Suède, Ångermanland.
- A. Löve, Bot. Tidsskr. 55 : 213. 1961.
- 32 — Scandinavie.
- 32 — Allemagne.
- + Skalínska, Pogan et al., Acta Biol. Cracov. (Bot.) 9 : 33. 1966.
- 32 — Pologne, monts Tatra, SE du Giewont, Piekło; zone du *Pinus montana*, rochers, 1600 m.
- 32 — Pologne, monts Tatra, route Pod Reglami; bord de bois, 920 m.
- + Polatschek, Österr. Bot. Zeitschr. 113 : 5. 1966.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, Lunz entre le Mitter-See et l'Ober-See; débris calcaires, 900 m, *Kendl* 64/277.
- 32 — Autriche, Steiermark, chemin de Gstatterboden à la cabane d'Ennstal; calcaire, 1250-1400 m, *Polatschek* 64/267.
- 32 — Autriche, Steiermark, Pernegg im Murtal; talus de route, sur silice, 450 m, *Polatschek* 64/260.
- 32 — Autriche, Steiermark, Weizklamm; calcaire, 600 m, *Ehrendorfer* 64/251.
- + Burdet, inédit.
- 32 — Suisse, Genève, Jardin botanique, *ar* 1.
- 32 — Suisse, Genève, Jardin botanique, *ar* 2.
- 32 — Suisse, Genève, bois de Chancy, *ar* 4.
- 32 — Suisse, Vaud, Nyon; bord de chemin, *ar* 3 (fig. 2a).
- 32 — Suisse, Vaud, Hauteville près Vevey, *ar* 5.

A ce jour, on n'attribue des plantes diploïdes à cette espèce qu'en Hongrie (voir à ce sujet la discussion à la fin du genre).

**Cardaminopsis halleri (L.) Hayek**

$$2n = 2x = 16.$$

- + Jaretsky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 10. 1928.
- 16 — Allemagne, Harz.

Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas : 65. 1950.

- 16 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.

Polatschek, Österr. Bot. Zeitschr. 113 : 7. 1966.

- 16 — Autriche, Steiermark, Raabklamm près Arzberg; 560 m, *Ehrendorfer* 64/257.

La morphologie de cette espèce la distingue bien du reste du genre. Néanmoins, on constate que nos connaissances caryologiques de cette espèce se bornent à la sous-espèce type. Aussi pourrait-on souhaiter voir dénombrer les chromosomes de la ssp. *ovirensis* (Wulfen) Schmid que les auteurs distinguent.

### **Cardaminopsis neglecta** (Schultes) Hayek

$$2n = 2x = 16.$$

+ Skalínska, Pogan et al., Acta Biol. Cracov. (Bot.) 9 : 33. 1966.

- 16 — Pologne, monts Tatra, Doline de Mnichem; débris de roche granitique.

Ce comptage permet d'attribuer à cette endémique des Tatra, à la morphologie bien distincte de *C. arenosa* dans la surface de répartition de laquelle son aire est noyée, un degré de ploïdie inférieur qui souligne qu'elle est d'origine plus reculée.

### **Cardaminopsis petraea** agg.

#### **a. C. petraea** (L.) Hiitonen (incl. *C. hispida* (Myg.) Hayek)

$$2n = 2x = 16.$$

Knaben in A. et D. Löve, Icel. Univ. Inst. Apl. Sci. Dept. Agric. Reg. B 3 : 1-131. 1948.

- 16 — Islande.

+ Knaben, Blyttia 8 : 144. 1950.

- 16 — Norvège, Grøvdalen, Møre; plantes cultivées à Lyngby (Danemark) par R. Nordhagen.

- 16 — Norvège, Helestrond, Valdres; 1200 m.

Böcher et Larsen, Meddel. Grønl. 147/6 : 20. 1950.

- 16 — Islande, Reykjavik, graviers sur une colline.

A. et D. Löve, Acta Horti Gothob. 20 : 154. 1956.

- 16 — Islande.

I. et O. Hedberg, Bot. Not. 114 : 398. 1961.

- 16 — Ecosse, île de Skye, Cuillin Hills; versant W du Sgurr Dearg, au-dessus de Glenbrittle; 600 m, 8.7.1958, I. et O. Hedberg 2961a.

+ Polatschek, Österr. Bot. Zeitschr. 113 : 7. 1966.

- 16 — Autriche, Niederösterreich, Baden, Soosser Lindkogel; versant SW, roche dolomitique, 500 m, *Krendl* 64/205.

- 16 — Autriche, Niederösterreich, Bad Vöslau, Hoher Rain près Merkenstein; versant S, roche dolomitique, 500-530 m, *Krendl* 64/258.

- 16 — Autriche, Niederösterreich, Bad Vöslau près de la Vöslauer Hütte; pente d'éboulis dolomitiques, 500 m, *Polatschek* 65/327.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Pottenstein-Pernitz, Zwingelberg; calcaire, 480-520 m, *Polatschek* 65/325.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, Gurhofgraben près Melk; versant W raide et exposé, 500 m, *Polatschek* 64/190.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, Mödlinger Klause; exposition NW, rochers dolomitiques, 340 m, *Polatschek* 63/79.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, Baden, près de la ruine de Rauhenneck; rochers dolomitiques, 350 m, *Polatschek* 63/74.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, bord de la route Freiland-cabane Lilienfeld; exposition S, éboulis calcaires, 800 m, *Leute* 64/243.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, Krumbach; exposition SW, calcaire, 700 m, *Fischer & Polatschek* 64/228.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, « Eng » près Payerbach/Reichenau; exposition SW, rochers dolomitiques, 800 m, *Polatschek* 64/228.
- 16 — Autriche, Steiermark, Bärenschützklamm près Mixnitz; exposition NW, rochers calcaires, 1000 m, *Polatschek* 64/261.
- + Burdet, inéd.
- 16 — ČSSR, Parc national des Hauts Tatra, *pe 1* (fig. 2b, c, d, et 9f).

**b. *C. lyrata* (L.) Hiitonen**

$2n = 2x = 16$  et  $2n = 4x = 32$ .

- + F. H. Smith, Amer. Journ. Bot. 25 : 220. 1938.
- 16 — USA, Wisconsin, Dewey Park.
- Rollins, Rhodora 43 : 304. 1941.
- 16 — USA, Connecticut, Litchfield County, *Weatherby s.n.*
- + Mulligan, Canad. Journ. Bot. 42 : 1514. 1964.
- 16 — Canada, Saskatchewan, Prince Albert Park, Nisket; Pinetum sur dunes fixées, *Boivin et Mosquin* 10769.
- 32 — Canada, Yukon Territory, lac Otter, au S de Itsi Range; 1300 m, *Calder et Kukkonen* 27785.
- 32 — Canada, Colombie britannique, 6,5 km à l'E de Bella Coola; banc de gravier, bord de rivière, 65 m, *Calder et al.* 18457.
- 32 — Canada, Colombie britannique, île de Vancouver, bord de la rivière Elk près du mont Colonel-Foster; gravier, *Calder et MacKay* 31670A.
- 32 — Canada, Colombie britannique, île de Vancouver, le long du Kennedy River entre Tofino et Alberni; roches de la rive près de chutes, *Calder et MacKay* 30637.

*Cardaminopsis petraea* n'a une physionomie bien tranchée que dans l'Europe boréo-occidentale et dans cette aire sa formule chromosomique est toujours  $2n = 16$ .

Si l'on admet que *C. petraea* a 16 chromosomes et *C. arenosa* 32, il reste à expliquer les comptages de plantes autrichiennes et hongroises qui font apparaître le nombre 16 pour *C. arenosa* et le nombre 32 pour *C. petraea*.

L'une des explications possibles est qu'en Autriche et en Hongrie l'aspect de ces deux taxa est si proche que des erreurs de détermination ont pu survenir.

Quelle que soit l'identité des spécimens comptés, il faut considérer que dans l'aire de répartition de *C. arenosa* ( $2n = 32$ ) des plantes existent qui ont 16 chromosomes. Ces plantes que leur formule chromosomique rapproche de *C. petraea* ont cependant une aire distincte de celle de cette dernière espèce. Nous proposons donc de distinguer dans le genre *Cardaminopsis*:

- un taxon à  $2n = 16$ , bien distinct du reste du genre, qui est *C. halleri*;
- un taxon à  $2n = 16$ , endémique des Tatra, qui est *C. neglecta*;
- un taxon à  $2n = 16$ , réparti en Europe boréo-occidentale, qui est *C. petraea*;
- un taxon à  $2n = 32$ , à aire très étendue, qui englobe les formes très variées incorporées ordinairement dans *C. arenosa*.
- un taxon à  $2n = 16$ , présent en Autriche et en Hongrie, qui a été déterminé soit comme *C. petraea*, soit comme *C. arenosa*. Ce taxon, cependant, a une aire clairement séparée de celle du *C. petraea* nordique, et il diffère caryologiquement des formes de *C. arenosa*. Il s'agit à notre avis de la plante qui a souvent été nommée *C. hispida* par les auteurs médio-européens et qui est, nous l'avouons, difficile à caractériser morphologiquement.

Notons que *C. lyrata* proche parente de *C. petraea* en Amérique du Nord et en Asie présente deux degrés de ploïdie répartis d'est en ouest en Amérique. Ces deux lignées pourraient faire l'objet d'un traitement taxonomique indépendant tant par leurs aires que par leur morphologie (MULLIGAN 1964).

## II. Turritis L.

### *Turritis glabra* L.

$$2n = 2x = 12.$$

- + Jaretzky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 9. 1928.
- 32 — Allemagne, environs de Kiel.
- + Manton, Ann. Bot. 46 : 515. 1932.
- 16 — Allemagne, Jardin botanique de Berlin-Dahlem.
- Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas : 65. 1950.
- 16 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.
- + Böcher et Larsen, Bot. Tidsskr. 52 : 130. 1955.
- 12 — Danemark, Skansehage près Rørvig.
- 12 — Angleterre, Leicester.
- 12 — Canada, Alexandria.
- Sorsa, Ann. Acad. Sci. Fenn. sect. A IV, 58 : 1-14. 1962.
- ±16 — Finlande, Nylandia, Laajasalo près Helsinki.
- + Mulligan, Canad. Journ. Bot. 42 : 1516. 1964.
- Canada, Ontario, comté de Norfolk, Turkey Point, Clubhouse road; 15.8.1961, Bowden.

- + Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 476-477. 1967.
- 12 — Autriche, Tirol, Thaur près Innsbruck, au-dessous de la Romediuskapelle; limite de buissons, 780 m.
- 12 — Autriche, Steiermark, Weissenbach près Haus im Ennstal; bord de chemin, 760 m.
- 12 — Autriche, Steiermark, Wildbad, S de Neumarkt; lisières de forêt, 760-900 m.
- 12 — Autriche, Steiermark, Passail dans les Alpes de Graz; limite de buissons, 700 m.
- 12 — Autriche, Niederösterreich, Oberbergern dans la forêt de Dunkelstein, croisée au-delà de Rossatz; gneis dégradé, 360 m.
- 12 — Autriche, Niederösterreich, Lunz, route au bord du lac; talus récemment remblayé, 610 m.
- 12 — Autriche, Niederösterreich, Kiental, Hinterbrühl près Mödling; bord de chemin, 300 m.
- 12 — Autriche, Niederösterreich, Steinberg près Ernstbrunn; gazons secs, 400 m.
- + Burdet, inéd.
- 12 — Autriche, Steiermark, Hochtrötsch près Frohnleiten, *g* 1 (fig. 3a).
- 12 — Canada, Ontario, Comté de Carleton, 18 km SW du centre d'Ottawa; fissures dans du grès, 19.8.1964, *Cody et Kemp*, *g* 3 (fig. 3b).
- 12 — France, Côte-d'Or, Cléry, *g* 2.

Cette espèce qu'on place fréquemment dans le genre *Arabis* s'en distingue cependant très nettement par sa formule chromosomique. A dire vrai, il semble assez curieux que des taxa aussi différents caryologiquement que *T. glabra* L. et les diverses espèces d'*Arabis hirsuta* agg. présentent autant de similitudes. La formule chromosomique de *T. glabra* L. est manifestement diploïde comme celle d'*A. pauciflora*. Le nombre de base est 6. La longueur totale de tous les chromosomes semble atteindre à peine les 50% de celle mesurée dans les espèces d'*Arabis* à  $2n = 16$ . Il n'y a que six paires de centromères, alors qu'il y en a huit dans les espèces d'*Arabis* qui lui ressemblent le plus. Les chromosomes de *Turritis* ne présentent aucune ressemblance morphologique avec ceux des *Arabis*.

