

**Zeitschrift:** Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 34 (1979)  
**Heft:** 1

**Artikel:** Contribution de la caryologie à la connaissance de la systématique et de la phylogénie du genre Bupleurum L.  
**Autor:** Cauwet-Marc, Anne-Marie  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-880109>

### **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:** 06.02.2026

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

# Contribution de la caryologie à la connaissance de la systématique et de la phylogénie du genre *Bupleurum* L.

Anne-Marie Cauwet-Marc

## RÉSUMÉ

CAUWET-MARC, A.-M. (1979). Contribution de la caryologie à la connaissance de la systématique et de la phylogénie du genre *Bupleurum* L. *Candollea* 34: 49-86. En français, résumé anglais.

Les nombres de base  $x = 4, 6, 7, 8$  et  $11$  sont signalés pour 76 taxons sur les 200 environ que comprend le genre *Bupleurum*. Malgré l'existence d'un taxon à  $2n = 8$  démontrant que le nombre de base originel est  $x = 4$ , il est possible actuellement de considérer ce nombre de base comme étant  $x = 8$ . De nombreux cas de polyploïdie ainsi que des phénomènes de dysploïdie et d'aneuploïdie sont mis en évidence. L'auteur discute enfin des différentes voies de spéciation, et situe sur le plan évolutif les genres affines par rapport au genre *Bupleurum*.

## ABSTRACT

CAUWET-MARC, A.-M. (1979). Caryological contributions to the systematics and phylogeny of the Genus *Bupleurum* L. *Candollea* 34: 49-86. In French, English abstract.

For 76 taxa from about 200 described in the Genus *Bupleurum*, the basic numbers  $x = 4, 6, 7, 8$  and  $11$  are reported. In spite of one taxon with  $2n = 8$  indicating to be  $x = 8$ . Many instances of polyploidy as well as disploidy and original basic number of  $x = 4$  the basic number could actually be considered an aneuploidy are shown. Different ways of speciation are discussed and the evolutive situation of genera with affinities to *Bupleurum* is considered.

## Introduction

Depuis SCHULZ-GAEBEL & MELDERIS qui, pour la première fois en 1930, abordèrent l'étude caryologique du genre *Bupleurum* L., les noms de BAKSAY (1956, 1957), BELL & CONSTANCE (1957, 1960, 1966), BOLHOVSKIH & al. (1969), CAUWET (1967, 1969a, 1970, 1971a, 1974, 1975a, 1976, 1978), CONSTANCE & al. (1971, 1976), FABBRI (1969), FAVARGER (1959, 1961, 1964a, 1965, 1967, 1974), FAVARGER & KÜPFER (1968), GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ (1949, 1954), GURZENKOV & GOROVOJ (1971), HAKANSSON (1953), JOHNSON & PACKER (1968), KORDJUM (1967), KÜPFER (1968, 1969, 1974), KÜPFER & FAVARGER (1967), LIU & al. (1961), MALHEIROS-GARDÉ & GARDÉ (1951), NATARAJAN (1977), QUEIROS (1972, 1974), ROSTOVTCEVA (1975, 1976), SNOGERUP (1962), SUZUKA (1953), WANSCHER (1931, 1933) et ŽUKOVA (1966) restent attachés à la caryologie de nombreuses espèces du genre. De l'ensemble des données établies par ces auteurs (nombres chromosomiques cités par chacun d'entre eux, donnés dans CAUWET-MARC, 1976), il ressort que le genre *Bupleurum* L. possède plusieurs nombres de base, que l'on y rencontre de nombreux polyploïdes pouvant avoir des nombres de base différents et que certaines espèces présentent des phénomènes d'aneuploïdie ou de dysploïdie, phénomènes observés aussi bien chez des diploïdes que chez des polyploïdes.

Dans ce travail, nous nous proposons d'interpréter l'ensemble de ces résultats à la lumière des connaissances biogéographiques et des affinités phénétiques dont nous disposons. Si l'un des points les plus importants reste la recherche du nombre de base originel du genre, nous nous sommes également attachée à comprendre les mécanismes d'aneuploïdie et de dysploïdie dont l'importance, vis-à-vis de la spéciation, apparaît aujourd'hui primordiale. Le simple examen des résultats laisse supposer que les processus évolutifs sont différents d'une espèce à l'autre: certaines séries semblent s'être différenciées plutôt par polyploïdie, alors que chez d'autres, prévalent les phénomènes d'aneuploïdie et de dysploïdie.

La garniture chromosomique de 76 des quelques 200 taxons que comprend le genre *Bupleurum* L. étant connue, il nous semble maintenant raisonnable d'utiliser la connaissance caryologique des Buplèvres actuels pour retracer, d'aussi près que possible, l'histoire de ce taxon.

Toutes les données rapportées dans cette étude et qui ne sont pas suivies d'une référence bibliographique, ainsi que l'origine du matériel, sont citées *in* CAUWET-MARC (1976).

## Les différents nombres de base du genre *Bupleurum* L.; leur signification

Les nombres de base cités pour le genre furent en 1930,  $x = 8$  chez *B. rotundifolium* L. et *B. longifolium* L. (SCHULZ-GAEBEL) et  $x = 11$  chez *B. rotundifolium* L.<sup>1</sup> (MELDERIS). La mise en évidence chez *B. fruticosum* L. du nombre diploïde  $2n = 14$  (WANSCHER, 1933) et chez *B. scorzonifolium* Willd. du nombre diploïde  $2n = 12$  (SUZUKA, 1953) ajoutait les deux nombres de base 7 et 6 aux précédents avant que ne vienne s'y adjoindre  $x = 4$ ; ce dernier, le plus bas rencontré jusqu'ici dans le genre, a été signalé par GURZENKOV & GOROVOJ (1971) dans une population de *B. komarovianum* Lincz. Plus près de nous, ROSTOVTCOVA (1976) indique, pour *B. bicaule* Helm, l'existence d'une série dysploïde dans laquelle  $n = 6, 11$  et  $14$ . Elle rétablit ainsi  $x = 11$  et porte à 5 les nombres de base actuellement connus dans le genre *Bupleurum* L.

Si plusieurs nombres de base caractérisent ainsi ce genre d'Ombellifères, ils y sont cependant très inégalement représentés:  $x = 4$  et  $x = 11$  ont été signalés une seule fois,  $x = 6$  a été rencontré chez 9 taxons dont 3 ont pour nombre de base 6 et 8,  $x = 7$  caractérise 19 taxons et  $x = 8$  a été cité chez 64 taxons. Le nombre 8 est donc le plus fréquemment rencontré, ce qui confirme les données précédemment établies (CAUWET, 1970) sur un nombre plus restreint de populations; sa très grande représentativité, au sein du genre, est un argument important pour supposer qu'il a pu donner naissance par réorganisation du matériel chromosomique à  $x = 6$ ,  $x = 7$  et  $x = 11$ . Pourtant, seules l'existence et la distribution des autres nombres permettent de mettre en évidence les voies qui ont pu être empruntées par l'évolution.

### ESPÈCES AYANT POUR NOMBRE DE BASE $x = 4$

Ce nombre a été signalé une seule fois par GURZENKOV & GOROVOJ (1971) chez *B. komarovianum* Lincz. Nous avons personnellement observé, pour cette espèce, des plaques métaphasiques de mitoses méristématiques (méristèmes foliaires et radiculaires de plantules) sur lesquelles nous avons compté

---

<sup>1</sup> Malgré de nombreux comptages effectués par un grand nombre d'auteurs sur cette espèce, le nombre de base  $x = 11$  n'a jamais été retrouvé chez *B. rotundifolium* L.



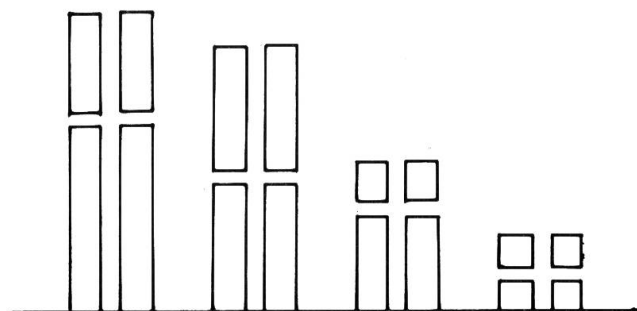


Fig. 1. — Caryotype de *B. komarovianum* Lincz. ( $x = 4$ ) établi d'après le dessin de la plaque chromosomique donné par GURZENKOV & GOROVJOJ (1971).

24 chromosomes: il s'agirait donc d'un hexaploïde (polyploïdie peut-être induite artificiellement par un séjour de plusieurs années au Jardin botanique du Muséum de Paris).

Bien que le nombre diploïde  $2n = 8$  n'ait jamais été retrouvé au cours des cinq dernières années, ce comptage présente pour la caryologie du genre (et même au-delà, pour celle de la famille) un très grand intérêt. En effet, même si l'individu qui le possédait était unique (la présence sur le dessin de la plaque donnée par les auteurs de 4 paires de chromosomes, écarte l'éventualité d'un individu haploïde), son existence confirme l'assertion de WANSCHER (1933) selon laquelle le nombre  $x = 4$  serait le nombre de base originel de la famille des Ombellifères. Pour étayer son hypothèse, WANSCHER (l.c.) s'appuyait sur l'observation de plaques métaphasiques du sac embryonnaire de *Bowlesia tenera* Sprengel ( $n = 8$ ) sur lesquelles il avait remarqué la possibilité de regrouper les chromosomes selon 4 paires; il était donc possible d'imaginer qu'il s'agissait d'un tétraploïde ayant pour nombre de base 4.

Les observations faites par HIROE (1954) sur 3 espèces de *Sanicula* possédant, pour nombre chromosomique  $2n = 8$ , devaient confirmer ce point de vue, auquel la découverte récente de GURZENKOV & GOROVJOJ (1971) pour le genre *Bupleurum* L. apporte un argument supplémentaire.

A la suite de ces différentes observations, il est possible d'imaginer que l'évolution du nombre de base initial du genre *Bupleurum* L. a tout d'abord consisté en une duplication; les polyploïdes résultant (à  $2n = 16$ ), beaucoup plus robustes, auraient alors supplanté les diploïdes (à  $2n = 8$ ) originaux, et se seraient maintenus jusqu'à nous, constituant ainsi "le fond caryologique" du genre. Ce que nous considérons traditionnellement comme un diploïde serait donc déjà, historiquement, un tétraploïde.

### ESPÈCES AYANT POUR NOMBRE DE BASE $x = 6$

Les espèces possédant pour nombre de base  $x = 6$  peuvent être rangées en deux catégories:

- a) celles chez lesquelles ce nombre est le seul actuellement connu: c'est le cas des *B. barceloi* Cosson, *B. kanoi* Liu, Chao & Chuang et *B. sachalinense* F. Schmidt;
- b) celles qui possèdent simultanément pour nombres de base  $x = 6$  et  $x = 8$ , et dont les comptages se résument comme suit:

<i>B. euphorbioides</i> Nakai . .	GURZENKOV & GOROVJOV (1971)	$x = 6$
	CONSTANCE (comm. pers.)	$x = 8$
<i>B. longiradiatum</i> Turcz. . .	SAITO (1957)	$x = 8$
	GURZENKOV & GOROVJOV (1971)	$x = 6$
	CAUWET-MARC (1976)	$x = 6$
<i>B. scorzonerifolium</i> Willd.	LIU & al. (1961)	$x = 8$
	GURZENKOV & GOROVJOV (1971) <sup>1</sup>	$x = 6, 8$
	ROSTOVTCOVA (1975)	$x = 6$
<i>B. triradiatum</i> Adams . . . .	ŽUKOVA (1966)	$x = 8$
	GURZENKOV & GOROVJOV (1971)	$x = 6$

Les premières sont des insulaires strictes (îles Baléares, Taïwan et îles Sacchalin respectivement) dont la grande ressemblance phénotypique avec des espèces présentes dans la zone côtière du continent le plus proche permet d'imaginer un processus de différenciation consécutif à l'isolement des îles sur lesquelles elles se trouvent actuellement: *B. kanoi* Liu, Chao & Chuang pourrait avoir été, à l'origine, une forme de *B. falcatum* var. *scorzonerifolium* (LIU & al., 1961 donnent comme unique différence entre ces deux taxons, l'élargissement des vittae); *B. sachalinense* F. Schmidt, mis en synonymie par WOLFF (1910) avec la variété *breviradiatum* Schmidt de *B. longiradiatum* Turcz., est placé par GOROVJOV (1966) dans la même lignée de propagation géographique que cette espèce. Or, il se trouve qu'aussi bien *B. scorzonerifolium* Willd. que *B. longiradiatum* Turcz. ont pour nombre de base  $x = 6$  et  $x = 8$ . On peut dès lors admettre raisonnablement que les formes insulaires se sont différenciées après leur isolement et que, sur ces îles, les taxons à 6 ont supplanté les taxons à 8.

Le problème du *B. barceloi* Cosson est plus complexe puisque cette espèce est actuellement polyploïde ( $2n = 24$ ;  $n = 12$ ) (CAUWET-MARC, 1976). Toutefois, la bande côtière du continent ibérique face aux Baléares abrite *B. frutescens* L., considéré par CHODAT (1923) comme un vicariant d'association du *B. barceloi* (tous deux sont actuellement polyploïdes; respectivement à  $x = 8$  et  $x = 6$ ). On pourrait donc imaginer que le processus a été le même que précédemment à partir d'un "*B. pro-frutescens*" diploïde à nombre de base 8 et 6 et qui aurait actuellement disparu. Sur le continent se serait

<sup>1</sup>Le fait que *B. scorzonerifolium* Willd. ait été compté à  $x = 6$  et  $x = 8$  par les mêmes auteurs, dans le même article, exclut d'éventuelles erreurs de comptage ou de détermination.

différencié, après la séparation des Baléares, le *B. fruticescens* L. actuellement tétraploïde ( $2n = 32$ ) dans les onze stations où nous l'avons récolté (CAUWET, 1975a), tandis qu'isolé à Palma, *B. barceloi* Cosson se polyploïdisait à partir du diploïde à  $x = 6$ .

Le processus méditerranéen différerait donc quelque peu du processus pacifique à cause du phénomène secondaire de polyploïdisation. Nous verrons plus loin combien la polyploïdie a une grande importance quantitative dans le bassin occidental de la méditerranée; en effet 87% des espèces de *Bupleurum* comptées sont polyploïdes quel que soit leur nombre de base. Bien que les espèces de cette région aient généralement pour nombre chromosomique un multiple de 7 ou de 8, il n'est donc pas étonnant que le processus de polyploïdisation ait atteint *B. barceloi* Cosson, unique taxon méditerranéen à  $x = 6$ .

La coexistence des deux nombres de base 8 et 6 dans une même espèce, sans que cela se traduise par des modifications morphologiques sensibles, permet d'envisager ce passage de 8 à 6 comme le simple résultat d'une recombinaison du matériel chromosomique. Elle apporte un argument supplémentaire à l'hypothèse de WANSCHER (1931) basée sur des données statistiques, selon laquelle "les espèces ayant pour nombre de base 6 proviennent des espèces à nombre de base 8 par une série évolutive descendante".

