

Zeitschrift:	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band:	40 (1985)
Heft:	2
Artikel:	Le polymorphisme génétique de la morphologie des fruits du genre <i>Fedia</i> Gaertn. (Valerianaceae) : I. Détermination du mécanisme de contrôle génétique chez les espèces <i>F. cornucopiae</i> (L.) Gaertn. et <i>F. graciliflora</i> Fisch. & Meyer
Autor:	Mathez, J. / Enrech, N. Xena de
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-879795

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: 12.01.2026

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

Le polymorphisme génétique de la morphologie des fruits du genre *Fedia* Gaertn. (Valerianaceae). I. Détermination du mécanisme de contrôle génétique chez les espèces *F. cornucopiae* (L.) Gaertn. et *F. graciliflora* Fisch. & Meyer

J. MATHEZ
&
N. XENA DE ENRECH

RÉSUMÉ

MATHEZ, J. & N. XENA DE ENRECH (1985). Le polymorphisme génétique de la morphologie des fruits du genre *Fedia* Gaertn. (Valerianaceae). I. Détermination du mécanisme de contrôle génétique chez les espèces *F. cornucopiae* (L.) Gaertn. et *F. graciliflora* Fisch. & Meyer. *Candollea* 40: 425-434. En français, résumé anglais.

Dans le bassin méditerranéen occidental, *Fedia cornucopiae* et *F. graciliflora* présentent toutes deux des populations dimorphes par la forme des fruits terminaux de leurs inflorescences. Après avoir précisé le type de reproduction des deux espèces, cette note apporte les preuves expérimentales que, chez chacune d'elles, la forme des fruits terminaux dépend d'un locus dimorphe avec effet de dominance (système mendélien). La recherche d'un avantage sélectif des hétérozygotes à ce locus est abortée chez *F. cornucopiae*. Les résultats sont discutés par comparaison avec d'autres situations semblables afin de situer le problème de l'intérêt évolutif du maintien de ce polymorphisme.

ABSTRACT

MATHEZ, J. & N. XENA DE ENRECH (1985). Genetical polymorphism of the fruits morphology in the genus *Fedia* Gaertn. (Valerianaceae). I. Determination of the mecanism of the genetical control for the species *F. cornucopiae* (L.) Gaertn. and *F. graciliflora* Fisch. & Meyer. *Candollea* 40: 425-434. In French, English abstract.

In the Western Mediterranean Basin, *Fedia cornucopiae*'s and *F. graciliflora*'s populations are both dimorphic by their inflorescences terminal fruits shapes. After reporting both species reproduction type, this paper gives experimental evidence that in each of them the terminal fruits shape is determined by a dimorphic locus with dominance effect (Mendelian system). Investigations for a selective advantage of heterozygotic plants of *F. cornucopiae* are undertaken. The results are discussed in relation with comparable cases in order to frame the evolutive interest of this polymorphism stable status.

Le genre *Fedia* est constitué d'herbes annuelles qui germent à la fin de l'automne, fleurissent à la fin de l'hiver et fructifient au printemps. Ces plantes sont fortement protandres; leurs fleurs colorées et parfumées produisent du nectar et sont pollinisées par des insectes. Leurs fruits, constitués de deux loges stériles et d'une loge fertile contenant une seule graine, sont secs et indéhiscents, du type akène. La forme de l'un des fruits d'une espèce donnée est doublement déterminée. En effet, un phénomène d'hétérocarpie individuelle affecte la forme du fruit en fonction de sa position entre la base (dichasiale) et les extrémités (monochasiales) de l'inflorescence cymeuse. Par surcroît, la forme des fruits — et plus particulièrement des fruits terminaux — varie d'un individu à l'autre dans une même localité (MATHEZ, 1984), plusieurs types de fruits permettant de distinguer autant de types d'individus. Dès le début du siècle, la complexité de cette morphologie a suscité l'intérêt de chercheurs tels que VIDAL (1903), qui en a étudié l'anatomie, et SERNANDER (1906) qui l'a mise en relation avec la myrmécochorie. Du point de vue taxinomique cependant, cette situation

a été mal interprétée de façon persistante, chaque type de fruit ayant reçu un nom d'espèce. En fait, ERNET (1978), repris par PIGNATTI (1982), soupçonna le premier qu'il pouvait s'agir de polymorphisme génétique portant sur les fruits, et MATHEZ (1984) fonda sur cette hypothèse un premier essai de traitement systématique partiel du genre. Dans ce cas, un locus polymorphe serait responsable de la coexistence de deux ou plusieurs formes (ou "morphes", terme que nous emprunterons à HUXLEY, 1955) de la même espèce dans la même localité.