### III. *Arabis* L.

#### *Arabis alpina* agg.

##### a. *A. alpina* L.

$$2n = 4x = 16.$$

- + Jaretzky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.
- 16 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.
- Sakai, Jap. Journ. Genet. 11 : 68-73. 1935.
- 16 — Alpes.
- Böcher, Svensk Bot. Tidskr. 32 : 350. 1938.
- 16 — Groenland, Thule, cultivé à Lyngby, Danemark.

- Rollins, *Rhodora* 43 : 303. 1941.
- 16 — USA, Cambridge, Harvard Botanic Garden; *Rollins*.
- 16 — Canada, Québec, Gaspé County, Knowlton.
- Mattick in Tischler, *Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas* : 65. 1950.
- 16 et 32 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.
- Böcher et Larsen, *Meddel. Grønl.* 147/6 : 19. 1950.
- 16 — Groenland, péninsule Nugssuaq; *Jakobsen*.
- A. et D. Löve, *Acta Horti Gothob.* 20 : 124. 1956.
- Islande.
- Baksay, *Ann. Mus. Hung. Ser. 2*, 8 : 171. 1957.
- 16 — Hongrie, Gerennavár, vallée Ablakoskö, monts Bükk; *Acero-Fraxinetum*.
- Jørgensen, Sørensen et Westergaard, *Dansk Vid. Selsk. Biol. Skr.* 9/4 : 71. 1958.
- 16 — Groenland SW.
- 16 — Groenland NW.
- Sokolovskaia et Strelkova, *Bot. Žurn.* 45 : 373. 1960.
- 16 — URSS N.
- 16 — URSS N.
- + Mulligan, *Canad. Journ. Bot.* 42 : 1511. 1964.
- 16 — Canada, Québec, Comté de Gaspé, N, Cap-au-Renard; falaise, 6.7.1960, *Cinq-Mars et al.*
- Hedberg, *Caryologia* 15 : 253-260. 1962.
- 16 — Suède, Lule Lappmark.
- 16 — Kenya, vallée Teleki, mont Kenya; 4200 m.
- Sokolovskaia et Strelkova, *Trans. Mosc. Soc. Nat.* 5 : 83-89. 1962.
- 20 — URSS, régions arctiques.
- Skalínska, Pogan et al., *Acta Biol. Cracov.* 9 : 34. 1966.
- 16 — Pologne, monts Tatra, au-dessus de la route du lac Morskie Oko à la Doline de Mnichem; zone du *Pinus montana*, bord de ruisseau, rochers, 1650 m.
- 16 — Pologne, W des Tatra, vallée Strążyska; sol calcaire marécageux, 950 m.
- + Titz, *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 79 : 484. 1967.
- 16 — Autriche, Tirol, Lüsens im Sellrain; détritique alluvial, 1700 m.
- 16 — Autriche, Tirol, Nordkette près Innsbruck, Goetheweg, versant S des pointes Hafelekar et Gleirsch; rochers calcaires, 2300 m.
- 16 — Autriche, Steiermark, Ramsau am Dachstein, près de la Südwandhütte; sol peu profond sur calcaire, 1800 m.
- 16 — Autriche, Steiermark, alpes de Graz, Raabklamm au S de Arzberg; talus ombragé sur calcaire, 570 m.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Rax-Plateau, près de l'Ottohaus; sol peu profond sur calcaire, 1600 m.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, plateau du Schneeberg, Waxriegel-Ochsenboden; rochers et éboulis calcaires, 1850 m.

- 16 — Autriche, Niederösterreich, Riffelboden près Lackenhof; éboulis calcaires, 1050 m.  
Fürnkranz in Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 484. 1967.
- 17 — Autriche, Niederösterreich, Lunzer Seetal, pied de l'Ellmauer; mottes de terre stables au bord d'un éboulis calcaire, 1000 m.  
+ Burdet, inéd.
- 16 — Islande, Reykjavik, Jardin botanique, *al 16*.
- 16 — Suède, Härjedalen, Ljusnedal, Middagshögen; *I. Nordin, al 10* (fig. 9c).
- 16 — Suède, Lule Lappmark, Sarek, Alhavagge, *al 15*.
- 16 — Suède, Torne Lappmark, Kebnekaise, Tarfala, *al 18*.
- 16 — Suède, Torne Lappmark, Abisko; 500 m, 1965, *Nilsson, al 11*.
- 16 — Pologne, Tatra, doline Białego; *Stermínska, al 13*.
- 16 — Allemagne, Dresden, Jardin botanique de la Technische Universität, *al 12* (fig. 2f).
- 16 — Suisse, Valais, au-dessus de Bourg-Saint-Pierre; 1800 m, 1964, *Iff, al 3* (fig. 9d, e).
- 16 — Suisse, Valais, lac de Moiry; 2300 m, 1964, *Iff, al 2*.
- 16 — France, Ain, col de la Faucille; 1300 m, *al 7*.
- 16 — France, Ain, Le Reculet; 1965, *Iff, al 5* (fig. 2e).
- 16 — France, Ain, col du Crozet; 1965, *Iff, al 6* (fig. 2g).
- 16 — France, Haute-Savoie, région du Grenairon; 2400 m, 1964, *Iff, al 1*.
- 16 — France, col du Mont-Cenis; 2000 m, *al 19* (fig. 2h).
- 16 — Autriche, Fimbetal, *al 14*.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, versant SW du Rax, Heukuppe; 1500-1800 m, *al 8*.
- 16 — Italie, combe de Menouve; 1965, *Iff, al 4*.

**b. *A. alpina* var. *glabrata* Blytt**

Jørgensen, Sørensen et Westergaard, Danske Vid. Selsk. Biol. Skr. 9/4 : 71. 1958.

- 16 — Groenland.

**c. *A. alpina* f. *glabrescens* Borbás**

Baksay, Ann. Mus. Hung. ser. 2, 8 : 171. 1957.

- 16 — ČSSR, Slovaquie, Karst, vallée Szádelö.

**d. *A. caucasica* Willd.<sup>1</sup>**

Jaretsky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.

- 16 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.

<sup>1</sup> *A. caucasica* Willd., Enum. Pl. Hort. Berol. suppl. : 45. 1813, et non pas *A. caucasica* Schlecht. in Willd., comme le fait figurer Jones in TUTIN et al. (1964 : 294).

En effet, il est impossible de considérer D. F. von Schlechtendal comme l'auteur du Supplementum. Il indique lui-même dans la préface de cet ouvrage qu'il livre à l'édition un manuscrit de C. L. Willdenow sans le moindre changement.



- Quézel, *Encycl. Biogéogr. Ecol.* 10: 393. 1957.
- 16 — Afrique du Nord, chaîne de l'Atlas, m'Karu.  
+ Mulligan, *Canad. Journ. Bot.* 42 : 1511. 1964.
- 16 — Canada, Ontario, Brockville; parois rocheuses surplombant le Saint-Laurent, *Mulligan* 2829.  
+ Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Genève, Jardin botanique, *cau* 1.
- 16 — Espagne, Canaries, île de Palma, ravin de « los Hombres », *cau* 6 (fig. 2l).
- 16 — Yougoslavie, Zagreb, Jardin botanique de la Faculté des sciences naturelles et mathématiques; cueilli dans la nature, *cau* 7.
- 16 — Yougoslavie, Bosnie, gorges de l'Urbas, 18 km au-dessus de Banja Luka, *cau* 4 (fig. 2k).
- 16 — Grèce, île de Kárpáthos, sommet du mont Kalilímni, fentes de rocher calcaire, 16.5.1963, *Phitos*, *cau* 5.
- 16 — Liban, 26 km à l'E de Beyrouth, en dessous de Dahr el Baidar; rochers calcaires, 1500 m, *cau* 2.
- 16 — Iraq, Kurdistan, mont Helgurd à la frontière de l'Iran; versant W, 3000-3800 m, schiste métamorphique et serpentine, *cau* 3.

e. *Arabis pieninica* Wot.

$$2n = 4x = 16.$$

- Skalínska, Czapik, Piotrowicz et al., *Acta Soc. Bot. Polon.* 28 : 494. 1959.
- 16 — Pologne, monts Pieniny, murs du château de Niedzica; *Radwńska-Paryska*.

Pour l'*A. alpina*, nous nous sommes efforcé de rassembler des spécimens provenant des régions les plus variées de l'aire et, sachant que M<sup>me</sup> Mattick (in TISCHLER 1950) avait trouvé deux degrés de ploïdie, nous espérons les trouver à notre tour et mettre en relief leur répartition relative. Or, à la suite des examens que nous avons faits, nous sommes incapable de signaler une autre formule que  $2n = 4x = 16$ , tant pour l'aire nordique amphi-atlantique que pour l'aire alpine de cette espèce, et quelle que soit l'altitude ou la latitude.

D'un autre côté, nous avons pu observer quelques irrégularités mitotiques qui semblent frapper plus particulièrement le groupe IV des homologues submédiocentriques<sup>1</sup>. Dans ce groupe, il n'est pas rare de voir, lors de l'anaphase, les centromères accomplir leur trajet ascensionnel normal alors que les chromatides restent agglomérés. Nous avons pu observer les phénomènes suivants dans la population *al* 3.

- 1, 2, 3 ou 4 ponts formés par les chromatides enchevêtrés.
- Rupture de ces ponts sans perte de fragments chromosomiques mais avec répartition égale ou non du matériel génique entre les deux cellules filles.
- Rupture des ponts aberrants avec perte de fragments acentriques qui ne participent pas à l'anaphase et passent au hasard dans l'une ou l'autre des cellules filles.

<sup>1</sup> Voir dans la discussion, p. 154.

Lorsque de tels accidents sont visibles chez un individu, on les rencontre avec une fréquence considérable et pratiquement toutes les plaques métaphasiques présentent des irrégularités.

En fait, il existe chez *A. alpina* une paire de masses acentriques qui sont en rapports d'affinité avec le groupe IV<sup>1</sup> et qui se joignent chacune à un membre du groupe, parfois à deux membres à la fois, mais qui parfois aussi restent libres; d'où ces accidents.

On observe dès lors que le groupe IV<sup>1</sup> se présente de plusieurs façons:

- 4 chromosomes submédiocentriques dont l'homologie est très prononcée; les deux masses acentriques sont absentes (populations *al 10*, *al 15*, *al 7* et *al 4*).
- 2 chromosomes submédiocentriques comme ci-dessus et 2 chromosomes avec une constriction secondaire; on peut admettre que les deux masses acentriques sont jointes à deux membres du groupe IV à l'extrémité de leur bras le plus long; ce groupe est formé, dans un tel cas, de deux paires différentes; ce cas exceptionnel illustre, quoique grossièrement, la disparition de l'homologie dans un groupe de chromosomes, c'est-à-dire en fait le passage de l'état tétraploïde à l'état diploïde (populations *al 13*, *al 2*, *al 1*, *al 14* et *al 8*).
- 1 chromosome à constriction secondaire et 3 submédiocentriques normaux. Une des deux masses acentriques est absente. L'homologie des quatre membres du groupe IV est perdue; de plus, l'homologie de l'une des paires l'est aussi (population *al 18*).

On voit donc que l'homologie des membres du groupe IV est perturbée dans certaines populations par la présence de fragments acentriques qui, capables de se joindre à l'un des bras des chromosomes IV, leur donnent l'aspect de chromosomes à constriction secondaire.

Pas plus chez *A. caucasica* que chez *A. alpina* nous n'avons pu trouver d'autre formule que  $2n = 4x = 16$ ; les spécimens varient par leur pilosité, par la forme de leurs feuilles, par la couleur de la fleur et par sa taille, sans qu'une modification caryologique soit visible.

### ***Arabis caerulea* All.<sup>2</sup>**

$$2n = 4x = 16 \text{ et } 2n = 6x = 24.$$

Favarger, Bull. Soc. Neuch. Sci. Nat. 76 : 135. 1953.