### ESPÈCES AYANT POUR NOMBRE DE BASE $x = 7$ ET $x = 8$

Mis à part  $x = 8$ , le nombre de base le mieux représenté dans le genre *Bupleurum* est  $x = 7$ . Il est hautement probable que le mécanisme de formation qui conduit au nombre de base 7 est le même que celui qui conduit au nombre de base 6; la mise en évidence de plusieurs séries dysploïdes descendantes à l'état incohérent chez *B. atlanticum* Murb. et *B. montanum* Cosson fournit de sérieux arguments en faveur de cette hypothèse. Toutefois, nous ne sommes que rarement témoins de ces stades intermédiaires et, dans la plupart des cas, le phénomène est suffisamment ancien pour que la modification du nombre de base donne l'impression d'une transition brutale s'accompagnant parfois d'une modification morphologique profonde.

Ce fait a conduit les systématiciens à créer des sections (ex. *Reticulata* Gren. & Godron) dont il s'avéra, par la suite, qu'elles étaient homogènes vis-à-vis de leurs nombres chromosomiques (dans l'exemple cité,  $x = 7$ ). Une analyse multidisciplinaire des caractères a montré cependant (CAUWET-MARC, 1976) que le nombre de base ne pouvait pas être toujours retenu comme un caractère de section et que, dans certains cas, l'homogénéité chromosomique recouvrait une unité taxonomique de rang très inférieur (série *ranunculoidea* Cauwet); il existe même des cas où aucune correspondance n'a pu être établie (phénomènes d'aneuploïdie chez certaines espèces).

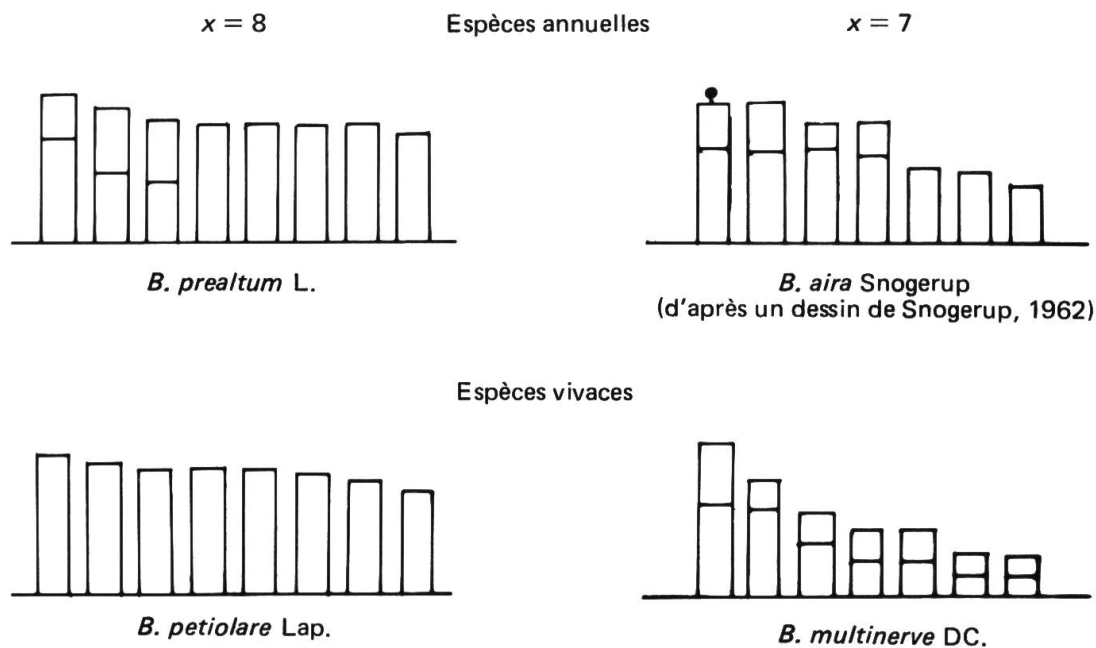
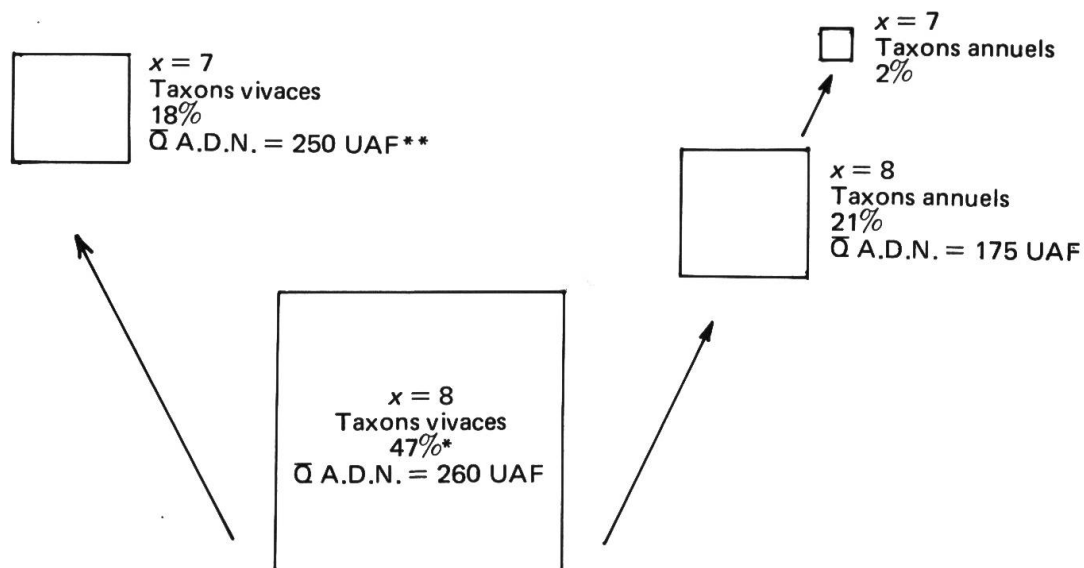


Fig. 2. — Caryogramme d'espèces annuelles et vivaces ayant pour nombre de base  $x = 7$  et  $x = 8$ .



\*%: pourcentage de taxons dans chacune des classes établies, calculé à partir des 92 taxons dont le nombre chromosomique est connu (soit près de 50% des espèces du genre dont les 3/4 vivaces et la moitié annuelles). Le total de ces % ne fait pas 100 car, dans ce schéma, les espèces à nombre de base 4 et 6 ont été négligées.

\*\*UAF: unité d'absorption des radiations après coloration par la méthode de Feulgen (voir détail in Cauwet-Marc, 1976).

Fig. 3. — Importance relative et enchaînement des taxons vivaces et annuels à  $x = 8$  et  $x = 7$ .

Du point de vue biologique, il n'est pas non plus possible de mettre en évidence une relation directe entre le nombre de base et la nature vivace ou annuelle des espèces du genre. Il est en effet raisonnable de concevoir le même mode d'évolution pour les taxons vivaces à  $x = 8$  et les taxons annuels à  $x = 8$ ; dans les deux cas, on peut envisager un mécanisme ayant conduit, par réorganisation de l'ensemble du matériel chromatique, à la disparition d'un chromosome.

Cette interprétation s'appuie sur le fait que chez les taxons vivaces et annuels à  $x = 7$  nous avons observé, dans presque tous les cas, la présence d'une ou de plusieurs paires de chromosomes de plus grande taille; cette observation est rarissime chez les espèces à  $x = 8$  (voir fig. 2) qui possèdent, le plus souvent, des caryogrammes symétriques.

Pourtant, si la modification du nombre chromosomique en tant que telle n'a pas obligatoirement de conséquence apparente sur le reste du phénotype (ou sur la quantité totale d'A.D.N.), le changement de type biologique s'accompagne, par contre, de bouleversements profonds, y compris de la valeur de cette caractéristique (CAUWET-MARC, 1979).

Il convient de noter à ce sujet que ce processus a touché, jusqu'ici, beaucoup plus les espèces vivaces que les espèces annuelles puisque seulement 2 taxons annuels, sur 22 comptés, ont pour nombre de base  $x = 7$ , contre 15 vivaces sur 61 taxons dont le nombre chromosomique a été établi. Pourtant ces deux espèces annuelles (*B. gracile* d'Urv. et *B. aira* Snogerup) sont susceptibles d'apporter quelques éléments de compréhension à ces mécanismes. En effet, l'affinité entre ces taxons et l'espèce annuelle *B. glumaceum* Sibth. & Sm. à  $x = 8$  laisse supposer que le processus est, comme chez les espèces vivaces, un phénomène de dysploïdie descendante. Il découle de l'ensemble de ces observations qu'il n'y a, à priori, aucune raison de supposer que les espèces annuelles à  $x = 7$  proviennent d'espèces vivaces de même nombre de base.

En conséquence, chronologiquement, et au moins en ce qui concerne les espèces annuelles, il semble que la diminution du taux d'A.D.N. accompagne le changement de type biologique mais que ces événements précèdent la modification du nombre de base. L'ensemble de ces transformations est résumé dans la figure 3.

Parmi les espèces à  $x = 7$ , la disproportion numérique observée entre les taxons annuels et vivaces pourrait dès lors s'expliquer comme étant le résultat d'une stabilisation des taxons à  $x = 8$  due à la perte d'A.D.N. au moment du changement de type biologique.

## Principaux problèmes caryologiques: dysploïdie, aneuploïdie, polyploïdie

A côté de la multiplicité des nombres de base mis en évidence dans le genre *Bupleurum* L. et, à la suite des résultats caryologiques connus à ce jour, il convient de remarquer, dans ce genre, la présence de phénomènes de dysploïdie et d'aneuploïdie ainsi que la très grande importance prise par la polyploïdie. 33% des taxons dont nous connaissons actuellement le nombre chromosomique sont en effet polyploïdes. 22% ont pour nombre de base  $x = 8$ , 8% ont pour nombre de base  $x = 7$  et 3% d'entre eux ont pour nombre de base  $x = 6$ . Ils se rattachent tous à des espèces vivaces. Les pourcentages ainsi établis ne rendent toutefois pas compte des relations entre le nombre de base et les possibilités de polyploïdisation qui sont, dans l'état actuel de nos connaissances de:

- 37% pour les taxons à nombre de base 7 (7 polyploïdes sur 19 taxons dont le nombre chromosomique est connu);
- 21% pour les taxons à nombre de base 8 (20 polyploïdes sur 64 taxons dont le nombre chromosomique est connu);
- 25% pour les taxons à nombre de base 6 (2 polyploïdes sur 8 taxons dont le nombre chromosomique est connu).

Ces pourcentages n'étant pas significativement différents, il ne semble pas du moins, chez le genre *Bupleurum* L. qu'il soit possible d'établir un lien entre la polyploïdie et l'évolution des nombres de base. Si la polyploïdisation apparaît quantitativement très importante dans le genre *Bupleurum* L., le rôle qu'elle a pu jouer chez celui-ci, dans la différenciation des espèces, semble par contre secondaire. Cet exemple n'est pas isolé; dans ce domaine en effet (et sans doute parce que les études de caryosystématique sont de plus en plus fréquemment conduites sur de nombreuses populations), les spécialistes découvrent chaque jour, au niveau le plus général, que le phénomène de polyploïdisation qui apparaissait jusqu'ici, comme le processus caryologique essentiel de la différenciation, ne semble pas avoir eu l'importance qu'on lui accordait. L'existence à ses côtés de deux autres processus caryologiques au moins aussi importants dans leurs conséquences, l'aneuploïdie et la dysploïdie (ascendante ou descendante selon les cas) sont de plus en plus fréquemment cités en tant que facteurs ou symptômes d'évolution (KORDJUM, 1967; KÜPFER, 1974; AFZAL-RAFII, 1975).

Ces différents problèmes ayant été rencontrés parmi les espèces vivaces que nous avons étudiées en détail, nous envisagerons donc successivement:



- les phénomènes de dysploïdie dans le complexe *Bupleurum atlanticum* Murb.;
- la présence d'aneuploïdie chez *B. atlanticum* Murb. subsp. *mairei* (Panel. & Vindt) Cauwet & Carbonnier et chez *B. montanum* Cosson;
- l'importance de la polyploïdie chez *B. ranunculoides* L. et dans l'ensemble des espèces vivaces du sous-genre *Tenoria* (Sprengel) Cauwet dans la partie occidentale du bassin méditerranéen où, sur 30 taxons dont les nombres chromosomiques sont connus, 25 sont polyploïdes.

### DYSPLOÏDIE ET ANEUPLOÏDIE

Les phénomènes de dysploïdie et d'aneuploïdie que nous avons pu observer chez des espèces vivaces du bassin méditerranéen occidental, caractérisées par deux nombres de base ( $x = 8$  et  $x = 7$ ), témoignent des processus par lesquels se réalisent, actuellement, les spéciations. Dans les limites géographiques que nous nous sommes fixées, trois cas ont été observés:

- deux intéressent des tétraploïdes (*B. atlanticum* Murb. et *B. montanum* Cosson (passage  $8 \rightarrow 7$ );
- l'un caractérise une espèce diploïde: *B. rigidum* L. (passage  $8 \rightarrow 7$ ).

Remarquons d'emblée que le phénomène de dysploïdie est en soi un constat et qu'il est possible d'envisager, pour sa réalisation, plusieurs mécanismes. Nous pensons que, chez *Bupleurum* L., au moins trois d'entre eux peuvent être avancés:

1. changement du nombre de base par série descendante au niveau diploïde:
  - a) les taxons formés restent diploïdes (cas de *B. rigidum* L.);
  - b) les taxons formés se polyploïdisent secondairement (cas de *B. atlanticum* Murb.);
2. amphiploïdie entre 2 taxons diploïdes de nombre de base différents,  $x = 7$  et  $x = 8$  (cas de *B. atlanticum* Murb. subsp. *mairei* Cauwet & Carbonnier), se traduisant par des phénomènes d'aneuploïdie;
3. hybridation récente entre 2 taxons polyploïdes à nombre de base différents ( $x = 8$  et  $x = 7$ ) chez *B. montanum* Cosson, dont certains individus présentent des phénomènes d'aneuploïdie.

#### Dysploïdie chez *B. rigidum* L.

*B. rigidum* L. dont l'aire de répartition occupe le sud de la France, la Péninsule ibérique, le Maroc et l'Algérie présente deux sous-espèces: la sous-

espèce *rigidum* et la sous-espèce *paniculatum* Brot., dont la limite systématique est d'ailleurs assez floue (tous les intermédiaires existent entre ces deux taxons, aussi bien au point de vue morphologique, qu'anatomique ou phytochimique).