- 16 — Suisse, Valais, plateau de Salanfe, cultivé au Jardin botanique de Neuchâtel; 2000 m.  
 + Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Valais, Saas, Gletscheralp; gazon ouvert, 2150 m, *cae 1* (fig. 2m).

<sup>1</sup> Voir dans la discussion, p. 154.

<sup>2</sup> Le nom correct de cette espèce est *A. caerulea* All. et non *A. caerulea* (All.) Haenke in Jacq., Collect. Bot. 2 : 56. 1789. En effet la citation que Haenke prend pour basionyme n'est qu'une combinaison effectuée par Allioni (*Turritis caerulea* (All.) All., Fl. Pedem. 1 : 270, tab. 40, fig. 2. 1785) sur un basionyme antérieur: *A. caerulea* All., Auct. Synops. Meth. Stirp. Horti Reg. Taur. in Misc. Taur. 5 : 74. 1774.

- 16 — Suisse, Vaud, Anzeindaz; 19.9.1961, *Zollitsch*, *cae* 5 (fig. 2n).
- 16 — Autriche, Hohe Tauern, Glocknergebiet, Pasterze; moraine à mica-schiste calcaire, 5.9.1961, *Zollitsch*, *cae* 2.
- 16 — Autriche, Fimbertal, *cae* 4 (fig. 7f).
- 24 — Yougoslavie, Slovénie, Alpes juliennes, Triglavské pogorje Hribarice; sol calcaire, 2400 m, *cae* 3 (fig. 7e).

La caryologie de cette petite plante alpine n'était connue jusqu'ici que pour le Valais (Suisse); les spécimens du reste des Alpes centrales se conforment à ce premier dénombrement, alors que nous avons pu compter  $2n = 24$  sur des spécimens provenant des Alpes juliennes.

**Arabis ciliata** (Reynier in Hoepfner) R. Br. (= *A. corymbiflora* Vest)

$$2n = 4x = 16.$$

Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 480. 1967.

- 16 — Autriche, Tirol, Vennatal près du Brenner; sur schistes lustrés et calcaire siliceux, 1460-1600 m.
- 16 — Autriche, Tirol, Mühlau près Innsbruck, versant N du Scheibenhübel; gazon pauvre sur éboulis de moraine, 660 m.
- 16 — Autriche, Steiermark, Rössingschlucht près Haus im Ennstal; sur fin détritiques dolomitique, 820 m.
- + Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Valais, lac de Moiry; 1964, *Iff*, *cor* 1 (fig. 4a).

**b. A. ciliata** f. ... (transition à la forme suivante)

Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 480. 1967.

- 16 — Autriche, Steiermark, Rax, chemin de Schlangenberg à Preiner Gscheid; 1200 m.

**c. A. ciliata** f. *incana* (Gaudin) Burdet

Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas : 65. 1950.

- 16 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.
- + Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 480. 1967.
- 16 — Autriche, Tirol, Oberinntal, Fliess; pelouse maigre et sèche sur roche cristalline, 1000 m.
- 16 — Autriche, Tirol, Nordkette près Innsbruck, versant S de la Gleirschspitze; prairie alpine sur rendzine, sol peu profond sur calcaire, 2250 m.
- 16 — Autriche, Steiermark, Rössingschlucht, près Haus im Ennstal; fin détritiques dolomitique, 820 m.
- 16 — Autriche, Steiermark, Birnberg, près Haus im Ennstal; sol peu profond sur moraine.

- 16 — Autriche, Steiermark, alpes de Graz, Hochlantsch, chemin vers Teichalm; gazon subalpin, sol peu profond sur calcaire, 1350 m.
- 16 — Autriche, Steiermark, alpes de Graz, Hohenau an der Raab, 3 km N de Passail; sur un empilement artificiel d'éboulis calcaires, 760 m.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Lunz, à l'extrémité aval du lac; rochers.  
+ Burdet, inéd.
- 16 — Allemagne, alpes de Berchtesgaden, Schneiber; gazon, versant S, 2000 m, *Lippert*, cor 2 (fig. 4b et 5b).
- 16 — Allemagne, alpes de Berchtesgaden, St. Bartholomä; gazon ouvert, 605 m, *Lippert*, cor 3 (fig. 5c).

L'aspect caryologique des formes ci-dessus ne diffère en rien. L'aspect de la formule chromosomique ressemble beaucoup à celui des formules du groupe *hirsuta*.

NOTE: C'est sous le nom d'*A. corymbiflora* Vest que cette espèce est décrite dans la plupart des flores récentes, et c'est encore sous ce nom qu'elle figure dans une discussion fort bien documentée de Titz (l.c. : 478 et 479). Comme il l'expose, cette plante se présente essentiellement sous deux aspects: 1. une plante relativement glabre et ciliée; 2. une plante dont la pilosité est beaucoup plus prononcée. Les formes intermédiaires ne manquent pas. Ces deux « variétés » fréquemment décrites ne se distinguent ni géographiquement, ni écologiquement. Elles ne sont séparées par aucune barrière de stérilité, même si le degré de leur pilosité semble être un caractère génétiquement défini.

La première description de cette plante se trouve sous la plume de Reynier et Struve, en 1788, mais avec un nom français. Son premier nom latin figure dans Hoepfner en 1789 sous le nom de genre *Turritis*, avec un renvoi à la description de Reynier. La première combinaison de cette espèce la faisant apparaître dans *Arabis* est de R. Brown et, même si R. Brown décrit et situe sous ce nom une plante différente (à laquelle Jordan a par la suite donné le nom d'*A. brownii*), le type de cette combinaison reste la plante de Reynier (cf. Code international de la nomenclature botanique 1966, art. 55, dernier alinéa et exemple). Ainsi la synonymie de cette espèce est la suivante:

- A. ciliata* (Reynier in Hoepfner) R. Br. in Aiton, Hort. Kew. ed. 2, 4 : 107. 1812, excl. descr. et loco)
  - ≡ « La Tourrete ciliée » Reynier in Reynier et Struve, Mém. Hist. Phys. Nat. Suisse 1 : 171. 1788, nom. inval.
  - ≡ *Turritis ciliata* Reynier in Hoepfner, Mag. Naturk. Helv. 4 : 29, 38. 1789.
  - ≡ *A. ciliata* var. *typica* G. Beck, Fl. Nieder-Österr. : 460. 1892, nom. illeg.
  - ≡ *A. arcuata* var. *ciliata* (Reynier) Burnat, Fl. Alp. Marit. 1 : 97. 1892.
  - ≡ *A. corymbiflora* var. *ciliata* (Reynier) G. Beck, Fl. Bosn. Herceg. 2/7 : 78. 1916.
- = *Turritis alpina* L., Syst. Nat. ed. 12, 2 : 443. 1767 (non *A. alpina* L. 1753).
- = *Turritis rupestris* Hoppe ex Röhling, Deutschl. Fl. ed. 2, 2 : 358. 1812 (non *A. rupestris* Nutt. in Torrey et A. Gray 1838).
- = *A. integrifolia* Lapeyr., Hist. Abr. Pyr. : 385. 1813.

- = *A. corymbiflora* Vest, Steierm. Zeitschr. 3 : 161. 1821.
- ≡ *A. hirsuta* var. *corymbiflora* Fiori, Nuova Fl. Anal. Ital. 1 : 568. 1924.
- = *A. ciliata* var. *glabrata* Koch, Syn. Fl. Germ. : 39. 1837.
- ≡ *A. arcuata* var. *glabrata* (Koch) Godet, Fl. Jura 1 : 38. 1852.
- ≡ *A. corymbiflora* var. *glabrata* (Koch) Thellung in Schinz et R. Keller, Fl. Schweiz ed. 3, 2 : 141. 1914.
- ≡ *A. corymbiflora* f. *glabrata* (Koch) Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. 1 : 407. 1925.
- = *A. arcuata* Shuttlew. in Godet, Enum. Veg. Neuch. : 42. 1838.
- = *A. subnitens* Jordan, Ann. Soc. Linn. Lyon ser. 2, 7 : 492. 1861.
- = *A. alpestris* Reichenb. var. *glabrata* Gremler, Excurs.-Fl. Schweiz : 83. 1867.
- ≡ *A. hirsuta* var. *glabrata* (Gremler) Steiger, Verh. Naturf. Ges. Basel 18 : 320. 1906.

Les noms ci-dessus se rapportent à une plante glabre et ciliée comme le type. Pour la forme à pilosité plus développée, nous proposons une combinaison nouvelle.

*A. ciliata* f. **incana** (Gaudin) Burdet, **comb. nova**

- ≡ *A. hirsuta* ssp. *incana* Gaudin, Fl. Helv. 4 : 314. 1829.
- ≡ *A. corymbiflora* var. *incana* (Gaudin) Hayek, Fl. Steierm. 1 : 470. 1908.
- ≡ *A. corymbiflora* f. *incana* (Gaudin) Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. 1 : 407. 1925.
- = *A. hirsuta* var. *alpestris* Gaudin, Fl. Helv. 4 : 313. 1829.
- ≡ *A. arcuata* var. *alpestris* (Gaudin) Burnat, Fl. Alp. Marit. 1 : 97. 1892.
- = *A. ciliata* var. *hirta* Koch in Röhling, Deutschl. Fl. ed. 3, 4 : 623. 1833.
- ≡ *A. corymbiflora* var. *hirta* (Koch) Thellung in Schinz et R. Keller, Fl. Schweiz ed. 3, 2 : 141. 1914.
- = *A. ciliata* var. *hirsuta* Koch, Syn. Fl. Germ. : 39. 1837.
- ≡ *A. arcuata* var. *hirsuta* (Koch) Godet, Fl. Jura 1 : 38. 1852.
- ≡ *A. ciliata* ssp. *hirsuta* (Koch) Arcangeli, Comp. Fl. Ital. : 35. 1882.
- ≡ *A. alpestris* ssp. *hirsuta* (Koch) Arcangeli, Comp. Fl. Ital. ed. 2 : 258. 1894.
- = *A. alpestris* Schleicher ex Reichenb., Ic. Fl. Germ. 2 : 13, fig. 4338b. 1838.
- ≡ *A. hirsuta* ssp. *alpestris* (Reichenb.) Steiger, Verh. Naturf. Ges. Basel 18 : 319. 1906.
- = *A. alpestris* var. *vestita* Gremler, Excurs.-Fl. Schweiz ed. 4 : 71. 1881.
- = *A. ciliata* var. *rhabdocarpa* G. Beck, Fl. Nieder-Österr. : 460. 1892.
- = *A. arcuata* var. *dentata* E. Perrier, Cat. Pl. Savoie 1 : 38. 1917.

**Arabis hirsuta** agg.

Ce groupe, dont la taxonomie est d'une extrême complexité, compte selon les auteurs de une à douze espèces en Europe. Il recouvre dans son ensemble tout le plateau continental européen, à l'exception du sud de l'Espagne et de l'est de la Scandinavie ainsi que de la plupart des îles adjacentes. En dehors d'Europe, il est encore présent en Afrique du Nord, en Asie et en Amérique du Nord. Sa formule chromosomique varie à l'extrême puisque elle est de  $2n = 8, 16, 24, 32$  et  $64$ . Dans le

détail, les dénombrements chromosomiques effectués à ce jour se présentent comme suit (les différentes formes sont ici décrites sous les noms et avec le rang que leur donne B. M. G. Jones in TUTIN et al. 1964):

**a. *Arabis allionii* DC. (= *Arabis constricta* Griseb. = *Arabis hirsuta* var. *glaberrima* Wahlenb. = *Arabis sudetica* Tausch)**

$$2n = 4x = 16 \text{ et } 2n = 8x = 32.$$

+ Burdet, inéd.

- 16 — Suède, île d'Öland, Resmo; 50 m, 1964, *Nilsson*, h 12.
- 16 — Norvège, Akershus, Boerum, Borøya; 11.1965, *Sunding*, h 9.
- 32 — France, Savoie, col du Mont-Cenis, *all 1* (fig. 4c).
- 32 — France, Alpes-Maritimes, Val S. Giovanni, *all 2* (fig. 5a).

Les chromosomes de cette espèce sont ici dénombrés pour la première fois. *A. allionii* présente deux degrés de ploïdie. Bien que cette observation ne se fonde que sur quatre comptages, il semble que la forme nordique (*A. hirsuta* var. *glaberrima* Wahlenb.) diffère caryologiquement de l'*A. allionii* DC. typique.

**b. *A. borealis* Andr. (= *Arabis pycnocarpa* Hopkins)**

$$2n = 8x = 32 \text{ et } 2n = 16x = 64.$$

Smith, Am. Journ. Bot. 25 : 220. 1938.

- 32 — USA, Wisconsin, Ferry Bluff.
- Rollins, Rhodora 43 : 303. 1941.
- 32 — USA, Connecticut, Windham County; *Weatherby et Rollins*.
- 32 — USA, Colorado, Gunnison County; *Rollins 1427*.
- 64 — USA, Utah, Daggett County; *Rollins 2267*.

Cette espèce présente dans toute la marge nordique de l'aire du groupe *hirsuta*, tant en Amérique qu'en Eurasie, fait apparaître deux degrés de ploïdie. C'est chez elle qu'on peut compter le nombre de chromosomes le plus élevé qui soit connu dans le genre *Arabis*.

**c. *A. brownii* Jordan**

$$2n = 8x = 32.$$

Jones in Tutin et al., Fl. Europaea 1 : 292. 1964.

- 32 — Iles britanniques?

Cette forme irlandaise très localisée d'*A. hirsuta* a fréquemment été confondue avec *A. corymbiflora* Vest, c'est-à-dire *A. ciliata* (Reynier in Hoepfner) R. Br. dont elle a porté le nom et dont elle se rapproche. Il est intéressant de noter que cette ressemblance est assez superficielle puisque, en plus de leur aire, la formule chromosomique des deux taxa est différente.



**d. *A. hirsuta* (L.) Scop. (s. str.)**

$2n = 2x = 8$ ,  $2n = 4x = 16$  et  $2n = 8x = 32$ .

- + Jaretsky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.
- 32 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.
- Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas : 65. 1950.
- 16 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.
- Baksay, Ann. Mus. Hung. ser. 2, 8 : 171. 1957.
- 16 — Hongrie, Szarvashegy près Budapest; Fago-Ornetum.
- + Novotná, Preslia 34 : 251. 1962.
- 32 — ČSSR, Srbsko u Karlštejna; 7.1957, *Klásterský*.
- 32 — ČSSR, Kersko u Velenky; 8.8.1959, *Novotná eu/5*.
- Titz, Österr. Bot. Zeitschr. 111 : 619. 1964.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, Mödling, Goldene Stiege.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, au-dessus de Giesshübl.
- 32 — Autriche, Vienne, 2<sup>e</sup> district, Prater.
- 32 — Autriche, Steiermark, Ennstal près de Haus, pied du Rössing-Berg.
- + Mulligan, Canad. Journ. Bot. 42 : 1512. 1964.
- 32 — Canada, Northwest Territories, Mackenzie District, 50 km au N de Fort Liard, bas des pentes du mont Flett; 450 m, *Cody et Spicer 11877*.
- 32 — Canada, Northwest Territories, Mackenzie District, extrémité W du lac Cli, *Cody et Spicer 12249*.
- + Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Genève, Jardin botanique, *h 2*.
- 8 — Suisse, Valais, Chaland sur Bourg-Saint-Pierre; 1965, *Iff, h 4* (fig. 3e).
- 16 — France, Ain, Réserve du Crozet; 1300 m, 1964, *Iff, h 1* (fig. 3f).
- 16 — France, Ain, col du Crozet; 1965, *Iff, h 3*.
- 16 — France, Haute-Savoie, Salève, Les Pitons; 1965, *Iff, h 5*.
- 8 — France, Alpes-Maritimes, entre Tende et Saint-Dolmas; 750 m, *h 6* (fig. 4d).
- 32 — Angleterre, Derbyshire, Wormhill près Buxton, *h 15* (fig. 3g).
- 32 — Norvège, Akershus, Boerum, Borøya; 11.1965, *Sunding, h 8* (fig. 4f).
- 16 — Suède, Skåne, Simris près Simrishamn; 3 m, 1965, *Nilsson, h 10*.
- 16 — Suède, Skåne, Österslöv; 20 m, 1965, *Holmqvist, h 11* (fig. 4e).
- 16 — Suède, Uppland, Blidö, Svartlöga, *h 14*.
- 16 — Bulgarie, au SW des monts Pirin, *h 16*.
- 16 — Allemagne, Finne près Bad Bibra, *h 13*.

*A. hirsuta* s.str. présente trois degrés de ploïdie. Soulignons que pour la première fois dans le genre *Arabis* on a trouvé 8 chromosomes dans les cellules diploïdes de deux populations homogènes. C'est l'un des arguments qui doivent faire admettre le nombre  $x = 4$  comme le véritable nombre de base d'une partie au moins du genre. En outre, contrairement à l'avis de Titz (l.c.), il est impossible de considérer que la formule  $2n = 16$  est le fait de *A. sagittata* seule. En effet, les populations à  $2n = 16$



citées ci-dessus appartiennent très nettement à *A. hirsuta* s.str. Il ne semble pas possible de conclure valablement à l'aide de ces seuls dénombrements quant à la répartition écologique voire géographique des trois degrés de ploïdie.

**e. *A. hornungiana* Schur**

$2n = 6x = 24$  et  $2n = 8x = 32$ .

+ Burdet, inéd.

- 32 — Suède, Stockholm, Hortus Botanicus Bergianus, *hor 1*.
- 24 — Yougoslavie, Serbie, environs de Podujevo, mont Galak; 1000 m, *hor 5* (fig. 4h).
- 32 — Bulgarie, monts Pirin, Simitli; 1050 m, *hor 4* (fig. 4g).

C'est là le premier dénombrement de cette espèce. Soulignons le nombre  $2n = 24$  qui apparaît ici dans une population fertile et homogène (les graines germent à 90% et redonnent des plantes fertiles).

**f. *A. lusitanica* Boiss.**

$2n = 4x = 16$ .

Jones in Tutin et al., Fl. Europaea 1 : 292. 1964.

- 16 — ...

Burdet, inéd.

- 16 — Portugal, Estrémadure, 12 km WSW de Lisbonne, Oeiras, *lu 1*.

Cette variante surtout géographique d'*A. sagittata* (Bertol.) DC. ne s'en distingue guère caryologiquement.

**g. *A. planisiliqua* (Pers.) Reichenb. (= *A. gerardii* Besser)**

$2n = 4x = 16$ .

+ Novotná, Preslia 34 : 252. 1962.

- 16 — ČSSR, Kersko u Velenky; 8.8.1959, Novotná *pla/3*.  
Titz, Österr. Bot. Zeitschr. 113 : 474. 1966.
- 16 — Autriche, Burgenland, S de Andau im Seewinkel; prairies marécageuses, 115 m.
- 16 — Autriche, Burgenland, N d'Illmitz; prairies humides, 118 m.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, bassin viennois, 1 km W de Gramatneusiedl; bord de forêt, 174 m.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, entre Kollersdorf et Altenwörth, Tullner Feld; 185 m.
- + Burdet, inéd.
- 16 — France, Paris, Museum d'histoire naturelle; cueilli dans la nature, *h 7* (fig. 4k).

- 16 — France, Basses-Alpes, Entrepierre près Sisteron, *pla 1* (fig. 4l).  
 16 — France, Bouches-du-Rhône, Martigues; bord de champ, *pla 2* (fig. 3c).

**h. *A. sagittata* (Bertol.) DC.**

$$2n = 4x = 16.$$

Jones in Tutin et al., Fl. Europaea 1 : 292. 1964.

- 16 — ...  
 Titz, Österr. Bot. Zeitschr. 111 : 619. 1964.  
 16 — Autriche, Niederösterreich, pentes du Badener Lindkogel.  
 16 — Autriche, Niederösterreich, près Baden.  
 16 — Autriche, Niederösterreich, Mödling, Goldene Stiege.  
 Titz, Österr. Bot. Zeitschr. 113 : 474. 1966.  
 16 — Autriche, Burgenland, près d'Andau im Seewinkel; 118 m.  
 16 — Autriche, Niederösterreich, massifs du Leitha et des Rosalien.  
 + Burdet, inéd.  
 16 — France, Meurthe-et-Moselle, Maron; 240 m, *sa 2* (fig. 3d).  
 16 — France, Côte-d'Or, Chambolle-Musigny, *sa 1* (fig. 4m).

Jones (l.c.), sans commentaire, mentionne la formule  $2n = 16$  en 1964. Titz (l.c.), qui la retrouve en Autriche en 1966, considère rétrospectivement dans la même publication que les comptages qu'il a publiés en 1964 pour *A. hirsuta* s.l. doivent être distingués. Ceux faisant apparaître  $2n = 16$  correspondraient à *A. sagittata* (Bertol.) DC., tandis que la formule  $2n = 32$  appartiendrait à *A. hirsuta* (L.) Scop. C'est ainsi que nous les avons disposés ici; mais considérons qu'à ce jour seule la formule  $2n = 16$  est présente chez *A. sagittata* (Bertol.) DC., tandis que pour *A. hirsuta* (L.) Scop.  $2n = 16$  ne peut être exclu.

En résumé, dans le groupe *hirsuta* les espèces *A. planisiliqua* et *A. sagittata* n'ont qu'un seul degré de ploïdie ( $2n = 16$ ); les espèces *A. borealis*, *A. allionii* et *A. hornungiana* en ont deux: respectivement  $2n = 32$  et  $64$ ,  $2n = 16$  et  $32$ ,  $2n = 24$  et  $32$ ; alors que *A. hirsuta* en a trois avec  $2n = 8$ ,  $16$  et  $32$ . On rencontre dans ce groupe aussi bien le nombre chromosomique le plus bas que le plus haut qui soit présent dans *Arabis*. Peut-être faut-il considérer que cette diversité caryologique est en rapport avec la formidable variabilité morphologique du groupe *hirsuta*. Elle ne saurait cependant rendre compte de toute la variabilité de ces espèces.

***Arabis mollis* Steven (= *A. christianii* N. Busch)**

$$2n = 8x = 32.$$

- + Burdet, inéd.  
 32 — Suède, Göteborg, Jardin botanique, *chr 1* (fig. 7b).

Premier dénombrement de cette espèce peu répandue. Le spécimen examiné provient certes d'un jardin botanique. Nous l'avons semé et son aspect actuel au Jardin botanique de Genève confirme sa détermination comme *A. mollis* Steven.

**Arabis minor** agg.**a. A. collina** Ten. (= *A. rosea* DC.)

$$2n = 4x = 16.$$

+ Jaretsky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.

16 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.

**b. A. minor** Vill.<sup>1</sup> (= *A. muralis* Bertol. non Salisb.)

$$2n = 4x = 16 \text{ et } 2n = 8x = 32.$$

+ Burdet, inéd.

16 — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1964, *m* 1.

16 — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1965, *m* 2 (fig. 6b).

16, 32 — France, Savoie, Villarléclément; 1965, *Iff*, *m* 3 (fig. 5d, e et 6a).

Remarquons que c'est en fait le premier dénombrement chromosomique d'*A. minor* s.str. Le comptage de Jaretsky a été fait sur un taxon méditerranéen qui s'apparente à *A. minor* mais s'en distingue cependant assez pour qu'on puisse en faire une espèce distincte.

Nous avons trouvé dans une population de Savoie deux degrés de ploïdie  $2n = 16$  et  $2n = 32$ . Ces deux « races » caryologiques ne se distinguent en aucune façon. La taille des plantes et leur morphologie est la même; tout au plus pourrait-on remarquer que dans cette population les fleurs d'une partie des plantes sont d'un blanc moins pur tirant très légèrement sur le rosé. Il n'est pas exclu que ces plantes correspondent à ce que Jordan a décrit sous le nom d'*A. rosella*.

**Arabis pauciflora** (Grimm) Garcke (= *A. brassiciformis* Wallr.)

$$2n = 2x = 14.$$

+ Polatschek, Österr. Bot. Zeitschr. 113 : 4. 1966.

14 — Autriche, Vienne, Maurer Wald, entre Antonshöhe et Todtenwiese; forêts de *Quercus petraea* et de *Quercus cerris*, flysch gréseux, 300 m, *Fischer* 64/246.

+ Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 477. 1967.