L'ensemble des prélèvements que nous avons pu effectuer dans 20 stations, réparties sur toutes l'aire de dispersion de l'espèce, nous a amenée à observer, de manière uniforme, soit le nombre haploïde  $n = 8$ , soit le nombre diploïde  $2n = 16$ . Les méioses, régulières, montrent 8 chromosomes; les plaques métaphasiques de mitose nous ont permis de compter un nombre diploïde de 16 chromosomes de petite taille (environ  $3\mu\text{m}$  pour les plus longs;  $1\mu\text{m}$  pour les plus courts). Notons également, chez certaines populations la présence de chromosomes B ou de satellites (récoltes effectuées par nos soins près de la maison forestière de Tafelna: Maroc, Moyen-Atlas — Juillet 1972; et dans les rocaillies calcaires à proximité de Dhaya: Algérie, province d'Oran — Juin 1975). Le noyau quiescent, identique dans les 2 variétés, peut être rattaché aux noyaux de type réticulé (chromocentres subgéraux en nombre à peu près égal à celui des chromosomes); de forme ovoïde, il mesure  $10 \times 7\mu\text{m}$ .

Les premiers comptages effectués sur cette espèce par GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ (1949), sur du matériel récolté au Portugal et appartenant à la sous-espèce *paniculatum* Brot., avaient permis, à ces auteurs, de dénombrer, au stade diploïde, 14 chromosomes. Ce résultat devait être démenti quelques années plus tard (1954), par ces mêmes auteurs qui citaient alors le nombre haploïde  $n = 8$ . Plus près de nous, QUEIROS (1972) indique également, pour cette sous-espèce,  $2n = 14$  confirmant ainsi le premier comptage des deux auteurs portugais. Il semble donc, compte tenu du fait que les populations que nous avons examinées dans la sous-espèce *paniculatum* Brot. provenaient aussi du Portugal, qu'il faille considérer celle-ci comme étant actuellement en pleine "mutation caryologique".

De même, chez la sous-espèce *rigidum* dont le nombre chromosomique connu jusqu'ici (CAUWET, 1967, 1969a, 1970, 1971a, 1974, 1975a, 1976) était  $2n = 16$  ou  $16 + 1B$ , il a été observé (NATARAJAN, 1977), sur les plaques métaphasiques de plantes en provenance de Bel-Air (Languedoc — France), 14 chromosomes somatiques.

La dysploïdie se rencontre donc également, dans les deux sous-espèces; dans les deux cas, elle reste limitée à la périphérie de leurs aires de répartition respectives. L'exemple de *B. rigidum* L. tend à prouver que la spéciation, dans le genre qui nous intéresse ici, a pu se faire, au moins en partie, par des mécanismes entraînant l'apparition de dysploïdie chez des taxons diploïdes; lorsque celle-ci intéresse des taxons polyploïdes, la question se pose alors de savoir si le changement de nombre de base est antérieur ou postérieur à la polyploïdisation.

### **Dysploïdie du complexe *B. atlanticum* Murb.**

Chez *B. atlanticum* Murb., quatre sous-espèces ont été clairement définies (CAUWET & CARBONNIER, 1976b):



- la sous-espèce *mairei* (Panel. & Vindt) Cauwet & Carbonnier, est aneu- ploïde ( $2n = 30, 31, 32$ ) (CAUWET, 1975a; CAUWET & CARBONNIER, 1976a);
- la sous-espèce *atlanticum* a pour nombre de base  $x = 7$  ( $2n = 28$ ) et nous avons pu mettre en évidence, chez celle-ci, une population restée diploïde (CAUWET, 1974);
- les sous-espèces *aiouense* et *algeriense* sont tétraploïdes; leur nombre diploïde est  $2n = 32$ .

L'existence d'une population diploïde à nombre de base 7 nous permet de penser, d'une part que la polyploïdisation n'est pas très ancienne (toutefois, le diploïde étant actuellement en voie de disparition, nous rattacherons cette sous-espèce aux mésopolyploïdes selon FAVARGER, 1961), d'autre part que le changement de nombre chromosomique selon une série descendante s'est effectué antérieurement à la polyploïdisation (par conséquent, soit sur la sous-espèce la plus ancienne, alors diploïde, soit sur son ancêtre immédiat).

L'étude des ressemblances entre les individus prélevés dans 26 popula- tions distribuées sur toute l'aire de répartition et représentant les 4 sous- espèces, au moyen de 81 caractères (morphologiques, anatomiques et chimiques), confirme leur homogénéité et montre, de plus, l'étroitesse des liens qui les unissent (CAUWET & CARBONNIER, 1976b).

Le dendrogramme ci-après (fig. 4) symbolise ces relations que nous pouvons ainsi résumer:

- la sous-espèce *algeriense* est réunie aux trois autres d'une manière assez lâche;
- la sous-espèce *mairei* est unie assez étroitement aux sous-espèces *atlan- ticum* et *aiouense*;
- ces deux dernières sont plus proches entre elles qu'elles ne le sont, cha- cune de la sous-espèce *algeriense*.

Compte tenu d'un ensemble de considérations paléogéographiques (CAUWET-MARC, 1976), il semblerait que l'on puisse envisager que ces différentes sous-espèces se soient formées à partir d'une espèce hypothétique que nous conviendrons d'appeler *B. pro-atlanticum* ( $x = 8$ ). Celle-ci aurait pris naissance au niveau du Rif actuel et devait posséder approximativement une aire de répartition englobant celle des sous-espèces actuelles de *B. atlanticum* Murb. Les données de la paléogéographie du Bassin méditer- ranéen occidental nous autorisent à émettre cette hypothèse. *B. atlanticum* Murb. y existe d'ailleurs encore dans un foyer relictuel: échantillon collecté par Ruiz de la Torre à Tendri (Rif oriental) le 9 juillet 1957. Cet échantillon, en début de floraison, avait été déterminé sous le nom de *B. balansae* Boiss. & Reuter; nous sommes actuellement en mesure, sur la base de caractères anatomiques, d'affirmer qu'il s'agit effectivement de *B. atlanticum* Murb. subsp. *aiouense* Cauwet & Carbonnier.

En limite d'aire, sur la bordure occidentale du Haut-Atlas, elle aurait donné naissance, par recombinaison chromosomique à la sous-espèce

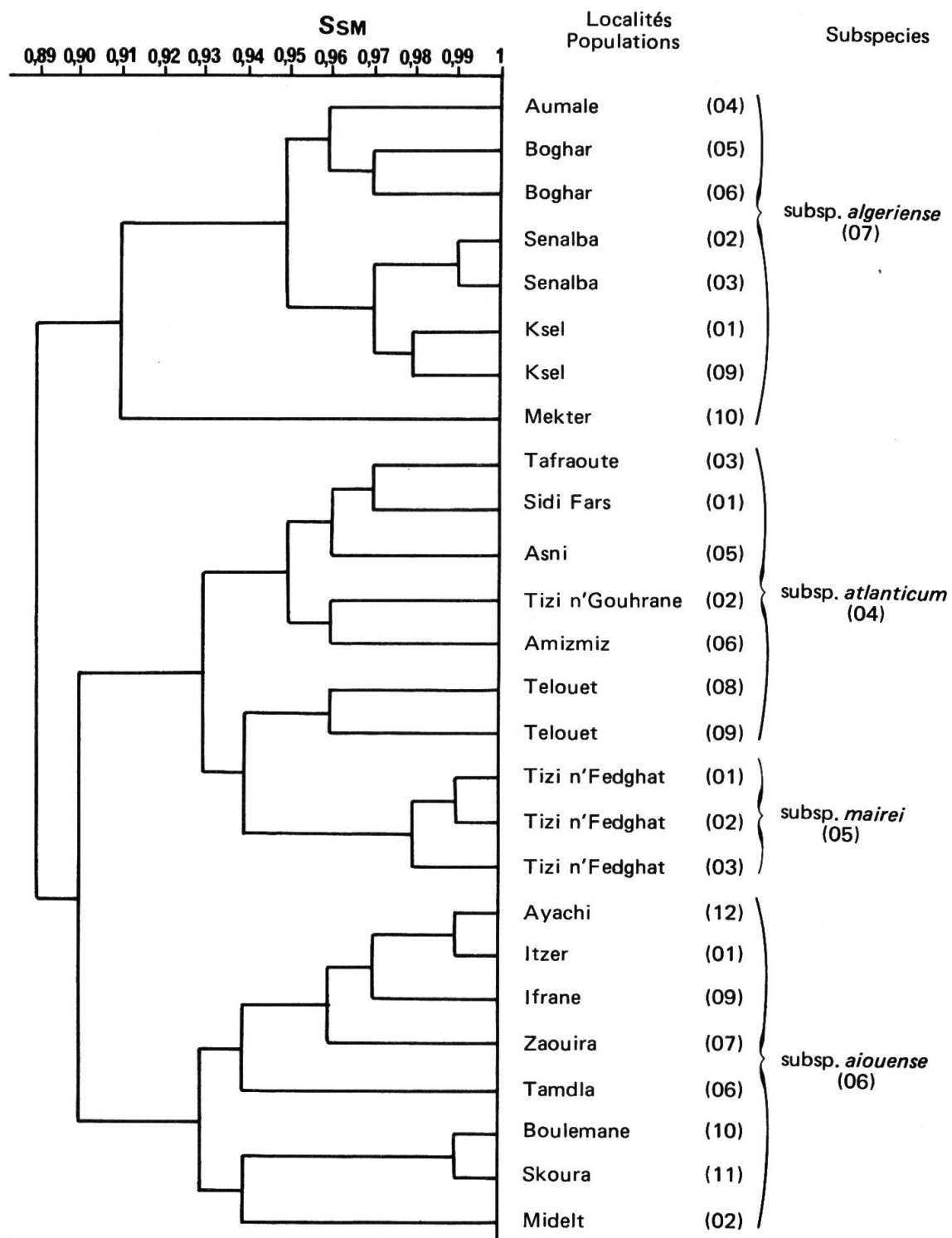


Fig. 4. — Dendrogramme représentant les affinités des différentes populations de *B. atlanticum* Murb. ( $S_{SM}$ : coefficient de concordance simple de Sokal & Michener).

*atlanticum* ( $x = 7$ ) qui aurait gagné vers le sud jusqu'aux massifs calcaires de l'Anti-Atlas où on la retrouve encore actuellement au Djebel Kest près de Tafraoute.

Il est difficile d'imaginer comment ont pu se former les sous-espèces *aiouense* ( $x = 8$ ) et *algeriense* ( $x = 8$ ); il paraît toutefois probable que la sous-espèce *aiouense* actuellement bien représentée dans le Moyen-Atlas ait pu se polyploïdiser sur place et différencier en limite d'aire orientale la sous-espèce *algeriense* près de l'actuelle frontière algéro-marocaine. Ce taxon aurait alors colonisé, selon une direction S.W.-N.E., toute l'Algérie.

La sous-espèce *algeriense* serait la plus récente et le diploïde correspondant n'aurait jamais existé.

La sous-espèce *mairei* qui se serait formée par amphiploïdie entre deux taxons de nombre de base différents présente certaines particularités caryologiques.

#### **Aneuploïdie chez *B. atlanticum* Murb. subsp. *mairei* (Panel. & Vindt) Cauwet & Carbonnier ( $2n = 30, 31, 32$ )**

L'existence de nombres chromosomiques impairs sur les plaques métaphasiques de cette sous-espèce implique, avec certitude, que les processus qui ont présidé à sa formation ont donné naissance d'emblée à un taxon tétraploïde. De ce point de vue, deux possibilités peuvent être envisagées:

- la sous-espèce *mairei* serait le terme intermédiaire d'une série dysploïde descendante ayant conduit de la sous-espèce *aiouense* tétraploïde ( $2n = 32$ ) à la sous-espèce *atlanticum* tétraploïde ( $2n = 28$ ). L'existence d'un foyer relictuel diploïde, à  $2n = 14$ , rattaché à cette dernière et situé dans la ligne de dispersion de cette sous-espèce, fait rejeter cette première hypothèse;
- la sous-espèce *mairei* se serait formée par hybridation entre un taxon à  $x = 7$  et un taxon à  $x = 8$ . Ayant montré précédemment l'état intermédiaire de la sous-espèce *mairei* entre les sous-espèces *aiouense* et *atlanticum* vis-à-vis de nombreux caractères (CAUWET & CARBONNIER, 1976a et b), nous pensons que l'hybridation entre ces deux taxons est ancienne et que le nouveau taxon formé l'a été obligatoirement par amphiploïdie.

#### **Aneuploïdie chez *B. montanum* Cosson**

Contrairement à *B. atlanticum* Murb., l'espèce paraît homogène et bien stabilisée. Elle présente cependant plusieurs nombres chromosomiques:  $2n = 28, 30, 32$ . Certaines populations possèdent un nombre chromosomique uniforme de  $2n = 28$ , ou  $2n = 30$ , ou  $2n = 32$ . D'autres présentent, sur le même individu et même parfois dans la même fleur, des cellules sur lesquelles nous avons compté, tantôt 28, tantôt 30 chromosomes. Contrairement à *B. atlanticum* subsp. *mairei*, nous n'avons jamais observé de plaques à 29 ou 31 chromosomes.

Nos observations caryologiques intéressent une dizaine de populations dispersées sur toute l'aire de répartition; aucun lien ne semble donc exister entre la position géographique de ces populations et leur nombre chromosomique.

D'un point de vue morphologique, 56 populations de *B. montanum* Cosson ont été examinées. Les coupes anatomiques ont été faites sur les individus provenant de 11 d'entre elles; ce sont ces mêmes individus qui ont été soumis à l'analyse phytochimique.

Du triple point de vue morphologique, anatomique et phytochimique, l'espèce est profondément homogène, ce qui est paradoxal, compte tenu de la variation observée dans les résultats caryologiques. Notons toutefois:

- a) que les populations algériennes renferment un constituant absent des populations marocaines qui, par contre, présentent un autre dérivé absent des premières;
- b) qu'au niveau morphologique, les seules différences qui peuvent être observées se situent chez la var. *oblongifolium* Maire (tiges pérennantes marcescentes, feuilles plus grandes — 10 cm — et plus nervées).

Dans tous les cas, la prise en considération globale de tous les caractères ne permettrait pas de créer ou d'accepter des subdivisions à l'intérieur de cette espèce; en effet, du point de vue chimique, deux différences sur 78 caractères possibles n'étaient pas suffisamment significatives et, du point de vue morphologique, nous pouvions trouver "tous les intermédiaires possibles dans les nombreuses formes passant de la var. *oblongifolium* au type et même à peu près identique à celui-ci" (MAIRE, 1932). Les méthodes de taxonomie numérique (arbre de longueur minimale et analyse factorielle des correspondances) ont confirmé, par ailleurs, la grande homogénéité de *B. montanum* Cosson (CAUWET-MARC, 1976).

La seule explication possible à ce phénomène d'aneuploïdie est donc d'imaginer que cette espèce est d'origine hybride entre deux taxons ayant pour nombre de base  $x = 7$  et  $x = 8$  et la présence exclusive de nombres chromosomiques pairs, contrairement à ce que nous avons observé chez *B. atlanticum* Murb. sous-espèce *mairei*, nous amène à penser que cette hybridation s'est faite entre deux taxons déjà tétraploïdes. Nous supposons donc que celle-ci est, toutes proportions gardées, relativement récente (mais nécessairement postérieure à la polyploïdisation des taxons parentaux) ce qui, d'une part, est en accord avec la cote évolutive de cette espèce (ROUX & al., 1978) et qui, d'autre part, expliquerait son instabilité caryologique. Dans une telle hypothèse, le diploïde de *B. montanum* Cosson n'aurait pas existé.