14 — Autriche, Niederösterreich, Kaltenleutgeben, bas du versant N du petit Flösselberg; buissons à la lisière d'une forêt de hêtres, 330 m.

14 — Autriche, Niederösterreich, Schlossberg, SW de Spitz an der Donau; versant E, forêt de feuillus mixte, 550 m.

+ Burdet, inéd.

14 — Suisse, Vaud, La Dôle, *pau* 1 (fig. 6c).

14 — France, Côte-d'Or, Ménessaire, *pau* 2 (fig. 6d).

14 — Allemagne, Kunitzburg près Jena, *pau* 3.

Dans cette espèce, le nombre de base est donc 7, ce qui la situe très à part dans la série des taxa que nous étudions. En fait, c'est le seul membre européen de notre

<sup>1</sup> Cf. Breistroffer, Notes Bot. Syst. : 13. 1942 et Bull. Soc. Scient. Dauph. 61 : 615. 1947.

étude dont le génome se compose de 7 bivalents. Il n'est pas impossible que cette plante s'apparente aux *Arabis* nord-américains chez lesquels le nombre 7 apparaît dans huit espèces (SMITH 1938, BÖCHER 1954, MULLIGAN 1964). Notons en outre que par sa morphologie générale notre espèce s'écarte notablement des caractéristiques européennes du genre et que son aire, qui se limite à l'Europe centrale et méridionale, est remarquablement fragmentée. Sa situation systématique isolée a fréquemment frappé les auteurs qui l'ont placée tour à tour dans *Turritis*, *Brassica*, *Conringia* et même *Erysimum* !

### ***Arabis procurrens* agg.**

#### **a. *A. procurrens* Waldst. et Kit.**

$(2n = 4x = 16) + 0 \text{ à } 2R$ ,  $(2n = 6x = 24) + 2R$  et  $2n = 8x = 32$ .

- + Jaretzky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.
- 16 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.
- + Burdet, inéd.
- 32 — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1964, *pro 1*.
- 16,
- 16+2R — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1965, *pro 2*.
- 16 — ČSSR, Bratislava, Jardin botanique de l'Université Komenského; cueilli dans la nature, *pro 3* (fig. 6f).
- 16+R,
- 16+2R — Yougoslavie, flancs S de la Radan Planina; 1200 m, *pro 5* (fig. 6g, h).
- 24+2R — Bulgarie, monts Pirin, S du Kjustendil; 1400 m, *pro 6* (fig. 7d).
- 32 — Bulgarie, flancs NE du mont Rujen; 1600 m, *pro 7* (fig. 6e).
- 16,
- 16+R,
- 16+2R — Bulgarie, S de Etropole près Sophia; *pro 9*.

*Arabis procurrens*, proche parente d'*A. vochinensis*, présente les mêmes images métaphasiques et se caractérise aussi par la présence d'un ou deux chromosomes annulaires. Nous trouvons dans cette seule espèce trois degrés de ploïdie et cinq formules chromosomiques, sans pouvoir affirmer, d'ailleurs, que cet inventaire est exhaustif. Nous n'avons vu par contre que quatre formules chromosomiques et deux degrés de ploïdie chez *A. vochinensis*. Au niveau de l'examen caryologique *A. vochinensis* ne présente aucune image qui n'existe aussi chez *A. procurrens*.

Notons encore que jamais nous n'avons pu observer de chromosomes annulaires lorsque 32 chromosomes sont présents.

#### **b. *A. vochinensis* Sprengel**

$(2n = 4x = 16) + 0 \text{ à } 2R$  et  $2n = 8x = 32$ .

- Reese in A. et D. Löve, Op. Bot. 5 : 181. 1961.
- 32 — ...
- + Burdet, inéd.
- 16 — Suède, Stockholm, Hortus botanicus bergianus, *vo 1*.

- 16 + R,  
 16 + 2R — Yougoslavie, Slovénie, Karawanken, Gorice près de Kranj; 1500 m,  
 vo 2 (fig. 7c).
- 16,  
 16 + R,  
 16 + 2R — Yougoslavie, Slovénie, Lukanja, Konjice, flancs S des monts Poharje;  
 prés, 1300 m, vo 3 (fig. 6k, l, m).

*Arabis vochinensis* présente des caractères caryologiques qui le rapprochent incontestablement d'*Arabis procurrens*; d'autre part ces deux taxa ont en commun des particularités caryologiques qui les distinguent bien du reste des *Arabis*.

*A. vochinensis* a une formule chromosomique dans laquelle on distingue toujours 16 chromosomes comparables à ceux que l'on voit dans le reste du genre. A ce jeu de  $2n = 4x = 16$  s'ajoutent dans la majorité des cas 2 pièces chromatiques fortement colorables, parfois une seule. Ces anneaux chromatiques ne peuvent s'interpréter que comme des chromosomes annulaires. En effet s'ils apparaissent dans une cellule, on pourra constater leur présence dans toutes les plaques équatoriales du même individu. On observe dans ces populations trois types d'images métaphasiques:

$$\begin{aligned} 2n &= 4x = 16 \\ (2n &= 4x = 16) + R \\ (2n &= 4x = 16) + 2R \end{aligned}$$

Une telle régularité dans la disposition des anneaux susmentionnés implique qu'il ne s'agit pas de fragments chromosomiques acentriques, mais que ces structures comportent au moins un centromère (chromosomes vrais) et que ces pièces doivent être ajoutées au jeu chromosomique normal puisqu'elles passent avec succès le test de nombreuses mitoses successives et puisqu'on les retrouve dans les images de division au niveau des pointes de racine.

En outre, le jeu chromosomique d'*A. procurrens* agg. a, les anneaux exceptés, une ressemblance profonde avec celui des autres *Arabis*.

On peut donc supposer que les structures annulaires observées ne font que doubler une partie de la masse génique du jeu chromosomique normal et qu'elles sont apparues lors d'un accident de méiose. Un tel accident a pu survenir lors du rassemblement des quatre membres d'un groupe d'homologues et peut avoir eu pour conséquence le passage de tout le groupe dans une seule des cellules filles lors de la division réductionnelle. De plus, deux des membres du groupe sont restés enchevêtrés et ont passé la mitose suivante sous forme d'une structure annulaire qu'on peut supposer dicentrique.

L'accident dont nous parlons aurait donc eu pour résultat la formation d'un gamète  $n = 8 + R$  qui, fécondé par un gamète normal, réalise la formule  $2n = 16 + R$ .

La formule  $(2n = 4x = 16) + 2R$  peut apparaître soit indirectement par ségrégation mendélienne à l'intérieur d'une population, soit directement par un nouvel accident de méiose ou de mitose (dédoublément post-métaphasique de l'anneau).

Une telle hypothèse rend compte du fait que le jeu chromosomique de base n'est pas modifié, que les comportements méiotique et mitotique sont réguliers et les plantes fertiles, et que le retentissement de la variation caryologique sur la morphologie est imperceptible. De plus, la taille des chromosomes annulaires correspond assez bien à celle de deux membres du groupe des plus petits homologues.

**Arabis pumila** Jacq. (= *A. bellidifolia* Crantz, nom. ambig.)

$$2n = 4x = 16 \text{ et } 2n = 8x = 32.$$

- + Jaretzky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.
- 16 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.
- + Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 482. 1967.
- 16, 32 — Autriche, Tirol, Nordkette près Innsbruck, Goetheweg, versant S des pointes Hafelekar et Gleirsch; rochers calcaires, 2300 m.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, plateau du Rax, près de l'Ottohaus; bord d'une doline, combe à neige, calcaire, 1610 m.
- 32 — Autriche, Niederösterreich, plateau du Schneeberg, Ochsenboden, W du Damböckhaus; combes à neige, sol peu profond sur calcaire. Polatschek in Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 482. 1967.
- ±32 — Autriche, Vorarlberg, Rätikon, Lüner See; rochers calcaires, 2050 m.
- + Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Alpes; 1965, *Senaud*, *pu* 2.
- 16 — Italie, Tirol du Sud, Dolomites; 2000 m, *pu* 3 (fig. 8c).
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Raxalpe; 2000 m, *pu* 4 (fig. 9a).
- 16, 32 — Autriche, Hohe Tauern, région du Glockner, Pasterzenfeld, en dessous de l'Oberer Keesboden; moraines éboulées, 2225 m, *pu* 1.

**b. A. pumila** var. **nitidula** Beck (forme à feuilles glabres)

- Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 482. 1967.
- 32 — Autriche, Steiermark, Ramsau am Dachstein, près de la cabane Austria; éboulis calcaires dans un ruisseau à sec, 1640 m.

Il apparaît deux degrés de ploïdie dans cette espèce. Dans deux cas, les deux degrés sont présents dans la même population, dans quatre cas,  $2n = 32$  est seul visible, dans quatre autres cas  $2n = 16$  est le seul niveau de ploïdie observé. Il semble jusqu'ici difficile de constater des différences entre ces types de population et de les mettre en rapport avec leur niveau de ploïdie. On peut admettre que les populations à  $2n = 32$  descendent d'une race à  $2n = 16$ . Il est dès lors probable que le taxon octoploïde et le tétraploïde ont des exigences écologiques différentes.

**Arabis recta** Vill. (*A. auriculata* auct. vix Lam.)

$$2n = 4x = 16.$$

- Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas : 65. 1950.
- 16 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> On peut admettre que Tischler (op. cit.), quand il note le comptage de M<sup>me</sup> Mattick sous *Arabis auriculata* Lam. songe à la plante dont le nom actuel est *Arabis recta* Vill., d'autant plus qu'il la distingue d'*Arabis nova* Vill. (qui, elle, est l'*Arabis auriculata* Lam. au sens original à en croire Breistroffer, Bull. Soc. Bot. Fr. 93 : 333. 1964 et Bull. Soc. Scient. Dauph. 61 : 615. 1947; mais voir aussi Laínz, Bol. Inst. Estud. Astur. Supl. Ci. 6 : 50. 1963).



- + Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 481. 1967.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Mödling, Schwarzer Turm; garide sur roche dolomitique, 300 m.
- Fürnkranz in Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 481. 1967.
- 16 — Autriche, Burgenland, Weiden am See, prairies de Zitzmannsdorf; gazon sec, 120 m.

**b. *A. recta* var. *dasycarpa* (Andrz.) Breistr. (forme à siliques pubescentes)**

- + Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 482. 1967.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Steinberg près Ernstbrunn; garide sur calcaire, 400 m.

***Arabis scabra* All.<sup>1</sup> (= *A. stricta* Hudson)**

$$2n = 4x = 16.$$

- Jones in Pring, Journ. Ecol. 49 : 435. 1961.
- 16 — Angleterre, environs de Bristol.

***Arabis serpyllifolia* Vill.**

$$2n = 4x = 16.$$

- Favarger et Huynh, Taxon 13 : 203. 1964.
- 16 — Suisse, Jura, La Dôle.
- + Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Genève, Jardin botanique; *se 1*.
- 16 — Suisse, Jura, La Dôle; *se 3* (fig. 8d).
- 16 — Suisse, Berne, Kandersteg, rochers à l'entrée de la Kanderschlucht; 1500 m, 27.7.1961, *Merxmüller et Wiedmann, se 2* (fig. 8e).

Les spécimens récoltés dans les Alpes et sur le Jura ne se distinguent pas. Il serait intéressant de faire aussi l'étude caryologique d'*A. nivalis* Guss. et d'*A. cretica* Boiss., qu'on rapproche maintenant d'*A. serpyllifolia*, pour voir si ce rapprochement se confirme au niveau chromosomique.

<sup>1</sup> Le Flora Europaea et en l'occurrence B. M. G. Jones adoptent *A. stricta* Hudson comme nom de cette espèce et citent en synonymie *A. scabra* All. Ces deux dénominations se fondent sur la même plante de Haller, et la première dénomination valide se trouve chez Allioni. En conséquence, la synonymie de cette espèce est la suivante (Cf. etiam Becherer, Bauhinia 2 : 145. 1963 et lit. cit. ibidem) :

***Arabis scabra* All.**, Auct. Synops. Meth. Stirp. Horti Reg. Taur. in Misc. Taur. 5 : 74. 1774 (non Fl. Pedem. 1 : 268. 1785, quae est *A. pumila* Jacq.).  
 ≡ « *A. multicaulis* foliis radicalibus scabris dentatis, dentibus ciliatis » Haller, Emend. 5 : 12, num. 41. 1763 et Hist. Stirp. Helv. 1 : 197, num. 453. 1768.  
 ≡ *A. stricta* Hudson, Fl. Angl. ed. 2 : 292. 1778, nom illeg.  
 ≡ *Turritis raii* Vill., Hist. Pl. Dauph. : 326. 1789, nom. illeg.  
 ≡ *A. stricta* var.  $\alpha$  DC. in Lam., Fl. Fr. ed. 3, 4 : 677. 1805.  
 = *A. hirta* Lam., Encycl. Méth. Bot. 1 : 220. 1783.

**Arabis soyeri** Reuter et Huet ssp. **subcoriacea** (Grenier) Breistr.<sup>1</sup> (= *A. bellidifolia* Jacquin non Crantz = *A. jacquinii* G. Beck)

$2n = 4x = 16$ .

- Jaretsky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.
- 16 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.
- Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas : 65. 1950.
- 16 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.
- Skalínska, Pogan et al., Acta Biol. Cracov. 9 : 34. 1966.
- 16 — Pologne, Tatra occidentaux, vallée Kościeliska; bord de ruisseau, sol calcaire, 950 m.
- + Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 483. 1967.
- 16 — Autriche, Tirol, Vennatal près du Brenner; station riche en sources, sur éboulis de schistes lustrés, 1500 m.
- + Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1964, *j* 3.
- 16 — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1965, *j* 4.
- 16 — Suisse, Valais, Grand-Saint-Bernard; 2500 m, 1964, *Iff*, *j* 1 (fig. 8a).
- 16 — Suisse, Valais, lac de Moiry; 2300 m, 1964, *Iff*, *j* 2 (fig. 8b).
- 16 — Autriche, Fimbertal, *j* 6.
- 16 — Autriche, Tirol; 500 m, *j* 7.
- 16 — France, col du Mont-Cenis; bords de ruisseaux, calcaire, 2000 m, *j* 9 (fig. 9b).

Ce taxon, assez proche d'*A. pumila* par sa morphologie, a cependant une répartition légèrement différente puisqu'il descend jusqu'à l'étage subalpin. Il n'est pas sans intérêt de remarquer qu'on n'a pu jusqu'ici mettre en évidence une autre formule que  $2n = 16$ , au contraire d'*A. pumila*. On pourrait soupçonner que la formule chromosomique  $2n = 32$  est mieux adaptée à l'altitude que  $2n = 16$ , puisque *A. pumila* s'étend plus haut dans les Alpes; mais à l'intérieur d'*A. pumila* rien ne permet, jusqu'à présent, d'affirmer que les populations  $2n = 32$  sont celles qui montent le plus haut.

**Arabis turrita** L.

$2n = 4x = 16$ .

- Jaretsky, Jahrb. Wiss. Bot. 68 : 4. 1928.
- 16 — Allemagne, Jardin botanique de Kiel.
- Mattick in Tischler, Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas : 65. 1950.
- 16 — Autriche, Tirol, Gschnitz-Tal.
- Baksay, Ann. Mus. Hung. ser. 2, 8 : 172. 1957.
- 16 — Hongrie, Sarvashegy, Budapest; Fago-Ornetum.

<sup>1</sup> Cf. Breistroffer, Bull. Soc. Scient. Dauph. 61 : 615. 1947.

- + Titz, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 79 : 481. 1967.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Pechtoldsdorf, Hochberg; versant NW, peuplement de *Pinus nigra*, roche dolomitique, 300 m.
- 16 — Autriche, Niederösterreich, Hainburg an der Donau.
- + Burdet, inéd.
- 16 — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1964, *t* 2.
- 16 — Suisse, Genève, Jardin botanique; 1965, *t* 5.
- 16 — France, Ain, Collonges; 1000 m, *t* 12 (fig. 5f).
- 16 — France, Ain, Thoiry; 900 m, 1964, *Iff*, *t* 1.
- 16 — France, Haute-Savoie, mont Musiège; 1965, *Iff*, *t* 3.
- 16 — Suisse, Valais, Salvan; 1965, *Iff*, *t* 4 (fig. 7a).
- 16 — Roumanie, Băile, Herculan; 1965, *Boscaiu et al*, *t* 6 (fig. 8f).
- 16 — Roumanie, Cheia Turzii; 1963, *Boscaiu et al.*, *t* 8.
- 16 — Roumanie, Cheile Rîmetului; 1965, *Suteu*, *t* 10 (fig. 8g).
- 16 — Hongrie, Budapest, Institutum Plantarum Medicinalium; cueilli dans la nature, *t* 7.
- 16 — Hongrie, monts Mecsek; 1964, *t* 11 (fig. 8h).

La formule tétraploïde se rencontre avec régularité dans tous nos échantillons, quelle que soit leur provenance. Dans la population de Thoiry, à peu près 25% des spécimens présentent la pilosité laineuse des siliques qui caractérise *A. turrita* f. *lasiocarpa* (Uechtr.) Thell. Dans la population qui nous est parvenue de Budapest, quelques spécimens correspondent à *A. turrita* f. *eriocarpa* (Schur) Jáv. Ces deux formes ne se distinguent en rien au niveau caryologique.

#### *Arabis verna* (L.) R. Br.

$$2n = 4x = 16.$$

- + Burdet, inéd.
- 16 — Italie, Apulie, mont Gargano, au-dessus de Bivio, La Cávola, sur la route de Monte S. Angelo; garrigue à romarin, 300 m, 22.4.1964, *Podlech*, *ve* 1 (fig. 8k).

C'est là le premier dénombrement pour *A. verna*. Elle présente un jeu chromosomique classique pour le genre *Arabis* avec quatre groupes d'homologues. Il n'a pas été possible de vérifier sur de nombreuses graines ces résultats, car les graines sont très difficiles à obtenir et germent très mal.

#### D. Caryométrie

Des évaluations du volume nucléaire ont été entreprises dans le groupe *hirsuta* du genre *Arabis* de la manière décrite plus haut (p. 115), sur les taxa suivants:

<i>A. hirsuta</i>	( $2n = 8$ )
<i>A. hirsuta</i>	( $2n = 16$ )
<i>A. sagittata</i>	( $2n = 16$ )
<i>A. planisiliqua</i>	( $2n = 16$ )
<i>A. hornungiana</i>	( $2n = 24$ )
<i>A. hirsuta</i>	( $2n = 32$ )
<i>A. allionii</i>	( $2n = 32$ )

Les figures 10 et 11 fournissent une représentation graphique de la manière dont se répartissent statistiquement les mesures faites. A partir de ces mesures on a pu calculer le diamètre moyen des noyaux au repos de chacun des taxa étudiés:

		diamètre nucléaire moyen
<i>A. hirsuta</i>	$2n = 8$	56,14
<i>A. hirsuta</i>	$2n = 16$	66,21
<i>A. sagittata</i>	$2n = 16$	68,63
<i>A. planisiliqua</i>	$2n = 16$	64,96
<i>A. hornungiana</i>	$2n = 24$	73,34
<i>A. hirsuta</i>	$2n = 32$	80,70
<i>A. allionii</i>	$2n = 32$	82,35

Les moyennes ci-dessus sont exprimées en unités de micromètre. Chacune est calculée à partir de 100 mesures indépendantes de noyaux différents.

Afin de déterminer si les répartitions de diamètres nucléaires observées appartiennent ou non au même ensemble, c'est-à-dire si les moyennes qu'on en tire sont significatives, on a procédé à des analyses de variance successives selon le modèle mathématique suivant (FISCHER 1935-1966):

Variabilité	Somme de carrés	Degrés de liberté	Carrés moyens	$\mathcal{F}$
entre les moyennes . . . . .	$A$	$M - 1$	$D = \frac{A}{M - 1}$	$\frac{D}{E}$
à l'intérieur des moyennes	$B$	$N - M$	$E = \frac{B}{N - M}$	
totale . . . . .	$C$	$N - 1$		

$x_i$ : une mesure quelconque

$\bar{x}$ : une mesure moyenne

$M$ : nombre de moyennes comparées dans l'analyse

$T_1, T_2$ : total des mesures de l'échantillon 1, 2

$T$ : total de toutes les mesures

$N_1, N_2$ : effectif de l'échantillon 1, 2

$N$ : effectif total.

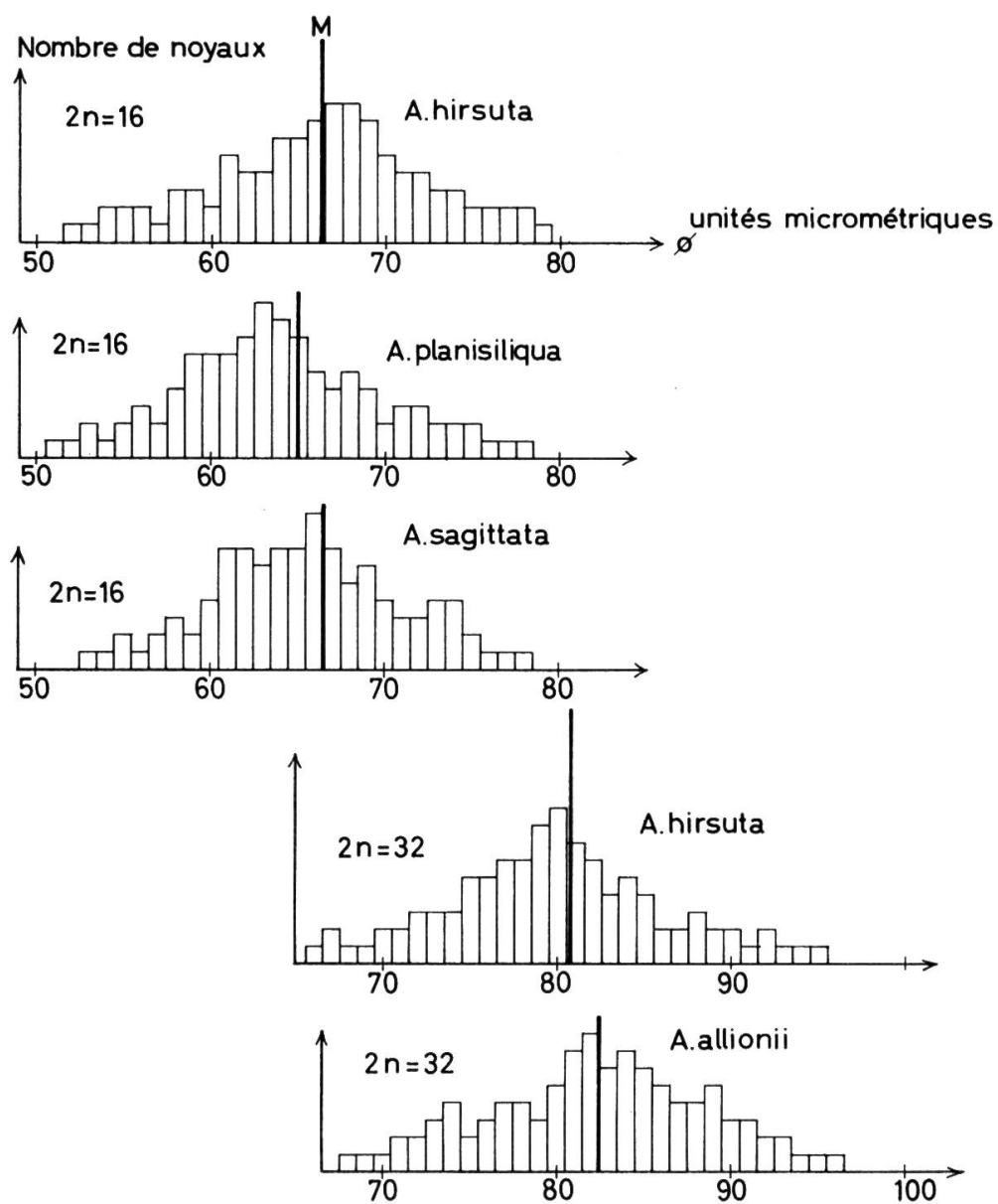


FIG. 10. — Répartition des volumes nucléaires dans le groupe *hirsuta*, I.