Compte tenu du fait que nous admettons, comme récente la formation de cette espèce, les parents présumés ne peuvent être que des taxons qui lui sont encore sympatriques. Or, les ressemblances suggérées par une analyse factorielle des correspondances de l'ensemble des taxons (CAUWET-MARC, 1976) autorisent un rapprochement avec *B. lateriflorum* Cosson et *B. atlanticum* Murb.; celui-ci apparaît vraisemblable, tant du point de vue de

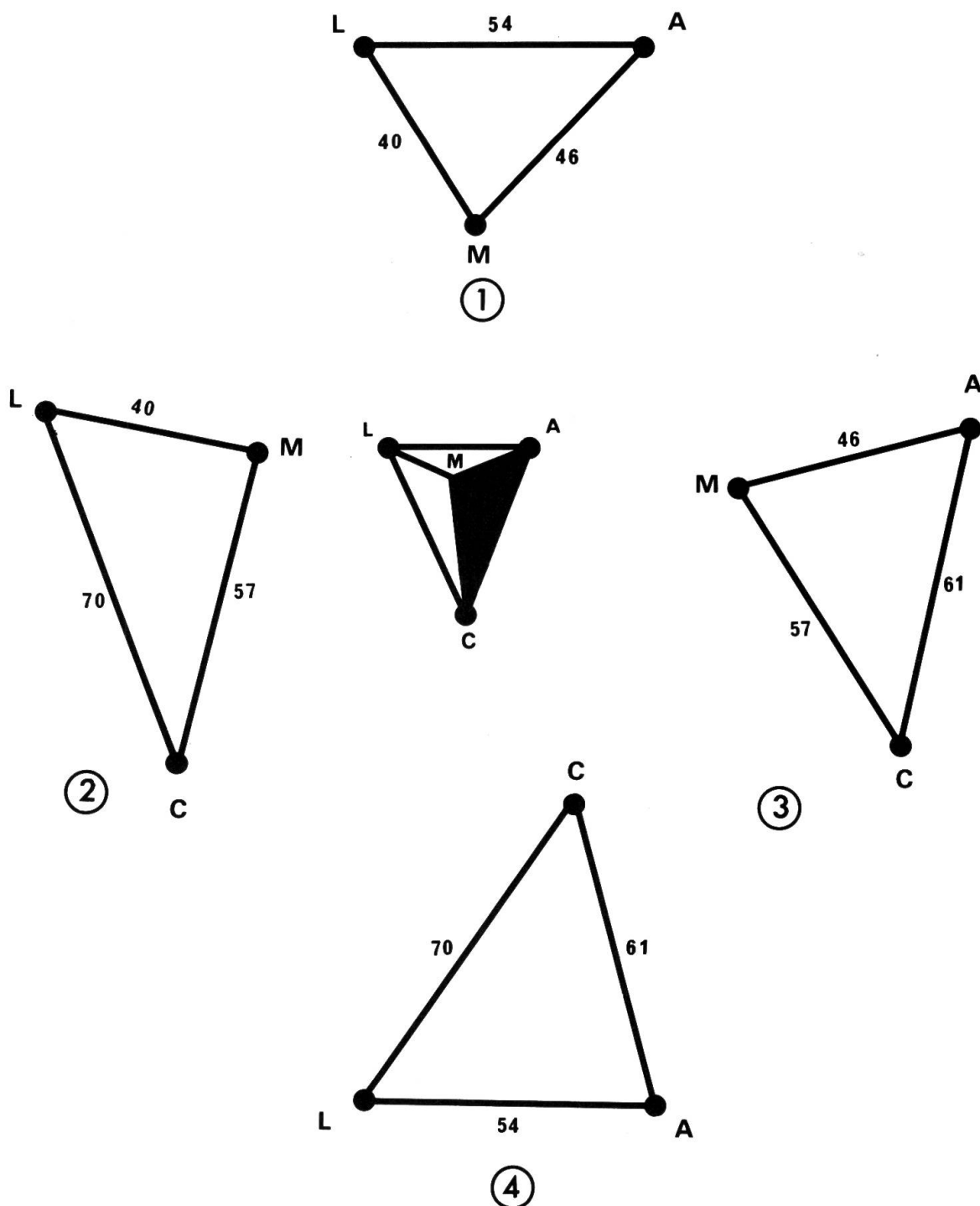


Fig. 5. — Distances taxonomiques. *A* = *B. atlanticum* subsp. *algeriense*. *C* = *B. canescens*.  
*L* = *B. lateriflorum*. *M* = *B. montanum*.  
 (Echelle: 1 mm pour une unité de D.T.).

Tableau 1a. — Répartition des caractères morphologiques et anatomiques (\*) (\*\*)

Numéro du caractère	<i>B. canescens</i>	<i>B. montanum</i>	<i>B. lateriflorum</i>	<i>B. atlanticum</i> subsp. <i>algeriense</i>
<b>III</b>				
1 .....	—	+	+	—
5 .....	—	—	+	+
6 .....	—	+	—	+
7 .....	—	+	+	—
8 .....	—	+	—	+
10 .....	—	+	+	+
12 .....	+	—	+	+
13 .....	—	+	+	+
14 .....	—	+	+	+
15 .....	—	—	+	+
17 .....	—	+	—	+
18 .....	—	—	+	+ —
20 .....	—	+	+	+ —
21 .....	—	+	+	—
24 .....	+	—	+	—
<b>IV</b>				
1 .....	+	—	—	—
2 .....	—	+	+	+
6 .....	+	—	+	—

\*Les caractères morphologiques, anatomiques et chimiques qui ont été retenus intéressent l'un au moins, des taxons soumis à comparaison; les données redondantes vis-à-vis de ces 4 taxons ont été supprimées. L'énoncé des états de caractères morphologiques et anatomiques ont été transformés de manière à ce qu'ils puissent tous être ramenés à une variation à deux états; il s'agit des caractères suivants:

#### Morphologie

1. Taille moyenne inférieure ou égale à 50 cm.
5. Longueur du pédicelle du fruit supérieure à 5 mm.
6. Longueur de la première feuille caulinaire supérieure à 50 mm.
7. Largeur de la première feuille caulinaire supérieure à 5 mm.
8. Nervure principale saillante sur la face inférieure.
10. Feuilles linéaires ou linéaires lancéolées.
12. Présence d'une rosette.
13. Nombre de nervures supérieur à 5.
14. Présence d'un mucron à l'extrémité de la feuille.
15. Bords de la feuille scabres.
17. Présence d'un rhizome.
18. Côtes de la tige saillantes.
20. Inflorescences rattachées au type 225 (CAUWET-MARC, 1976: 252).
21. Nombre de rayons de l'ombelle supérieur à 5.
24. Nombre de fleurs par ombellules supérieur à 10.

#### Anatomie

1. Structure du limbe centrique.
2. Nombre de faisceaux principaux égal ou supérieur à 5.
6. Tissu de soutien reliant les deux faces de la feuille absent.
8. Cellules endémiques de type A.
9. Collenchyme cortical en amas carénaux distincts.
10. Moelle réduite, en partie ou entièrement sclérifiée.
11. Liber secondaire discontinu.
13. Canaux sécréteurs costaux présents.
18. Taille de la bandelette valléculaire  $\leq \frac{1}{2}$  vallécule.

\*\*Pour un même taxon, plusieurs populations ont été examinées; les signes (+ —) reflètent la variabilité qui a pu être observée.

8 .....	+	—	+	+
9 .....	—	—	—	+
10 .....	+	+	+	—
11 .....	—	—	+	+ —
13 .....	+	+	+	—
18 .....	—	+	+	—

Matrice des distances taxonomiques (calculées à partir de 61 caractères)

	<i>B. montanum</i>	<i>B. atlanticum</i> subsp. <i>algeriense</i>	<i>B. lateriflorum</i>	<i>B. canescens</i>
<i>B. montanum</i> .....		46	40	57
<i>B. atlanticum</i> subsp. <i>algeriense</i> .....			54	61
<i>B. lateriflorum</i> .....				70
<i>B. canescens</i> .....				

Répartition des caractères chimiques (voir notes page précédente)

Numéro du constituant	<i>B. canescens</i>	<i>B. montanum</i>	<i>B. lateriflorum</i>	<i>B. atlanticum</i> subsp. <i>algeriense</i>
8 .....	+	+		+
9 .....			+	+
11 .....			+	+ —
12 .....	+	+		
13 .....	+			
15 .....			+	+
16 .....	+			+
17 .....			+	+
18 .....	+			+
20 .....				+ —
21 .....		+ —		+ —
22 .....		+	+	
24 .....	+			
26 .....	+		+	
28 .....			+	
29 .....	+			+
31 .....	+			
32 .....		+	+	
35 .....	+			

37.....				+ -
40.....	+			
42.....		+	+	+ -
43.....		+ -		
48.....	+			
51.....			+	
52.....			+	
53.....			+	
55.....	+			
56.....	+			
59.....			+	
60.....				+
64.....				+
70.....	+			
71.....				+
72.....		+ -	+	
77.....				+ -
78.....				+ -

l'aire de répartition (plus particulièrement en ce qui concerne *B. atlanticum* Murb. subsp. *algeriense* Cauwet & Carbonnier), ou du point de vue caryologique (ces deux taxons sont bien polyploïdes et à nombres de base différents), que de la prise en considération des niveaux évolutifs (ROUX & al., 1978).

Par contre, *B. canescens* Schousboe, envisagé comme parent éventuel par PANELATTI (1959), ne peut être retenu bien que répondant aux conditions cytologiques et évolutives; en effet, cette espèce ne présente pas de ressemblances suffisantes et son aire géographique ne permet aucune possibilité de contact avec l'un ou l'autre des parents présumés.

Afin d'apporter des preuves à notre hypothèse, nous avons calculé les distances taxonomiques séparant *B. montanum* Cosson, *B. lateriflorum* Cosson, *B. atlanticum* Murb. subsp. *algeriense* Cauwet & Carbonnier et *B. canescens* Schousboe, à partir de 61 caractères (ces caractères morphologiques, anatomiques et phytochimiques ont été retenus lorsqu'ils intéressaient au moins l'un des taxons soumis à comparaison et lorsqu'ils pouvaient raisonnablement être codés dans le système binaire). Le détail, ainsi que la matrice des distances sont donnés ci-après (tableaux 1a et 1b). Par suite du faible nombre de taxons pris en considération, il a été possible d'établir, à partir de ces résultats, une représentation graphique (fig. 5) qui n'implique pas de trop grandes distortions dans le plan.

Sur ce schéma, il apparaît clairement que l'ensemble *B. montanum* Cosson, *B. lateriflorum* Cosson et *B. atlanticum* Murb. subsp. *algeriense* Cauwet & Carbonnier est le plus homogène (distances taxonomiques beaucoup plus courtes que n'importe laquelle des trois autres combinaisons, dont l'une, celle qui ne considère plus *B. montanum* Cosson, ne figure qu'à titre comparatif); ceci nous amène à considérer le premier de ces trois taxons comme le résultat d'une hybridation récente entre les deux autres. Une indication supplémentaire de la jeunesse de cette espèce se trouve dans le



nombre excessivement faible de constituants différents qu'elle est apte à synthétiser. Ce nombre (la moitié seulement de la moyenne observée dans le genre) est le plus faible de ceux qu'il nous a été donné de constater. Cette notion, non introduite dans les calculs numériques a, au moins chez *Bupleurum*, une signification certaine (CARBONNIER & CAUWET, 1979).

Si cet ensemble de résultats permet de rejeter *B. canescens* Schousboe comme parent éventuel, il implique cependant que l'hybridation supposée ait eu lieu à une époque où l'aire de *B. lateriflorum* Cosson était plus étendue que celle qui est la sienne aujourd'hui, ce qui lui permettait de se superposer, au moins partiellement, à celle de *B. atlanticum* Murb. subsp. *algeriense* Cauwet & Carbonnier.

Vus sous l'angle de la spéciation, les phénomènes de dysploïdie chez les taxons diploïdes sont d'une très grande importance, puisqu'ils traduisent des phénomènes "actifs" (par opposition aux phénomènes passés), comme ceux que l'on observe actuellement dans les passages du nombre de base  $x = 8$  au nombre de base  $x = 6$  (quatre cas localisés en Extrême-Orient soviétique) et du nombre de base  $x = 8$  au nombre de base  $x = 7$  (un cas: *B. rigidum* L.). Chez ces taxons, les phénomènes actuels nous permettent d'imaginer les différentes étapes ayant donné naissance à des taxons aujourd'hui suffisamment différenciés. S'il est évident que la dysploïdie a joué, dans le genre *Bupleurum* L., un rôle particulièrement important au niveau de la spéciation, il n'en reste pas moins que la polyploïdie s'y est manifestée de façon très remarquable et qu'elle intéresse un grand nombre de taxons à qui elle a permis de parvenir jusqu'à nous.

## POLYPLOÏDIE

Les polyploïdes sont très inégalement répartis dans le genre *Bupleurum* L.:

- dans le sous-genre *Tenoria* (Sprengel) Cauwet 38% des taxons, soit 29 espèces toutes localisées dans le Bassin méditerranéen occidental, se rattachent aux mésopolyploïdes (un cas) ou aux paléopolyploïdes (28 espèces;
- dans le sous-genre *Bupleurum*, par contre, moins de 1% des espèces présentent cette caractéristique.

Dans celui-ci en effet, mis à part *B. komarovianum* Lincz.,<sup>1</sup> la polyploïdie concerne seulement *B. ranunculoides* L., *B. dilatatum* Schur ( $2n = 32$ )

---

<sup>1</sup>La polyploïdie que nous avons mise en évidence chez une seule population de *B. komarovianum* Lincz. ( $2n = 24$ ) doit être considérée comme n'ayant que peu de signification, puisqu'elle se rapporte à une culture maintenue en Jardin botanique depuis plusieurs années. Cette espèce se singularise, par ailleurs, par son nombre chromosomique unique dans le genre  $2n = 8$  (GURZENKOV & GOROVJOJ, 1971).

provenant des Monts de Hongrie (BAKSAY, 1957) et *B. bicaule* Helm ( $n = 14$ , 18, 11) récolté dans l'Altaï (ROSTOV-TCEVA, 1976). Or ces deux dernières espèces ont été considérées par WOLFF (1910) comme des variétés de *B. falcatum* L., qui n'est actuellement connu qu'à l'état diploïde ( $2n = 16$ ). On pourrait donc considérer que *B. dilatatum* Schur et *B. bicaule* Helm sont des néopolyploïdes de *B. falcatum* L.

Par ailleurs, *B. bicaule* Helm présente deux races chromosomiques: une race diploïde à  $n = 6$  (nombre haploïde également compté par ROSTOV-TCEVA, 1975), et une race polyploïde à  $n = 18$ , qui peut être considérée comme un hexaploïde formé par néopolyploïdie.

Enfin, la présence chez ce taxon du nombre haploïde  $n = 14$ , en introduisant un nouveau nombre de base  $x = 7$ , superpose à la polyploïdie, un phénomène de dysploïdie dans cette variété qui possède dès lors: un diploïde à  $x = 6$ , un hexaploïde à  $x = 6$  et un tétraploïde à  $x = 7$ .

En Europe orientale, *B. falcatum* L. pose donc un problème cytologique excessivement complexe qui ne pourra être résolu que par de très nombreux comptages, mais qui apparaît fondamental pour la compréhension des différents processus évolutifs.

Le quatrième taxon polyploïde du sous-genre *Bupleurum* L. est *B. ranunculoides* L. dont les différentes races chromosomiques doivent être rattachées aux néo-polyploïdes.

Les données actuellement disponibles permettent donc de conclure qu'il n'existe que des paléopolyploïdes (et un mésopolyploïde) dans le sous-genre *Tenoria* (Sprengel) Cauwet, et seulement des néopolyploïdes dans le sous-genre *Bupleurum*.

### Néopolyploïdes

L'étude des races chromosomiques de *B. ranunculoides* L. présente une grande importance puisque l'on peut espérer qu'elle est la répétition actuelle des phénomènes passés ayant présidé à la formation des paléopolyploïdes. *B. ranunculoides* L. a pour nombre de base  $x = 7$ ; la polyploïdie est donc, chez cette espèce, postérieure au réarrangement chromosomique qui a permis, semble-t-il, à partir d'un "*B. pro-triradiatum*" diploïde à  $x = 8$ , la formation d'un "*B. pro-ranunculoides*" ayant pour nombre de base  $x = 7$  (il existe actuellement *B. triradiatum* Adams ayant pour nombre de base  $x = 8$  et des caractéristiques phénotypiques très proches de celles de *B. ranunculoides* L.). Ce "*B. pro-ranunculoides*" à  $x = 7$  a vraisemblablement différencié le *B. ranunculoides* L. actuel à  $2n = 14$ , et un taxon diploïde ayant également pour nombre de base 7, à exigences méditerranéennes, et que nous conviendrons de rattacher à la variété *telonense* Godron (figs. 6, 7 et carte de répartition). Ce dernier taxon a suivi une évolution parallèle à celle de *B. ranunculoides* L. s.str.; on note en effet, dans les deux cas, l'existence de deux races chromosomiques; le tétraploïde de la variété *telonense* n'est actuellement connu que dans une seule station: la montagne d'Alaric (CAUWET, 1969b). Contrairement à la variété *ranunculoides*, ce taxon est resté très

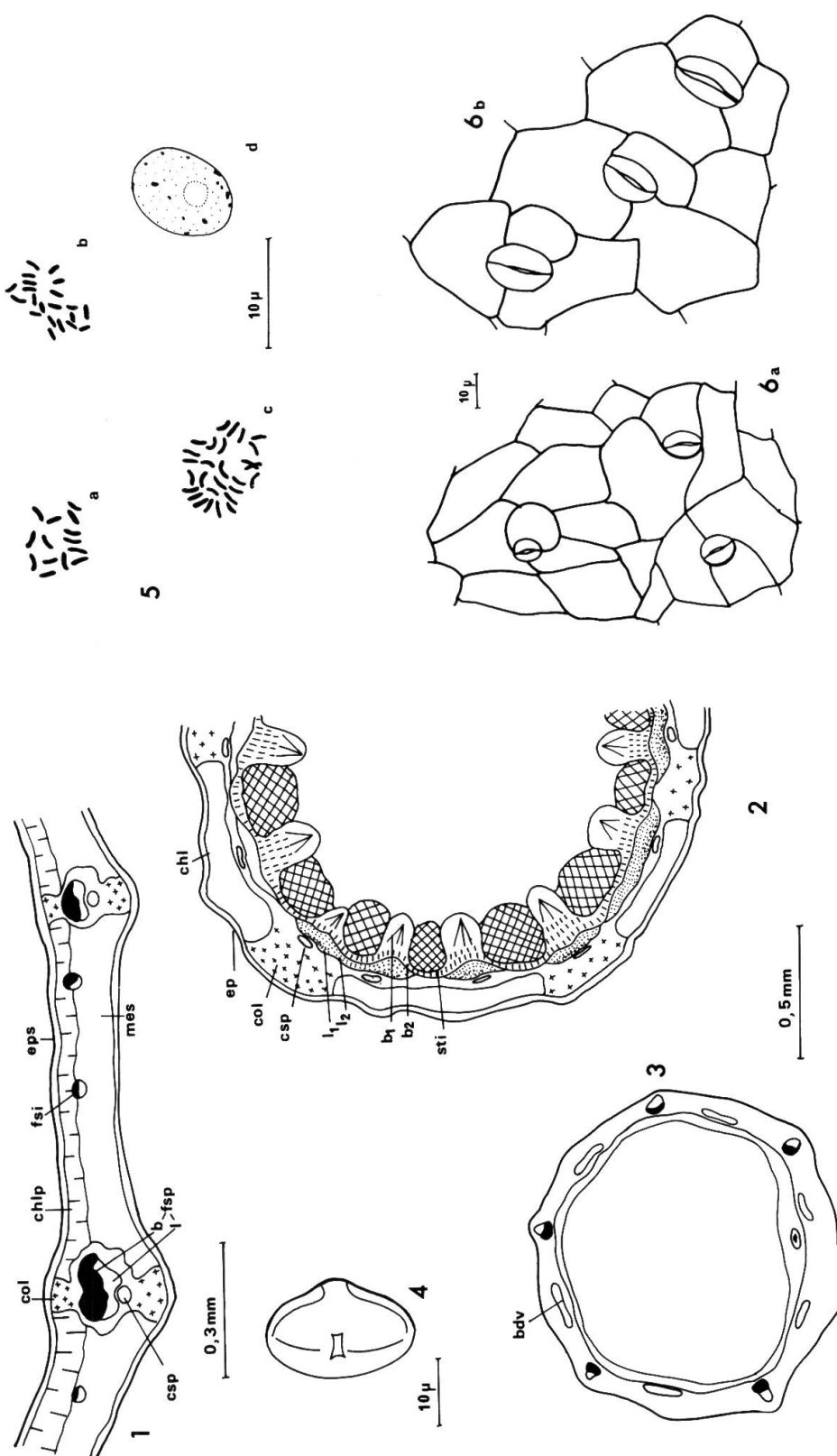


Fig. 6. — Caractères anatomiques, caryologiques, palynologiques et phytodermologiques de *B. ranunculoides* L.  
 1: partie médiane de la première feuille caulinaire (coupe transversale). 2: tige (coupe transversale). 3: méricarpe (coupe transversale). 4: grain de pollen. 5: plaques métaphasiques (mitoses florales); 5a:  $2n = 14$ ; 5b:  $2n = 21$ ; 5c:  $2n = 28$ ; 5d: noyau quiescent. 6: fragment d'épiderme (vu en plan); 6a: race diploïde; 6b: race polyplôïde.

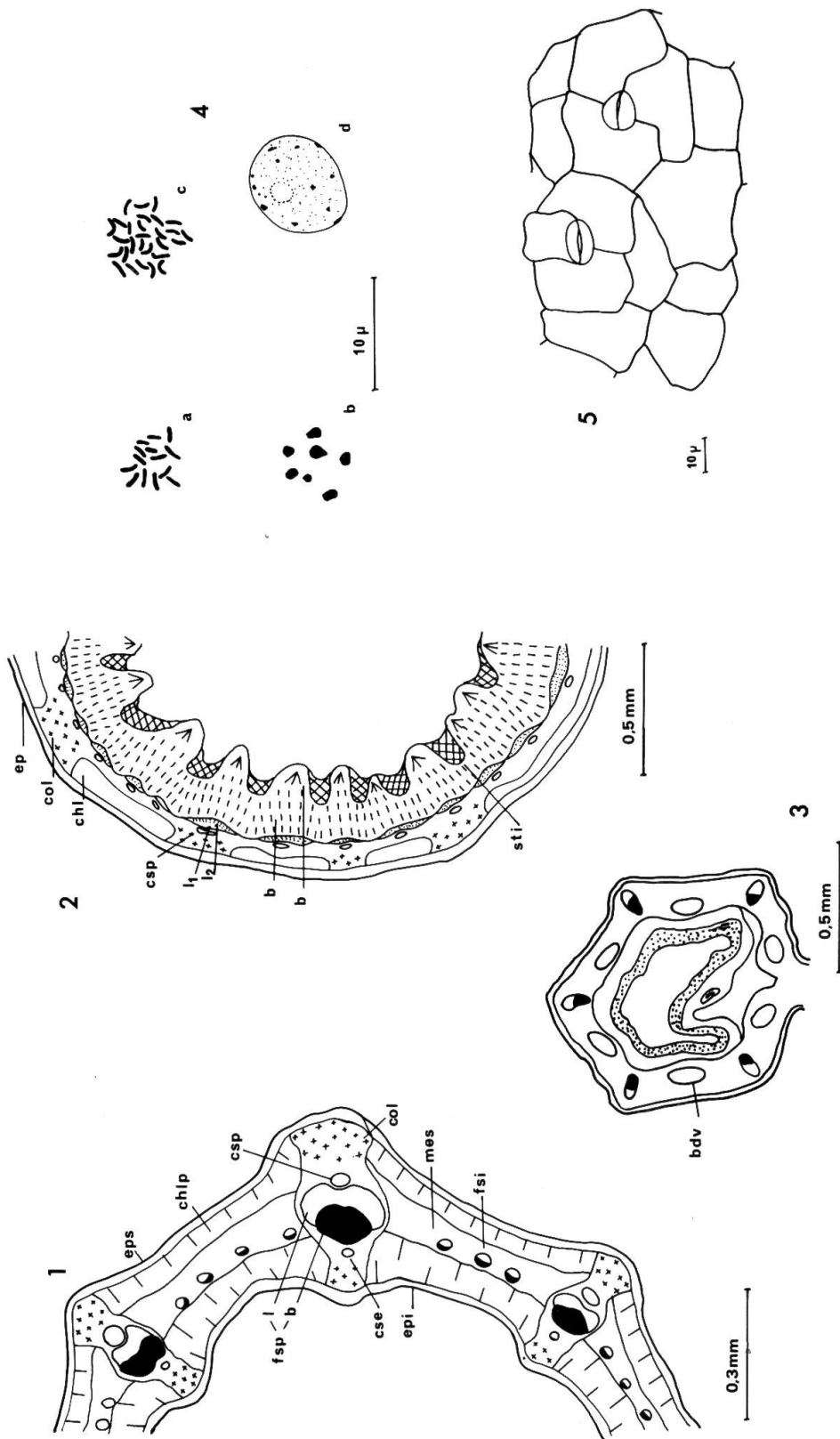
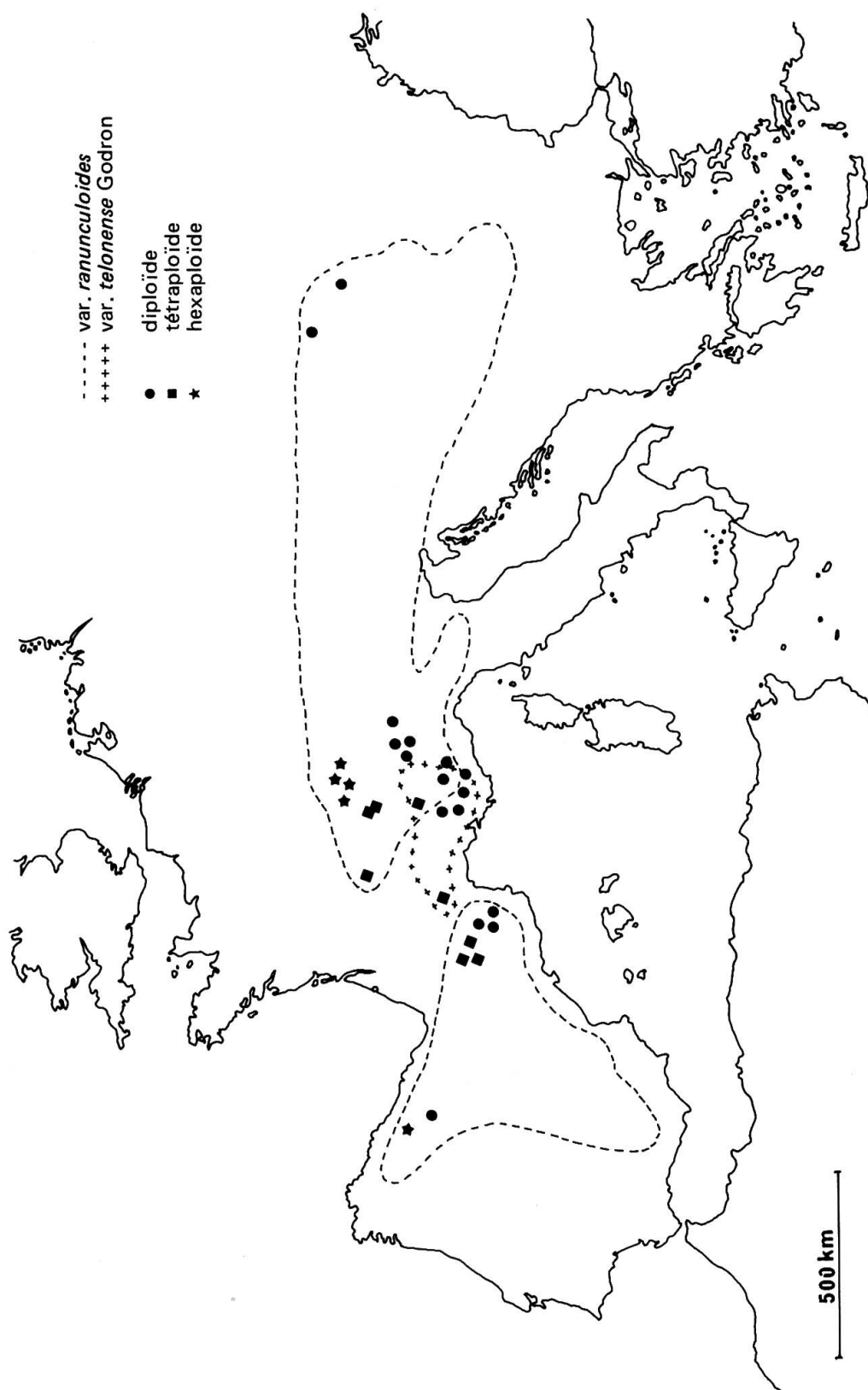


Fig. 7. — Caractères anatomiques, caryologiques et phytodermologiques de *B. ranunculoides* L. var. *telonense* Godron. 1: partie médiane de la première feuille caulinaire (coupe transversale). 2: tige (coupe transversale). 3: méricarpe (coupe transversale). 4: plaques métaphasiques; 4a:  $2n = 14$ ; 4b:  $n = 7$ ; 4c:  $2n = 28$ ; 4d: noyau quiescent. 5: fragment d'épiderme (vu en plan).



Carte de répartition des deux variétés du *B. ranunculoides* L.