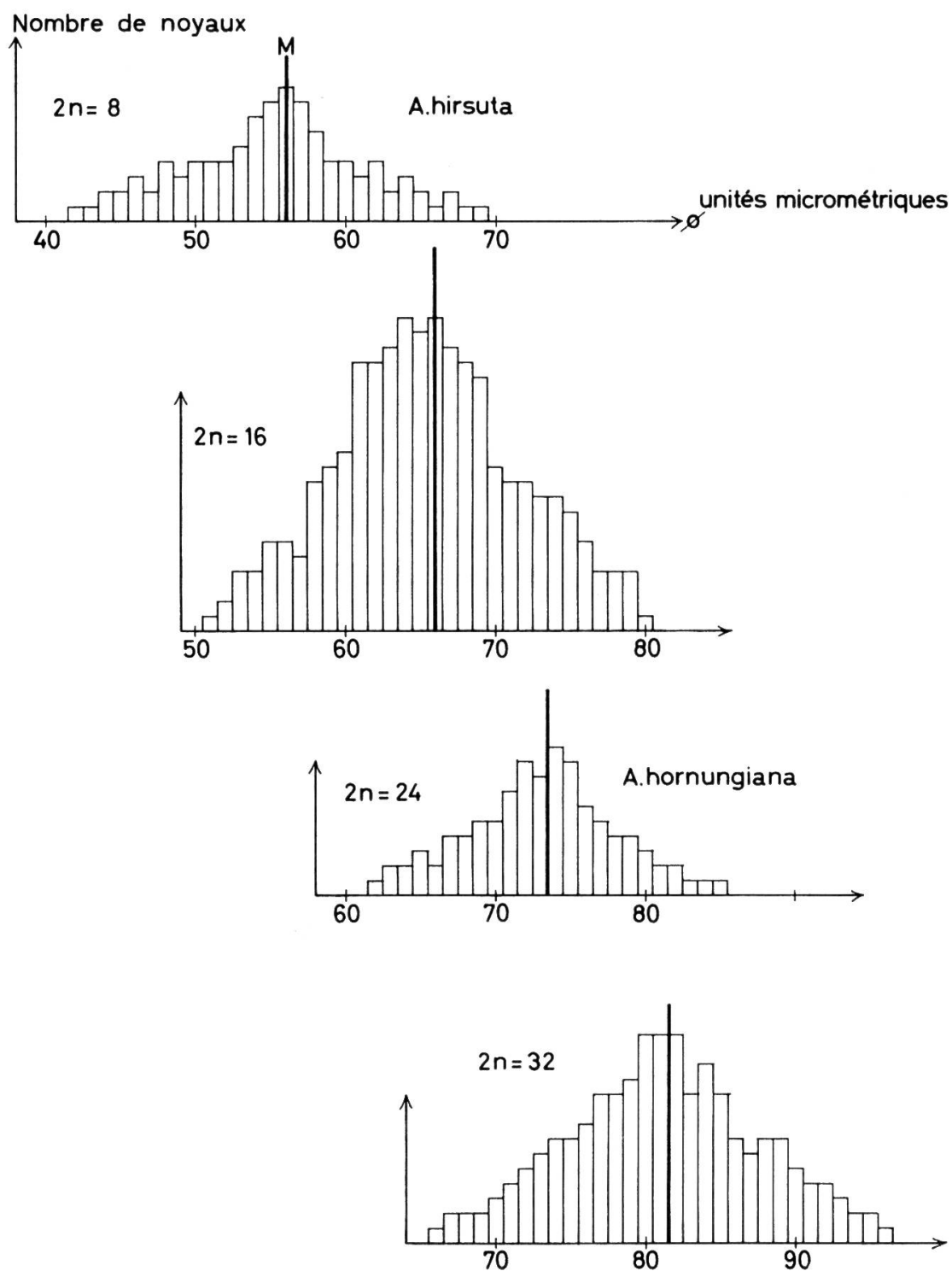


FIG. 11. — Répartition des volumes nucléaires dans le groupe *hirsuta*, II.



$$A = \frac{T_1^2}{N_1} + \frac{T_2^2}{N_2} + \dots + \frac{T_i^2}{N_i} - \frac{(\sum x_i)^2}{N} = \sum \frac{T_i^2}{N_i} - \frac{T^2}{N}$$

$$C = \sum (x_j - \bar{x})^2 = \sum x_i^2 - \frac{(\sum x_i)^2}{N}$$

$$B = C - A.$$

$\mathcal{F}$  calculé de cette manière est comparé avec une table indiquant les limites supérieures de signification de la distribution  $\mathcal{F}$  (VAN DER WAERDEN 1957) à la colonne  $M - 1$  et à la ligne  $N - M$ .

Il découle d'une première série d'analyses que les valeurs mesurées chez *A. hirsuta* ( $2n = 16$ ), *A. sagittata* et *A. planisiliqua* ne sont pas significativement distinctes et appartiennent à un même ensemble. De même, il n'y a pas de différences significatives entre l'échantillon *A. hirsuta* ( $2n = 32$ ) et *A. allionii* ( $2n = 32$ ). En foi de quoi toutes les valeurs mesurées chez *A. hirsuta* ( $2n = 16$ ), *A. sagittata* et *A. planisiliqua* ont été reprises individuellement et redistribuées en commun afin d'obtenir une répartition dite « du groupe 16 ». On a procédé de même pour *A. hirsuta* ( $2n = 32$ ) et *A. allionii* ( $2n = 32$ ) qui forment le « groupe 32 ».

Une dernière analyse de variance portant sur *A. hirsuta* ( $2n = 8$ ), le « groupe 16 », *A. hornungiana* ( $2n = 24$ ) et le « groupe 32 » indique que ces quatre échantillons diffèrent significativement. Ils ont une individualité probable à plus de 95 %.

Degré de ploidie	Echantillon	Ø moyen (unités micrométriques)	Ø moyen ( $\mu$ )	Volume nucléaire moyen ( $\mu^3$ )
2	<i>A. hirsuta</i> ( $2n = 8$ )	56,14	6,737	160,103
4	« groupe 16 »	65,93	7,912	259,33
6	<i>A. hornungiana</i> ( $2n = 24$ )	73,34	8,800	356,82
8	« groupe 32 »	81,525	9,782	490,25

A ce stade, il est intéressant d'étudier la variation du volume nucléaire en fonction du degré de ploidie. Au vu d'une première représentation graphique, la variation de ces deux entités semble proportionnelle; nous postulons donc qu'elle peut être représentée par une droite. Pour rechercher la droite de régression optimale, nous avons pour données les points expérimentaux sus-cités, soit  $P_i (x_i; y_i)$ .

Nous pouvons calculer par la méthode dite « des plus petits carrés » une droite  $y = ax + b$  telle que les écarts des différents points avec cette droite soient minimaux. Les facteurs  $a$  et  $b$  s'écrivent alors

$$a = \frac{(\sum x_i y_i) - \frac{1}{m} (\sum x_i) (\sum y_i)}{\sum x_i^2 - \frac{1}{m} (\sum x_i)^2}$$

$$b = [\sum y_i^2 - a (\sum x_i)] \frac{1}{m}$$

Dans le cas qui nous intéresse du groupe *hirsuta*, les valeurs sont les suivantes:

	Degrés de ploïdie $x_i$	Volumes nucléaires moyens $y_i$	$x_i^2$	$x_i y_i$	
$P_1$	2	160,10	4	320,20	$m = 4$
$P_2$	4	259,33	16	1037,32	
$P_3$	6	356,82	36	2140,92	
$P_4$	8	490,25	64	3922,00	
	$\sum x_i = 20$	$\sum y_i = 1266,50$	$\sum x_i^2 = 120$	$\sum x_i y_i = 7420,44$	

La droite de régression optimale s'écrit donc:

$$y = 54,7 x + 44,6$$

A la suite de ces analyses statistiques, nous constatons que dans le groupe *hirsuta* il est probable à plus de 95 % que les différences de taille observées entre les noyaux à  $2n = 8$ ,  $2n = 16$ ,  $2n = 24$  et  $2n = 32$  sont dues à un fait précis et que les différences volumétriques des noyaux cellulaires des diverses plantes du groupe situées à un même degré de ploïdie ne sont pas significatives. Il est de plus probable, au vu de la représentation graphique en figure 12, qu'une corrélation sous forme d'une proportionnalité existe entre le degré de ploïdie et le volume nucléaire moyen.

En résumé, on a pu objectivement établir à l'aide de mesures que l'addition de matériel génique en quantité précise à un noyau accroît son volume d'une manière quantitativement définie. Cette affirmation rejoint d'ailleurs le simple bon sens, c'est-à-dire « the principle that you cannot put a quart into a pint pot » (DARLINGTON 1937).

De plus, dans le cas particulier du groupe *hirsuta*, nous avons calculé que l'addition d'un jeu chromosomique haploïde ( $+1x$ ) accroît le volume du noyau de  $54,7 \mu^3$ , car cette quantité correspond au coefficient  $a$  qui exprime la pente de la droite de régression.

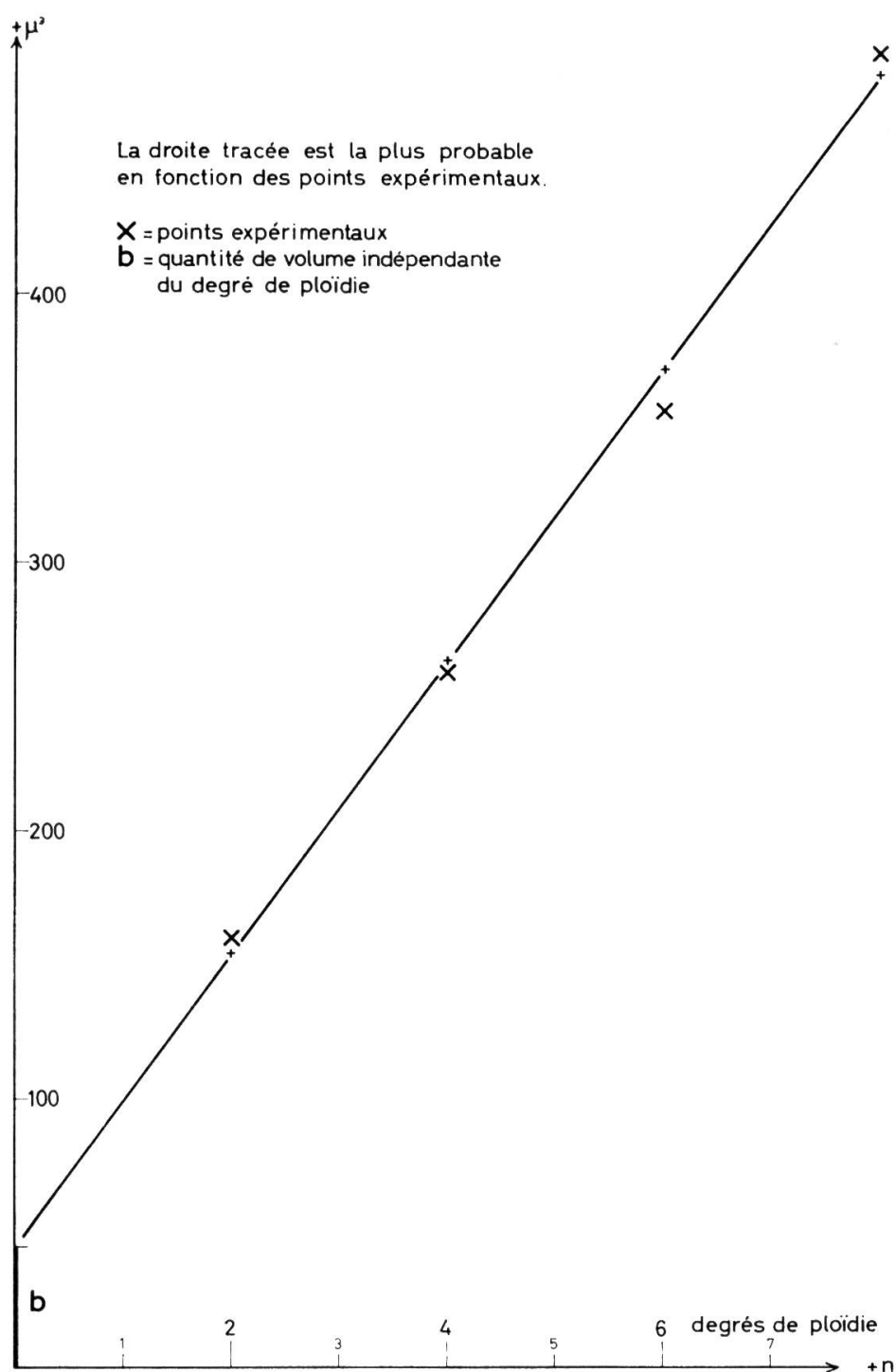


FIG. 12. — Variation du volume nucléaire en fonction de la ploïdie.