étroitement inféodé au domaine méditerranéen (association à *Genista lobelii* de la Provence, vicariante de l'association à *Genista villarsii* de l'Alaric), et semble actuellement en voie de disparition.

*B. ranunculoides* L. var. *ranunculoides* que l'on ne retrouve plus, à l'heure actuelle, que dans les massifs montagneux (essentiellement Monts Cantabriques, Sierra de Segura, Pyrénées, Alpes, Jura, Apennins: Toscane, Vénézin et Tatras), semble avoir couvert toute l'Europe, à l'époque où il était uniquement diploïde; sans doute sa limite septentrionale s'étendait-elle également au-delà de celle qu'il nous est possible d'observer aujourd'hui. Actuellement, la race diploïde de ce taxon est limitée au sud des Monts Cantabriques, à la partie orientale des Pyrénées, au sud des Alpes et aux Tatras, ce qui correspond, en fait, au massif pyrénéo-provençal et à son prolongement, de part et d'autre, vers l'ouest et le nord-est à des altitudes qui ne dépassent jamais 1600 m.

Ce taxon diploïde a donné naissance à trois races chromosomiques dont les limites géographiques sont maintenant bien connues, à la suite des travaux de REESE (*in* LÖVE & LÖVE, 1961), FAVARGER (1965), FAVARGER & KÜPFER (1968), KÜPFER (1969, 1974), KÜPFER & FAVARGER (1967) et nos propres observations sur cette espèce (CAUWET, 1967, 1969a, 1970, 1971a, 1971b, 1971d et 1974):

- triploïde: très localisé dans une station de la partie orientale des Pyrénées (d'ailleurs en voie de disparition);
- tétraploïde: dans les Pyrénées centrales, le Massif Central, le Dauphiné et le Jura;
- hexaploïde: dans le Jura central, la chaîne cantabrique et les Préalpes septentrionales.

L'étude de la répartition de ces différentes races chromosomiques a apporté des renseignements particulièrement intéressants et a permis, entre autre, de superposer dans les Pyrénées, la limite d'aire du tétraploïde à celle des glaciations quaternaires (CAUWET, 1971b).

La grande pulvérisation de *B. ranunculoides* L. s.l. en une multitude de taxons (nous avons dénombré une centaine de sous-espèces, variétés ou formes dans WOLFF, 1910), par les systématiciens qui nous ont précédée, et l'existence des races chromosomiques, telles que nous venons de les décrire, nous ont amenée à essayer de trouver, à ces dernières, des correspondances dans les caractères phénotypiques.

Nous avons examiné, à ce sujet, les variations observées dans les caractères suivants:

- parmi les caractères morphologiques: la taille des individus, les dimensions relatives des différents organes, la forme des feuilles et des bractées de l'involucre et de l'involucelle, le nombre de rayons de l'ombelle, le nombre de nervures des feuilles, la réticulation des bractées de l'involucelle, la forme des pétales, la surface des fruits au microscope électronique à balayage;

- parmi les caractères anatomiques: les types de structure, la présence de canaux sécréteurs extra-ligneux dans la feuille, les types d'épiderme;
- parmi les caractères phytochimiques: la recherche de la composition en flavonoïdes, coumarines et terpénoïdes;
- parmi les caractères palynologiques: la forme et la taille des grains de pollen (microscopie photonique); la surface du grain et les cassures (microscope électronique à balayage);
- parmi les caractères phytodermologiques: la taille et la structure des stomates;
- parmi les caractères caryologiques: les types de noyaux quiescents, la forme et la taille des chromosomes.

Malgré la prise en considération de ce très grand nombre de caractères, il ne semble pas que les quelques relations que nous avons mises en évidence autorisent la création d'unités de rang taxonomique inférieure à l'espèce, ou permettent d'élever *B. ranunculoides* L. au rang de complexe. En effet, mis à part la zonation altitudinale des races chromosomiques (maximum de développement du diploïde entre 1500 et 1600 m; du tétraploïde et de l'hexaploïde entre 1600 et 2000 m) et des associations végétales afférentes, la majorité des variations observées ne montre aucun lien avec le nombre chromosomique.

Au cours de cette étude, trois caractères cependant nous ont paru présenter un certain intérêt.

- *En morphologie*, l'étude biométrique des fruits prélevés dans 11 populations a permis, d'une part, de séparer diploïdes et polyploïdes (voir histogramme ci-après, fig. 8), et d'autre part, de montrer que, dans un massif donné (Pyrénées ou Alpes), les races chromosomiques constituaient des populations homogènes: quelles que soient les populations diploïdes mesurées (100 fruits par population), la distribution s'avérait normale et leur moyenne identique (et ceci dans chacun des massifs considérés séparément). Il en est de même des tétraploïdes dans les deux massifs (observations faites sur 4 populations diploïdes et 2 populations tétraploïdes pyrénéennes; 2 populations diploïdes et 2 populations tétraploïdes alpiennes, 1 population hexaploïde alpienne). C'est la raison pour laquelle nous n'avons représenté, dans les histogrammes, qu'une seule population par catégorie.
- *En anatomie*, les cellules épidermiques peuvent se rattacher à deux des types (A et B, le type A correspond au type décrit par PANELATTI, 1959: "grandes cellules épidermiques à lumière rectangulaire et à larges papilles externes"; le type B à: "cellules moyennes à parois externes très coniques") pris en considération pour l'ensemble du genre (CAUWET-MARC, 1976); ceux-ci sont en effet différents selon qu'il s'agit des diploïdes (type B), ou des polyploïdes (type A). Non seulement ce



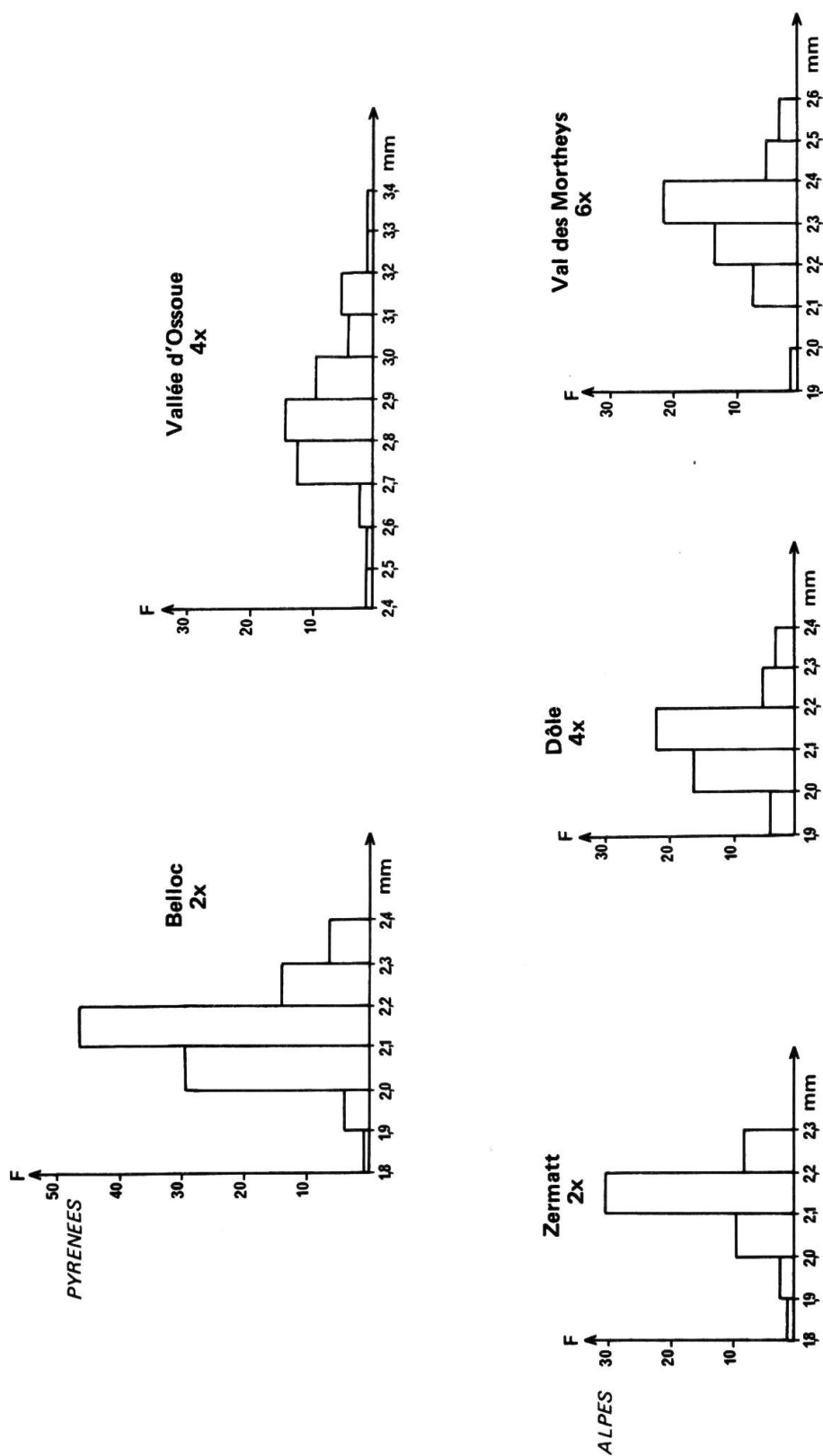


Fig. 8. — Distribution de la longueur des fruits dans plusieurs populations de *B. ranunculoides* L. rattachées à différentes races chromosomiques (en abscisse, la longueur du fruit; en ordonnée la fréquence dans chaque classe).



caractère varie mais la taille des cellules épidermiques est nettement supérieure chez les taxons polyploïdes ( $20\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$  chez le diploïde;  $30\ \mu\text{m} \times 8\ \mu\text{m}$  chez les polyploïdes).

- *En phytodermologie*, les stomates des populations diploïdes sont de type aniscytique méso-périgène et mésogène (en proportions à peu près équivalentes) et mesurent  $20\ \mu\text{m}$  en moyenne; alors que les populations polyploïdes ne présentent que des stomates de type aniscytique mésogène de plus grande taille ( $30\ \mu\text{m}$  en moyenne) (CAUWET-MARC & al., 1978).

En fait, on se rend compte que, pas plus ces trois caractères que les zones altitudinales ne permettent de séparer entre elles les différentes races chromosomiques polyploïdes. La seule discontinuité évidente est celle qui existe entre les diploïdes et les polyploïdes. En aucun cas, et à cause de la variabilité à l'intérieur de chacune de ces catégories, il n'est possible d'élever celle-ci au rang de taxons distincts.

Notons cependant que l'étude biométrique des fruits permet d'étayer certaines hypothèses concernant la formation des différentes races chromosomiques: les histogrammes représentant la distribution de la longueur — la largeur étant invariable — des fruits nous montrent, en effet, que le taxon diploïde pyrénéen se caractérise par une moyenne de  $\bar{L} = 2.07\ \text{mm}$  alors que le taxon tétraploïde, de la même chaîne, mesure en moyenne  $\bar{L} = 2.84\ \text{mm}$  (la dispersion statistique est très différente mais la distribution normale nous autorise à utiliser les moyennes comme termes de comparaison). Chez les taxons alpiens, on observe une légère variation de la taille du fruit du diploïde, par rapport au fruit du diploïde pyrénéen. Cet écart très faible ( $0.14\ \text{mm}$ ) par rapport à la différence observée entre le diploïde et le tétraploïde pyrénéens ( $0.77\ \text{mm}$ ) est négligeable. Par contre, les polyploïdes alpiens ont des longueurs moyennes de fruit, non significativement différentes de celle du diploïde du même massif:

$$\begin{aligned}\bar{L} (2x): & 2.21\ \text{mm} \\ \bar{L} (4x): & 2.19\ \text{mm} \\ \bar{L} (6x): & 2.20\ \text{mm}.\end{aligned}$$

Le mécanisme de la formation des deux tétraploïdes (alpien et pyrénéen) n'ayant pas conduit à la même traduction phénotypique concernant la longueur des fruits, on peut envisager, pour eux, une formation différente. C'est ainsi que l'un aurait pu se former par autopolyploïdie et l'autre par allopolyploïdie, mais nous n'avons aucun argument pour attribuer l'un de ces mécanismes à un taxon plutôt qu'à l'autre.

Chez les hexaploïdes, le problème paraît plus simple; en effet, une hybridation entre le diploïde et le tétraploïde alpiens, qui ont sensiblement une longueur moyenne du fruit identique, n'aurait eu aucune raison de modifier la longueur moyenne des fruits du taxon formé: effectivement,  $\bar{L}$  de l'hexaploïde alpin n'est pas différente des  $\bar{L}$  des diploïdes et tétraploïdes de ce même massif.

Par ailleurs, et bien que nous n'ayons pas eu l'occasion d'effectuer l'étude biométrique des fruits de l'hexaploïde ibérique, nous sommes tentée de partager l'opinion de KÜPFER (1974: 266); la disjonction d'aire de l'hexaploïde, Jura d'une part, Picos de Europa (Monts Cantabriques) d'autre part, implique pour ce taxon une origine polytopique. L'hexaploïde ibérique est vraisemblablement issu de l'hybridation du diploïde et du tétraploïde pyrénéens.

Cet ensemble de considérations nous amène alors à émettre l'hypothèse d'une histoire quelque peu différente pour les populations pyrénéennes et alpiennes de *B. ranunculoides* L. bien que, globalement, les diploïdes soient peu différents phénotypiquement des polyploïdes. Entre autre, les races polyploïdes qui ont été formées l'ont été, sans doute, tout à fait séparément.

### Paléo et mésopolyploïdes

Par définition, seul *B. atlanticum* Murb. subsp. *atlanticum*, chez lequel une population diploïde a pu être mise en évidence au Tizi n'ghourane (Haut-Atlas occidental), peut être considéré comme un mésopolyploïde. Par contre, 28 espèces du Bassin occidental de la Méditerranée ne sont connues, à ce jour, qu'à l'état polyploïde. Bien qu'aucune race diploïde n'ait été retrouvée, malgré de nombreuses prospections, il semble que ces paléopolyploïdes méditerranéens soient de formation relativement récente (fin du Tertiaire ou début du Quaternaire). Nous avons, en effet, de bonnes raisons de penser que le temps n'a pas été le seul facteur déterminant dans la disparition des diploïdes. Les bouleversements géologiques et bioclimatiques qui ont eu, depuis la fin du Tertiaire, une ampleur tout à fait particulière dans les Atlas, pourraient avoir hâté la disparition de ces taxons, en touchant toutes les espèces d'Afrique du Nord alors en place dans les massifs montagneux.

Par ailleurs, si en certains points, des diploïdes avaient échappé à ces bouleversements, on peut envisager que leur disparition est due à l'influence de l'Homme, qui, dans plusieurs secteurs, a totalement détruit — en particulier aux basses altitudes — le biotope originel. Ainsi la mise en culture de la région de Ras el Mâ (Algérie) conduit, actuellement, à la disparition des populations encore existantes entre les touffes d'alfa du très rare *B. balansae* f. *mauritanicum* (Batt.) Wolff! De même, le remplacement de la forêt de chênes verts par la pinède, a entraîné, en de très nombreux points, une modification si profonde du climax que certaines espèces, telles que le *B. atlanticum* Murb., signalées il y a cent ans comme "très abondantes" dans certaines stations (forêt du Senalba par exemple), ont aujourd'hui pratiquement disparu.