Nous pouvons constater encore que le noyau, indépendamment de son volume et donc de son degré de ploïdie, contient une masse invariable dont le volume est évalué à  $44,6\mu^3$ . Ce chiffre correspond au coefficient  $b$ , c'est-à-dire à l'ordonnée de la droite de régression pour le degré de ploïdie zéro. La masse en question ne représente ni les chromosomes ou les structures qui leur sont associées, ni la membrane nucléaire, ni la masse d'hydratation, car ces trois constituants varient avec le volume du noyau. Il est assez probable, étant donné la phase des noyaux mesurés, que ces  $44,6\mu^3$  correspondent, en totalité ou en partie, au volume du nucléole unique qui s'observe dans tout le groupe *hirsuta*.

Notons enfin, en poussant plus loin l'évaluation critique de nos mesures caryométriques, que l'interprétation que nous avons proposée ici n'est valable que si l'on postule que tous les chromosomes homologues ont le même volume. En effet, si on supposait que le volume du deuxième, puis du troisième, éventuellement du quatrième jeu de bivalents qui s'ajoutent au génome dans une série de polyploïdes varie, il faudrait postuler que leur variation de volume est exactement compensée par l'accroissement ou le décroissement spatial du nucléole ou d'une autre structure indéterminée, car l'expérience a montré que le volume nucléaire est proportionnel au degré de ploïdie.

Nous concluons donc en admettant que les chromosomes homologues des polyploïdes du groupe *hirsuta* ont des volumes semblables et que si le volume d'un jeu de  $x$  chromosomes est de  $54,7\mu^3$ , un chromosome moyen a un volume de  $13,7\mu^3$ .

Le jeu haploïde  $x = 4$  dans le groupe *hirsuta* est composé, par ordre de taille croissante, de

1 chromosome subacrocentrique	(I)
1 » médiocentrique	(II)
1 » médiocentrique	(III)
1 » submédiocentrique	(IV)

Les évaluations de taille, effectuées sur des photographies et des dessins d'observation, permettent d'attribuer aux chromosomes sus-cités les longueurs et les volumes suivants (avec une marge d'erreur qui peut atteindre 25 %):

Chromosome	Taille (en % du génome haploïde $x$ )	Volume ( $\mu^3$ )
I . . . . .	12,8	7,0
II . . . . .	20,5	11,3
III . . . . .	28,2	15,4
IV . . . . .	38,5	21,0
Total: $x = 4$	100,0	54,7

### E. Discussion

L'étude récapitulative des nombres chromosomiques dans les genres *Cardaminopsis*, *Turritis* et *Arabis* révèle que les nombres somatiques suivants y apparaissent : 8, 12, 14, 16, 24, 32 et 64. Le nombre 12 est propre à *T. glabra*, le nombre 14 à *A. pauciflora*.

A ce jour seuls les nombres 16, 32 et 64 étaient connus pour les autres espèces. Le dénombrement de 8 chromosomes dans les cellules diploïdes de deux populations d'*A. hirsuta* établit très nettement la présomption que le nombre de base de ces espèces est  $x = 4$ . De plus, la présence du nombre  $2n = 24$  dans des populations à fertilité normale (*A. caerulea*, *A. hornungiana*) renforce cette présomption. En effet, face à un tel nombre on pourrait admettre qu'il s'agit d'un triploïde; mais si les populations où l'on trouve  $2n = 24$  sont fertiles et homogènes (on ne trouve en effet que  $2n = 24$  dans chaque population) il ne peut s'agir d'un tel hybride qui ne saurait subir la méiose avec succès: c'est un hexaploïde ( $6x = 24$ ). Ainsi, dans le groupe *hirsuta* au moins, auquel appartiennent tant les deux populations ( $2n = 8$ ) que l'*A. hornungiana* ( $2n = 24$ ), le nombre de base ne saurait être que  $x = 4$ .

L'aspect des jeux chromosomiques du groupe *hirsuta* renforce encore cette idée. En effet dans ce groupe le jeu de base  $x$  est composé dans l'ordre de taille croissante d'un subacrocentrique (I), d'un médiocentrique (II), d'un second médiocentrique qui prend très fréquemment une attitude cambrée (III) et d'un submédiocentrique (IV).

Le nombre  $x = 4$  est-il le nombre de base de toutes les races où  $2n$  est un multiple de 4? Pour toutes les races  $2n = 8$ , c'est certain. Pour les races ( $2n = 16$ ), ( $2n = 24$ ), ( $2n = 32$ ) et ( $2n = 64$ ), cela ne l'est pas autant.

En effet, il faut considérer que le nombre  $x = 4$  est vraiment le nombre de base dans les seuls cas où les 4, 6, 8 ou 16 chromosomes représentant chacun des types I, II, III et IV sont visiblement homologues. Or, l'homologie à l'intérieur des groupes I, II, III et IV n'est pas aussi probable dans tous les cas. En effet, dans la mécanique cellulaire, les mitoses contribuent à la différenciation de chaque chromosome, puisque les accidents de division éventuels surviennent sur des chromosomes isolés. Au contraire, la méiose contribue à homogénéiser les chromosomes par paire (crossing-over) et à éliminer les cellules où des différences individuelles trop marquées sont apparues au cours de la phase mitotique (défaut d'appariement et létalité).

L'alternance des phases mitotique et méiotique a donc pour résultat de favoriser l'homologie par paire. Chez tous les diploïdes, où seuls deux homologues sont présents, ce mécanisme contribue à assurer le maintien de l'état diploïde. Dans les races où 4, 6, 8 ou 16 homologues sont rassemblés, l'alternance méiose-mitoses aura pour effet de rompre l'homologie par groupes de 4, 6, 8 ou 16 et d'établir progressivement une homologie par paire. En effet, lors du rassemblement des homologues à la méiose, quatre homologues se rassemblent plus facilement en deux paires qu'en un groupe de quatre; les crossing-overs seront plus fréquents par paires; d'autre part les groupements par quatre sont plus létaux (défaut de séparation des chromatides). Plus les homologues sont nombreux, plus il est improbable que des crossing-overs viables les affectant tous à la fois se produisent. Il est encore possible de concevoir des rassemblements par 6 et 8, si les homologues sont très petits. Aucun cas de rassemblement par 16 n'est connu.

On peut donc en déduire que certainement *A. borealis* ( $2n = 64$ ) n'a plus  $x = 4$  pour nombre de base véritable et que ce nombre 4 est plus probable pour les races à  $2n = 16$  que pour les races à  $2n = 32$ . Ainsi, dans les races à  $2n = 16, 24$  et  $32$ , on peut dire que le nombre de base  $x = 4$  tend vers  $x = 8$ , éventuellement vers 12 et peut-être vers 16. De même on peut dire que la plupart des *Arabis* ( $2n = 16$ ) sont des tétraploïdes à des étapes diverses de leur évolution vers la diploïdie.

Bien qu'il soit très délicat de discerner des différences entre homologues ou anciens homologues, nous pensons que dans le groupe *hirsuta* les races à  $2n = 16, 24$  et  $32$  sont respectivement tétraploïdes, hexaploïdes et octoploïdes, alors que dans le genre *Cardaminopsis* les races  $2n = 16$  sont plus proches de l'état diploïde.

Nous considérons les différentes espèces du genre *Arabis* comme des stades divers de l'évolution de la polyploïdie à la diploïdie.

Les nombres de base dans notre étude se répartissent donc comme suit:

<i>Turritis</i>	$x = 6$
<i>Arabis pauciflora</i>	$x = 7$
<i>Arabis</i>	$x = 4(8)$
<i>Cardaminopsis</i>	$x = 8$

Les degrés de ploïdie sont les suivants:

<i>Turritis</i>	$2n = 2x$
<i>Arabis pauciflora</i>	$2n = 2x$
<i>Arabis</i>	$2n = 2, 4, 6, (8, 16) x$
<i>Cardaminopsis</i>	$2n = 2, 4x$

En guise de conclusion, remarquons que le nombre de base d'un genre ne peut être déduit de la simple division par deux du plus petit nombre diploïde compté dans les populations de ce genre: tout comme on connaît des genres qui ont plusieurs nombres de base bien apparents, il peut y avoir des genres où il existe plus d'un nombre de base sans que ce soit bien distinct puisque ce sont des multiples.

Au terme de cette étude caryologique des genres *Cardaminopsis*, *Turritis* et *Arabis* en Europe, qu'il nous soit permis de mettre en relief les caractéristiques les plus importantes qui sont apparues et qui pourront jouer un rôle dans le traitement taxonomique de ce groupe:

- Les nombres de base particuliers de *T. glabra* et d'*A. pauciflora*.
- Les anomalies qui isolent *A. procurrens* et *A. vochinensis* du reste du genre et qui les rapprochent l'un de l'autre.
- La grande diversité qui règne dans le groupe *hirsuta* pris dans son ensemble et le contraste qui existe entre les espèces de ce groupe apparemment stabilisées à un seul niveau de ploïdie (*A. sagittata*, *A. planisiliqua*) et celles qui présentent deux ou trois degrés de ploïdie.
- La présence de deux degrés de ploïdie chez *C. arenosa*, *A. caeruela*, *A. minor* et *A. pumila*.
- La stabilité des formules chromosomiques, en dépit des variations morphologiques, chez *A. ciliata*, *A. pumila*, *A. recta* et *A. turrita*.
- Les variations accidentelles de la taille des chromosomes chez *A. alpina*.



## BIBLIOGRAPHIE

- BARTON, L. V. (1961). *Seed preservation and longevity*. Leonard Hill Ltd., London.
- BELLING, J. (1926). The iron-aceto-carmin method of fixing and staining chromosomes. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.* 50 : 160.
- BÖCHER, T. W. (1954). Experimental taxonomical studies in the *Arabis holboellii* complex. *Bot. Tidsskr.* 48 : 31.
- BRIDGES, C. B. (1937). The vapor method of changing reagents and of dehydration. *Stain Technology* 12 : 51.
- CLOWES, F. A. L. (1961). *Apical Meristems*. Blackwell, Oxford.
- CONN, H. J. et al. (1960). *Staining Procedures*. Williams & Wilkins Co., Baltimore.
- DARLINGTON, C. D. (1937). *Recent advances in cytology*. J. & A. Churchill Ltd., London.
- FARMER, J. B. & J. E. S. MOORE (1905). *On the meiotic phase in animals and plants*.
- FISHER, R. A. (1935-1966). *The design of experiments*. Oliver & Boyd, Edinburgh (ed. success.).
- GRAY, P. (1954). *The microtome's formulary and guide*. Constable, London.
- GURR, E. (1953). *Medical and biological staining techniques*. Leonard Hill Ltd., London.
- HYDE, B. B. & C. A. GARDELLA (1953). A mordanting fixation for intense staining of small chromosomes. *Stain Technology* 28 : 305.
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York & London.
- LA COUR, L. (1935). Technic for studying chromosome structure. *Stain Technology* 10 : 57-60.  
— (1941). Acetic-orcein. *Stain Technology* 16 : 169.
- LÖVE, A. & P. SARKAR (ined.). *Cytotechnology* (mss. inéd. déposé à M) : 10-11.
- MULLIGAN, G. A. (1964). Chromosome numbers of the family Cruciferae, I. *Canad. Journ. Bot.* 42 : 1509.
- SMITH, F. H. (1938). Some chromosome numbers in the Cruciferae. *Amer. Journ. Bot.* 25 : 220.
- TISCHLER, G. (1950). *Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. Junk, 'S-Gravenhage.
- TUTIN, T. G. et al. (1964). *Flora Europaea* 1. Cambridge University Press, London.
- VAN DER WAERDEN, B. L. (1957). *Mathematische Statistik*. Springer, Berlin.