Formés, soit par autopolyploïdie ayant généralement conduit à des taxons figés (*B. spinosum* Gouan, *B. lateriflorum* Cosson, *B. plantagineum* Desf., ...), soit par allopolyplodie (hybridation entre deux taxons déjà polyploïdes pour *B. montanum* Cosson, ou encore diploïdes chez *B. atlanticum* Murb. subsp. *mairei* (Panel. & Vindt) Cauwet & Carbonnier), ces paléopolyploïdes sont limités au Bassin occidental de la Méditerranée; ce sont tous des endémiques à aire de répartition généralement peu étendue. Par ailleurs, trois des nombres

de base connus pour le genre ( $x = 8$ ,  $x = 7$  et  $x = 6$ ) y ont été respectivement signalés. Les différents taxons qui s'y rattachent sont les suivants:

- *B. canescens* L., *B. handiense* (Bolle) Sünd., *B. salicifolium* Solander appartiennent à la même lignée d'espèces arbustives, que *B. plantagineum* Desf. Ils se caractérisent par des exigences écologiques très nettement océaniques et ont en commun, avec cette dernière espèce, la proximité immédiate du milieu littoral;
- *B. oligactis* Boiss. (var. *oligactis* et var. *choulettei* Pomel) et *B. balansae* Boiss. & Reuter (var. *balansae* et var. *longiradiatum* Faure & Maire) sont répartis d'est en ouest, le premier dans les Aurès et dans les Hauts-Plateaux de Tunisie, le second le long du Tell algérois et oranais;
- *B. mesatlanticum* Litard. & Maire et *B. faurelii* Maire sont localisés au Moyen-Atlas;
- *B. subspinosum* Maire & Weiller est endémique de façon stricte du Djebel Sahro et de l'Anti-Atlas;
- *B. dumosum* Cosson reste lié strictement à la zone de l'arganier dans le Souss;
- *B. frutescens* L. (var. *frutescens* et var. *elatius* Lange) est limité à la partie orientale de la péninsule ibérique;
- *B. album* Maire s'étend tout le long des chaînes de l'Anti-Atlas jusqu'aux Aït Mesrouh;
- *B. acutifolium* Boiss. est une endémique stricte du sud du Portugal;
- *B. dianthifolium* Guss. reste très localisé dans l'île Marettimo à l'ouest de la Sicile;
- *B. spinosum* Gouan dont l'aire de répartition est, de loin la plus large, se rencontre depuis le sud de l'Espagne jusqu'en Tunisie et dans tous les Atlas maghrébins.

A l'exception de *B. acutifolium*, *B. dianthifolium* et *B. subspinosum* dont les aires de répartition sont très limitées (respectivement sud du Portugal, île Marettimo et revers sud du Djebel Sahro), les espèces précédentes, toutes à nombre de base 8, sont présentes dans un grand nombre de stations. Il n'en est pas de même pour *B. plantagineum* Desf. et *B. lateriflorum* Cosson, deux paléopolyploïdes à nombres de base 7, que l'on retrouve seulement au Cap Carbon près de Bougie pour le premier, et dans la partie occidentale de l'Anti-Atlas et quelques stations du Haut-Atlas pour le second:

- l'isolement biogéographique et le nombre de base permettent de considérer *B. plantagineum* Desf. comme la fin d'un phylum très ancien, dont tous les représentants ont en commun un caractère de lignification très marqué et un port arbustif accentué;

- *B. lateriflorum* Cosson, nettement moins ligneux que le précédent, est localisé dans la partie la plus occidentale de l'Atlas, dans une région bien délimitée, constituant une véritable plaque de sédiments primaires (QUÉZEL, 1957) et qui apparaît particulièrement propice à la stabilisation de taxons à nombre de base 7 puisque c'est également dans cette région que nous avons trouvé la race diploïde à  $x = 7$  de *B. atlanticum* Murb.

*B. barceloi* Cosson, seule espèce polyploïde à nombre de base 6, est une espèce particulière à bien des égards; endémique insulaire, très localisée à Majorque (îles Baléares), elle constitue un très bel exemple "d'endémisme par isolement" (FAVARGER, 1961).

Ainsi donc, dans le cadre plus particulier du Bassin occidental de la Méditerranée, l'examen caryologique des taxons permet d'envisager deux processus d'installation:

- le premier, et sans doute le plus ancien, a conduit (fig. 9) à l'installation des espèces ligneuses qui, de toute évidence, ne subsistent plus que dans les foyers très localisés, actuellement éloignés du centre primitif de différenciation. Toutes ces espèces ont des exigences littorales et ne pénètrent jamais beaucoup à l'intérieur des terres; deux d'entre elles sont des insulaires strictes (*B. handiense* (Bolle) Sünd. et *B. salicifolium* Solander); les deux autres sont très étroitement localisées sur des sortes de presqu'îles: c'est le cas de *B. foliosum* Salzm. au Djebel Kébir à Tanger et de *B. plantagineum* Desf. à Bougie au Cap Carbon. Seuls *B. fruticosum* L. et *B. gibraltarium* Lam. ont une aire de répartition plus vaste qui pénètre encore un peu à l'intérieur des terres;
- le second a vu la différenciation, sans doute dans la région du Rif actuel, d'une dizaine de chaméphytes à base ligneuse, dont l'installation plus récente a une histoire beaucoup plus complexe et fait, de cette région, un foyer secondaire de différenciation du genre *Bupleurum* L.

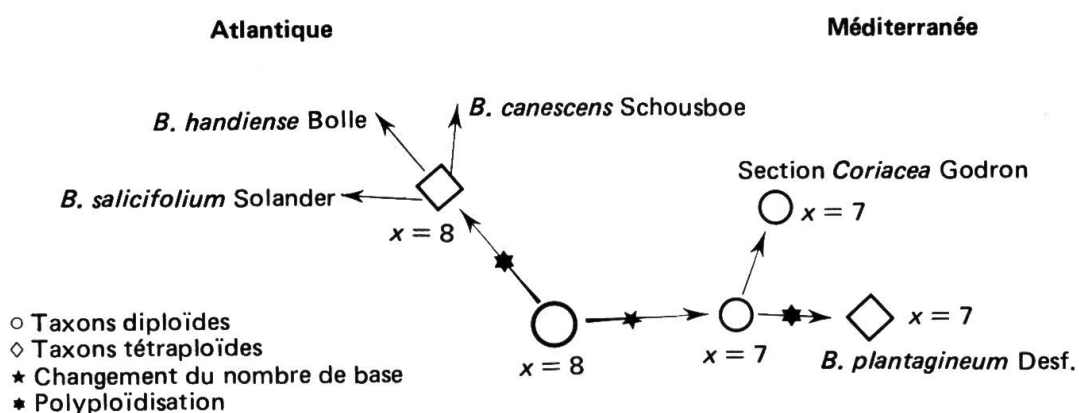


Fig. 9. — Proposition d'évolution caryologique des taxons ligneux du genre *Bupleurum* L. dans le bassin méditerranéen occidental.

Ainsi l'idée de LÖVE & LÖVE (1949), de TISCHLER (1955) et de REESE (1958) selon laquelle "la région méditerranéenne est un domaine floristique où prévalent les taxons diploïdes", n'est pas toujours justifiée, et nos observations renforcent les réserves qu'émettait FAVARGER (1974: 149) vis-à-vis de cette assertion.

## Taxons affines

Personnellement, il ne nous a pas été possible d'obtenir, à des fins caryologiques, des populations ou des individus appartenant aux genres affines. Cependant parmi eux, les nombres chromosomiques de trois espèces sont actuellement connus; il s'agit de *Heteromorpha trifoliata* Ecklon & Zeyher, *Nirarathamnus asarifolius* Balf. dont les nombres haploïdes, déterminés par CONSTANCE & al. (1971) sont  $n = 11$  et *Hermas villosa* (Thunb.) Sonder, dont le nombre haploïde  $n = 7$  a été mis récemment en évidence par les mêmes auteurs (1976).

Le nombre de base  $x = 11$  que nous n'avons jamais rencontré dans le genre *Bupleurum* L., semble donc caractériser au moins deux des genres affines. Or, les travaux de WANSCHER (1931, 1932 et 1933) ont amené cet auteur à considérer  $x = 11$  comme nombre de base de la famille des Ombellifères, aux côtés de  $x = 8$ , ce dernier étant toutefois, selon lui, le plus primitif. L'existence d'appariements secondaires mis en évidence dans plusieurs genres d'Ombellifères (VAZART, 1960; CARTIER, 1960 et CHEIGNON, 1962) vient confirmer ces hypothèses.

Nous considérerons donc, jusqu'à ce que nous possédions de nouvelles données caryologiques pour les genres *Hermas*, *Heteromorpha*, *Hohenackeria*, *Nirarathamnus* et *Rhyticarpus*, que *Bupleurum* L. est plus ancien dans sa formation que ceux-ci ou, tout au moins, que les genres *Heteromorpha*, *Nirarathamnus* et *Hermas*. Bien que le genre *Rhyticarpus* n'ait pas fait l'objet de comptages chromosomiques, les données phytochimiques le font considérer aussi comme plus évolué que le genre *Bupleurum* (CARBONNIER & CAUWET, 1979).

## Conclusions

L'étude caryologique du genre *Bupleurum* L. nous aura donc permis d'ajouter, aux nombres chromosomiques déjà connus, de nombreux résultats qui complètent notre connaissance dans ce domaine, surtout en ce qui



concerne les espèces de la partie occidentale du Bassin méditerranéen. Au niveau de l'enchaînement des différents nombres de base que cette étude a permis de mettre en évidence dans le genre, nous proposons le schéma suivant:

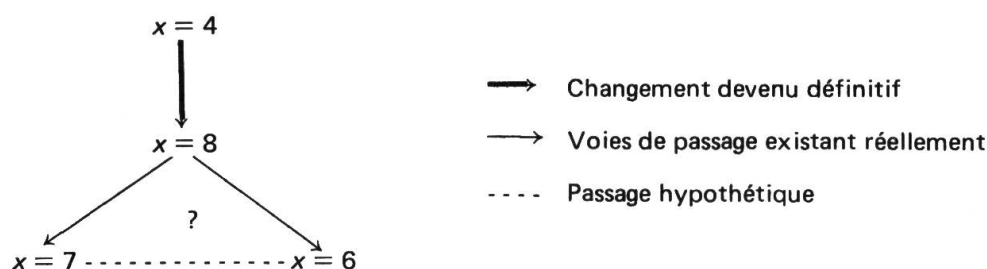


Schéma de l'évolution des nombres de base dans le genre *Bupleurum* L.

Le nombre de base originel du genre serait  $x = 4$  car, bien que celui-ci soit, à l'heure actuelle, quasiment disparu, le fait qu'il ait été observé une fois témoigne de sa réalité. Nous admettrons pourtant que le nombre de base actuel est  $x = 8$  et, qu'à partir de celui-ci, se sont différenciées des espèces à  $x = 6$  (dans leur grande majorité en Extrême-Orient soviétique, un seul cas en Méditerranée) et à  $x = 7$  (plus fréquemment rencontrées sur l'ensemble de l'aire de répartition du genre).

En effet, si l'existence actuelle de plusieurs nombres de base différents dans une même espèce nous amène à penser qu'il a pu exister, dans le cas de *Bupleurum* comme dans celui d'*Erysimum* ou de *Carduus defloratus* L. agg. (FAVARGER & KÜPFER, 1970), une période de flottement entre plusieurs nombres chromosomiques, les résultats fournis, au niveau du genre, par une analyse cladistique (ROUX & al., 1978) permettent d'étayer très sérieusement l'hypothèse du nombre de base originel  $x = 8$ . Sur le cladogramme obtenu, toutes les espèces évoluées, et donc situées en bout de phylum, ont pour nombre de base 7 ou 6, alors que les espèces qui sont à l'origine de ces mêmes phyllums ont invariablement pour nombre de base 8; or, il convient de remarquer que, pour des raisons méthodologiques, les nombres chromosomiques n'avaient pas été introduits dans les calculs et qu'ils n'avaient donc pu, en aucune façon, influencer sur la construction du cladogramme.

Par ailleurs, si les connaissances caryologiques que nous possédions, jusqu'à ces derniers mois, permettaient de conclure à la réalité des passages  $8 \rightarrow 6$  et  $8 \rightarrow 7$ , et cela indépendamment l'un de l'autre (en effet,  $x = 6$  et  $x = 7$  n'avaient jamais été trouvés dans le même taxon, ce qui excluait un passage  $7 \rightarrow 6$ ), le fait que ROSTOVTCHEVA (1975) ait mis en évidence les nombres  $n = 6$  et  $n = 14$ , 18 permet d'envisager la possibilité d'existence des transformations successives  $x = 8 \rightarrow x = 7 \rightarrow x = 6$ . Cette hypothèse, reposant jusqu'ici sur une seule donnée, doit donc être acceptée actuellement avec beaucoup de prudence. Bien que cet ensemble de processus ait commencé à des époques particulièrement anciennes, il semble évident qu'il se poursuive actuellement sans préférence pour l'un ou l'autre des nombres de base: le passage  $8 \rightarrow 6$

apparaît comme très ancien en ce qui concerne *B. barceloi* Cosson, et actuel en ce qui concerne *B. scorzonerifolium* Willd.; le passage  $8 \rightarrow 7$  paraît très ancien chez *B. gibraltaricum* Lam., actuel chez *B. rigidum* L.

Par ailleurs, il semble que la spéciation par les processus de changement du nombre de base se soit toujours effectuée, en ce qui concerne le genre *Bupleurum* L. sur des taxons diploïdes; la polyploïdie, lorsqu'elle existe, est apparue secondairement. Nous noterons cependant deux exceptions:

- un phénomène de dysploïdie a été observé au sein d'une sous-espèce tétraploïde: cas de *B. atlanticum* Murb. subsp. *mairei* (Panel. & Vindt) Cauwet & Carbonnier ( $n = 15$ ,  $2n = 30, 31, 32$ ) et la seule explication repose sur la formation de ce taxon par amphiploïdie entre deux taxons diploïdes à nombres de base différents;
- un phénomène d'aneuploïdie a pu être mis en évidence chez *B. montanum* Cosson ( $2n = 28, 30, 32$ ); les différentes hypothèses de formation que nous avons envisagées permettent de penser à une hybridation entre deux taxons tétraploïdes, ayant pour nombre haploïde respectifs 14 et 16.

Si donc, en règle générale le changement de nombre est toujours antérieur à la polyploïdie, il semble cependant que, durant la même période, les deux phénomènes puissent se produire à peu près simultanément; c'est ce que l'on observe actuellement chez *B. bicaule* Helm. En effet, si nous acceptons, avec WOLFF (1910), que ce taxon appartient au complexe *B. falcatum* L. ( $x = 8$ ), nous avons dans ce cas, coexistence de diploïdes à  $x = 8$  et  $x = 6$  et de polyploïdes à  $x = 7$  et  $x = 6$ . Si les résultats de ROSTOVTCOVA (1975) devaient se confirmer sur un plus grand nombre de populations, ils présenteraient un très grand intérêt puisqu'ils témoigneraient des processus par lesquels a pu s'effectuer l'évolution caryologique du genre. Le fait que dysploïdie et polyploïdie puissent se dérouler simultanément est la preuve que la nature essaie de nombreux processus de différenciation; mais il est probable qu'elle exerce ensuite une sélection sur les taxons formés, ce qui a pour conséquence que nous ne soyons qu'accidentellement témoins de ses tentatives. Globalement et par conséquent plusieurs millions d'années après, nous ne pouvons observer que les espèces qui, à la suite de cette sélection, ont été les seules à poursuivre leur évolution et à arriver jusqu'à nous. De ce point de vue, il apparaît que chez *Bupleurum* L., les phénomènes de spéciation se sont effectués plutôt par changement de nombre de base que par polyploïdisation; en effet, nous ne possédons aucune preuve, ne concernant même qu'un seul cas, de taxon ayant pu se différencier par ce dernier processus. Dans les deux seuls exemples (*B. bicaule* Helm et *B. ranunculoides* L.), où nous disposons au sein d'une même espèce de races chromosomiques différentes, il n'existe entre elles aucune différence phénotypique permettant de les distinguer; par ailleurs, aucune espèce affine restée diploïde ne permet de reconnaître l'ancêtre éventuel des polyploïdes actuels.

Ainsi, la connaissance caryologique de nombreuses populations dispersées sur toute l'aire de répartition du genre, en nous permettant d'interpréter l'évolution des nombres de base ainsi que les différents problèmes caryologi-

ques que leurs variations ont fait surgir, nous auront amenée à proposer, pour le genre *Bupleurum* L., plusieurs hypothèses phylétiques et auront permis de retracer, d'une manière aussi vraisemblable que possible, l'histoire de ce taxon.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFZAL-RAFII, Z. (1975). *Recherches sur le genre Salvia en région méditerranéenne et au Proche-Orient. Considérations cytotaxonomique, palynologique et phylogénique*. Thèse de doctorat. Marseille.
- BAKSAY, L. (1956). Cytotaxonomical studies on the Flora of Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. N.S.* 7: 321-334.
- (1957). The cytotaxonomy of the species *Chrysanthemum maximum* Ram., *Centaurea montana* L., *Serratula lycopifolia* (Vill.) Kern. and *Bupleurum falcatum* L. ranging in Europe. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. N.S.* 8: 155-168.
- BELL, C. R. & L. CONSTANCE (1957). Chromosome numbers in Umbelliferae. *Amer. J. Bot.* 44: 565-572.
- & L. CONSTANCE (1960). Chromosome numbers in Umbelliferae. II. *Amer. J. Bot.* 47: 24-32.
- & L. CONSTANCE (1966). Chromosome numbers in Umbelliferae. III. *Amer. J. Bot.* 53: 512-520.
- BOLHOVSKIĖ, Z. V., V. G. GRIF, I. O. ZAHAR'ÉVA & T. S. MATVEÉVA (1969). *Chromosome numbers of flowering plants*. Leningrad.
- CARBONNIER, J. & A.-M. CAUWET-MARC (1979). Constituants du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae). — Mise au point des connaissances actuelles. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) Sect. Physico-Chimie* (sous presse).
- CARTIER, D. (1960). La méiose et les associations chromosomiques multiples chez le *Foeniculum vulgare* Gaertn. *Rev. Gén. Bot.* 67: 225-242.
- CAUWET, A.-M. (1967). Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. *Bull. Soc. Bot. France* 114: 371-386.
- (1969a). Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. II. *Bull. Soc. Bot. France* 116: 19-28.
- (1969b). A propos du *Bupleurum laricense* Gaut. et Timb.-Lagr. et du *Bupleurum ramosum* Gaut. et Timb.-Lagr. de la Montagne d'Alaric (Corbières audoises, France). *Bull. Soc. Bot. France* 116: 97-102.
- (1970). *Contribution à l'étude caryosystématique du genre Bupleurum L.* Thèse de 3<sup>e</sup> cycle. Montpellier.
- (1971a). Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. III. *Bull. Soc. Bot. France* 118: 55-68.
- (1971b). Polyploïdie et répartition géographique dans le genre *Bupleurum* L. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 413: 67-79.
- (1971c). Les races chromosomiques de *Bupleurum ranunculoides* L. (Ombellifère) et leurs relations, dans les Pyrénées, avec les glaciations quaternaires. In: *Colloque Interdisciplinaire sur les milieux naturels supra-forestiers des montagnes du bassin occidental de la Méditerranée Perpignan, 1971*: 257-270.
- (1971d). Caryosystématique du genre *Bupleurum* L. In: V. H. HEYWOOD, The biology and chemistry of the Umbelliferae, Suppl. 1. *J. Linn. Soc., Bot.* 64: 257-265.



- CAUWET, A.-M. (1971e). Races chromosomiques, écologie et biologie du *Bupleurum ranunculoides* L. dans la partie orientale des Pyrénées. *Bull. Soc. Bot. France* 117: 373-384.
- (1974). Le genre *Bupleurum* L. dans la partie occidentale du Bassin méditerranéen. In: La flore du bassin méditerranéen: essai de systématique synthétique. *Colloques internationaux du C.N.R.S.* 235: 207-222.
  - (1975a). Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. IV. Espèces marocaines. *Bull. Soc. Bot. France* 122: 371-384.
  - (1975b). Le *Bupleurum fruticosum* L. en Espagne. *Annales Inst. Bot. Cavanilles* 32: 259-280.
  - (1976). *Biosystématique des espèces vivaces de Bupleurum L. (Umbelliferae) du Bassin méditerranéen occidental*. Thèse de doctorat. Perpignan.
  - (1978). I.O.P.B. Chromosome numbers. *Taxon* 27: 385-386.
  - (1979). Etude cytophotométrique de l'ADN nucléaire chez quelques espèces du genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae). *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), Sect. Bot.* (sous presse).
  - & J. CARBONNIER (1976a). Recherches sur l'origine du *Bupleurum atlanticum* subsp. *mairei*, endémique du Haut-Atlas marocain. *Candollea* 31: 17-35.
  - & J. CARBONNIER (1976b). Etude biosystématique du complexe *Bupleurum atlanticum* Murb. emend. Cauwet et Carbonnier en Afrique du Nord, mise en évidence de nouvelles sous-espèces. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 66(3-4): 5-38.
- CAUWET-MARC, A.-M., J. CARBONNIER, M. T. CERCEAU-LARRIVAL, R. DODIN & M. GUYOT (1978). Contribution à l'étude multidisciplinaire du genre *Bupleurum* L. In: A.-M. CAUWET-MARC & J. CARBONNIER (éds.), *Actes du 2<sup>e</sup> symposium international sur les Ombellifères. Contributions pluridisciplinaires à la systématique*: 623-651. Perpignan, 18-21 mai 1977.
- CHEIGNON, M. (1962). La méiose, les associations chromosomiques supplémentaires et le développement des ovules chez *Thapsia villosa*. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 24: 217-255.
- CHODAT, L. (1923). Contribution à la géobotanique de Majorque. *Bull. Soc. Bot. Genève* 15: 153-272.
- CONSTANCE, L., T. L. CHUANG & R. BELL (1971). Chromosome numbers in Umbelliferae. IV. *Amer. J. Bot.* 58: 577-587.
- T. L. CHUANG & R. BELL (1976). Chromosome numbers in Umbelliferae. V. *Amer. J. Bot.* 63: 608-625.
- FABBRI, F. (1969). Il numero cromosomico di "*Bupleurum dianthifolium*" Guss. endemismo di Marettimo (Isole Egadi). *Inform. Bot. Ital.* 1: 164-167.
- FAVARGER, C. (1959). Notes de caryologie alpine. III. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 82: 255-285.
- (1961). Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 32: 119-146.
  - (1964a). Recherches cytotoxinomiques sur quelques *Erysimum*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 74: 5-40.
  - (1964b). Die cytotoxonomische Erforschung der Alpenflora. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 77: 73-83.
  - (1964c). Cytotaxonomie et endémisme. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 357: 23-44.
  - (1965). Notes de caryologie alpine. IV. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 88: 5-60.
  - (1967). Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev. Biol. Proc. Cambridge Philos. Soc.* 42: 163-206.
  - (1974). Données caryosystématiques concernant la Flore des pays méditerranéens. Introduction. In: La flore du bassin méditerranéen: essai de systématique synthétique. *Colloques internationaux du C.N.R.S.* 235: 145-157.

- FAVARGER, C. & P. KÜPFER (1968). Contribution à la cytotaxonomie de la Flore alpine des Pyrénées. *Collect Bot. (Barcelona)* 7: 325-355.
- & P. KÜPFER (1970). Dysploïdie et chromosomes surnuméraires dans l'espèce collective *Carduus defloratus* L. agg. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 80: 269-288.
- GARDÉ, A. & N. MALHEIROS-GARDÉ (1949). Contribuição para o estudo cariologico da familia Umbelliferae I. *Agron. Lusit.* 2: 91-140.
- & N. MALHEIROS-GARDÉ (1954). Contribuição para o estudo cariologico da familia Umbelliferae III. *Broteria Sér. Bot.* 23: 5-35.
- GOROVOJ, P. G. (1966). *Les Ombellifères (famille Umbelliferae Moris) du Primorië et du Prémourië. Revue systématique. Propagation géographique. Composition chimique qualitative.* Moscou, Leningrad.
- GURZENKOV, N. M. & P. G. GOROVOJ (1971). Chromosome numbers of Umbelliferae of the far east (en russe). *Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad)* 56: 1805-1815.
- HAKANSSON, A. (1953). Some chromosome numbers in Umbelliferae. *Bot. Not.* 3: 301-307.
- HIROE, M. (1954). A cytological study in *Sanicula* (Umbelliferae). *Acta Phytotax. Geobot.* 15: 165-167.
- JOHNSON, A. W. & J. G. PACKER (1968). Chromosome numbers in the Flora of Ogotoruk Creek, N.W. Alaska. *Bot. Not.* 121: 403-456.
- KORDJUM, E. L. (1967). Contribution à l'étude des nombres chromosomiques chez les Ombellifères (en ukrainien). *Dopov. Akad. Nauk Ukraïns'k. R.S.R.* 29: 89-93.
- KÜPFER, P. (1968). Nouvelles prospections caryologiques dans la Flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 91: 87-104.
- (1969). Recherches cytotaxonomiques sur la flore des montagnes de la Péninsule ibérique. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 92: 31-48.
- (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23.
- & C. FAVARGER (1967). Premières prospections caryologiques sur la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264: 2463-2465.
- LIU, T. S., C. Y. CHAO & T. I. CHUANG (1961). Umbelliferae of Taiwan. *Quart. J. Taiwan Mus.* 14: 15-47.
- LÖVE, Å. & D. LÖVE (1949). The geobotanical significance of polyploidy. 1. Polyploidy and latitude. *Portugaliae Acta Biol. Sér. A*, (vol. R. B. Goldschmidt): 273-352.
- (1961). Chromosome numbers of central and northwest european plant species. *Opera Bot.* 5.
- MAIRE, R. (1932). Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. Contribution 1239. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 23: 186.
- MALHEIROS-GARDÉ, N. & A. GARDÉ (1951). Contribuição para o estudo cariologico da familia Umbelliferae II. *Genét. Ibér.* 3: 23-35.
- MELDERIS, A. (1930). Chromosome numbers in Umbelliferae. *Acta Horti Bot. Univ. Latv.* 5: 1-8.
- NATARAJAN, G. (1977). *Contribution à l'étude caryosystématique des espèces de la garrigue languedocienne (plus précisément espèces appartenant à l'Alliance du Quercion ilicis).* Thèse de spécialité (biologie végétale), 2 vol. Montpellier.
- PANELATTI, J. (1959). Contribution à l'étude anatomique du genre *Bupleurum* L. au Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, Sér. Bot.* 15.
- QUEIRÓS, M. (1972). Contribuição ao conhecimento citotaxonómico das Spermatophyta de Portugal. VII. Umbelliferae. *Anuário Soc. Brot.* 38: 293-314.

- QUEIRÓS, M. (1974). Contribuição para o conhecimento citotaxonómico das Spermatophyta de Portugal. VII. Umbelliferae. Supl. 1. *Bol. Soc. Brot.* 48: 171-186.
- QUÉZEL, P. (1957). *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Montpellier.
- REESE, G. (1958). Polyploidie und Verbreitung. *Z. Bot.* 46: 339-354.
- ROSTOVTCOVA, T. S. (1975). Le nombre et la structure des chromosomes pachytènes chez certaines espèces du genre *Bupleurum* L. *Cytologia Genetika* 9: 310-312.
- (1976). Chromosome numbers of some species from the family Apiaceae in South Siberia (en russe). *Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad)* 61: 93-99.
- ROUX, M., J. CARBONNIER & A.-M. CAUWET-MARC (1978). Un exemple d'analyse cladistique: le genre *Bupleurum* L. (Umbelliferae). In: A.-M. CAUWET-MARC & J. CARBONNIER (éds.), *Actes du 2<sup>e</sup> symposium international sur les Ombellifères. Contributions pluridisciplinaires à la systématique*: 575-592. Perpignan, 18-21 mai 1977.
- SCHULZ-GAEBEL, H. H. (1930). Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Studien an der Umbelliferen-Unterfamilie der Apioideen. *Beitr. Biol. Pflanzen.* 18: 345-398.
- SNOGERUP, S. (1962). Studies in the Aegean Flora IV. *Bupleurum flavum* Forsk. and related species. *Bot. Not.* 115: 357-375.
- SUZAKA, O. (1953). Chromosome numbers in pharmaceutical plants. II. *Rep. Kihara Inst. Biol. Res.* 6: 79.
- TISCHLER, G. (1955). Der Grad der Polyploidies beiden Angiosperm in verschiedenen Grossarealen. *Cytologia* 20: 101-118.
- VAZART, J. (1960). Données sur le développement de l'anthère, le déroulement de la méiose et la présence d'associations chromosomiques supplémentaires chez le *Crithmum maritimum* L. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 21: 339-371.
- WANSCHER, J. H. (1931). Studies on the chromosome numbers of the Umbelliferae. *Hereditas* 15: 179-184.
- (1932). Studies on the chromosome numbers of the Umbelliferae. II. *Bot. Tidsskr.* 42: 49-59.
- (1933). Studies on the chromosome numbers of the Umbelliferae. III. *Bot. Tidsskr.* 42: 384-399.
- WOLFF, H. (1910). Umbelliferae-Apioideae-Bupleurum, Trinia et reliquae Ammineae heteroclitae. In: A. ENGLER, *Das Pflanzenreich* IV. 228. Leipzig.
- ŽUKOVA, P. G. (1966). Chromosome numbers in some species of plants of the north eastern part of the USSR (en russe). *Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad)* 51: 1511-1516.