Au sein de la famille des Valérianacées, des cas semblables de polymorphisme génétique affectant la forme des fruits ont déjà été détectés chez plusieurs espèces des genres *Valerianella* (EGGERS-WARE, 1969; ERNET, 1978) et *Plectritis* (NEILSEN, 1949; DEMPSTER, 1958; MOREY, 1959; GANDERS & al., 1977a, 1977b; CAREY & GANDERS, 1980). Dans ces deux genres comme dans les espèces de *Fedia* observées par MATHEZ (1984), les populations sont normalement dimorphes pour le type de fruit. Les deux morphes se rencontrent avec des fréquences variables mais qui semblent plus ou moins spécifiques, et les populations sont rarement monomorphes. Ce dimorphisme génétique a été vérifié chez certaines espèces de *Valerianella* (EGGERS-WARE, 1969) et de *Plectritis* (GANDERS & al., 1977a, 1977b): il est effectivement contrôlé dans tous les cas étudiés par une paire d'allèles d'un unique locus, l'un des allèles manifestant un effet de dominance sur l'autre.

Les aspects écologiques liés aux mécanismes de dispersion probables des différents types de fruits rencontrés dans le genre *Fedia* sont évoqués ailleurs (MATHEZ & XENA, 1985). L'objectif principal du présent travail est d'apporter les preuves expérimentales de l'existence d'un locus polymorphe analogue chez deux espèces du genre *Fedia*, *F. cornucopiae* et *F. graciliflora*. L'aire de la première couvre le sud de la Péninsule Ibérique et le nord-ouest du Maroc; quant à *F. graciliflora*, elle s'étend depuis le Maroc oriental à l'ouest jusqu'à la Libye à l'est, ainsi que dans plusieurs îles méditerranéennes, dans le sud de l'Italie, et en Macédoine. Les deux espèces ne sont absolument pas sympatriques, leurs aires étant séparées au Maroc par les sommets de la chaîne du Rif.

Fedia cornucopiae présente des fruits terminaux (monochasiaux) du type "gonflé" G, avec des loges stériles renflées, prenant un aspect arrondi (fig. 1a) ou des fruits terminaux de type "étroit" E avec des loges stériles cylindriques linéaires (fig. 1b). La proportion de ces deux morphes est variable, mais il semble y avoir toujours une prédominance de la forme étroite (MATHEZ & XENA, 1985). De son côté, *F. graciliflora* (cette étude porte exclusivement sur des populations de la partie occidentale de l'aire de *F. graciliflora*, du Maroc oriental à Alger) présente également des fruits terminaux d'un type gonflé G', un peu moins arrondis, plus aplatis et de taille plus grande que les précédents (fig. 1c), et des fruits terminaux du type "cornu" C', dans lesquels les calices se développent en formant des prolongements ou cornes (fig. 1d). Chez *F. graciliflora*, la proportion des morphes varie également d'une population à l'autre, mais d'une façon apparemment plus équilibrée.

Par convention, nous utilisons pour distinguer les allèles qui les déterminent les mêmes symboles que pour les types de fruits (G ou g, G' ou g', E ou e, C' ou c').

Parallèlement à l'objectif principal, nous avons profité de l'occasion donnée par les cultures pour confirmer le type de reproduction de ces deux espèces (tests d'autofécondation, de fécondation croisée et d'agamospermie) et pour rechercher l'existence éventuelle de différences entre les deux morphes au niveau de la vigueur végétative.

Matériel et méthodes

Les échantillons utilisés pour les semis provenaient de populations dimorphes des localités suivantes:

Fedia cornucopiae

Mathez 102 — Portugal, Algarve, entre Cumiada et Sao-Bartolomeo-de-Messines, à 5 km de ce village. Verger d'amandiers, oliviers et figuiers. Sol limono-sableux sur calcaire gréseux. Alt. 170 m, 25.5.76 (1[G], 3[E]).

Mathez 113 — Portugal, Algarve, 3 km à l'ouest de Sao-Bras-de-Alportel. Cultures en bordure d'une garrigue de Chêne vert et de Chêne kermès. Sol rouge méditerranéen limono-argilo-sableux sur calcaires gréseux, dolomitiques, presque décarbonaté. Alt. 340 m, 25.5.76 (3[G], 21[E]).

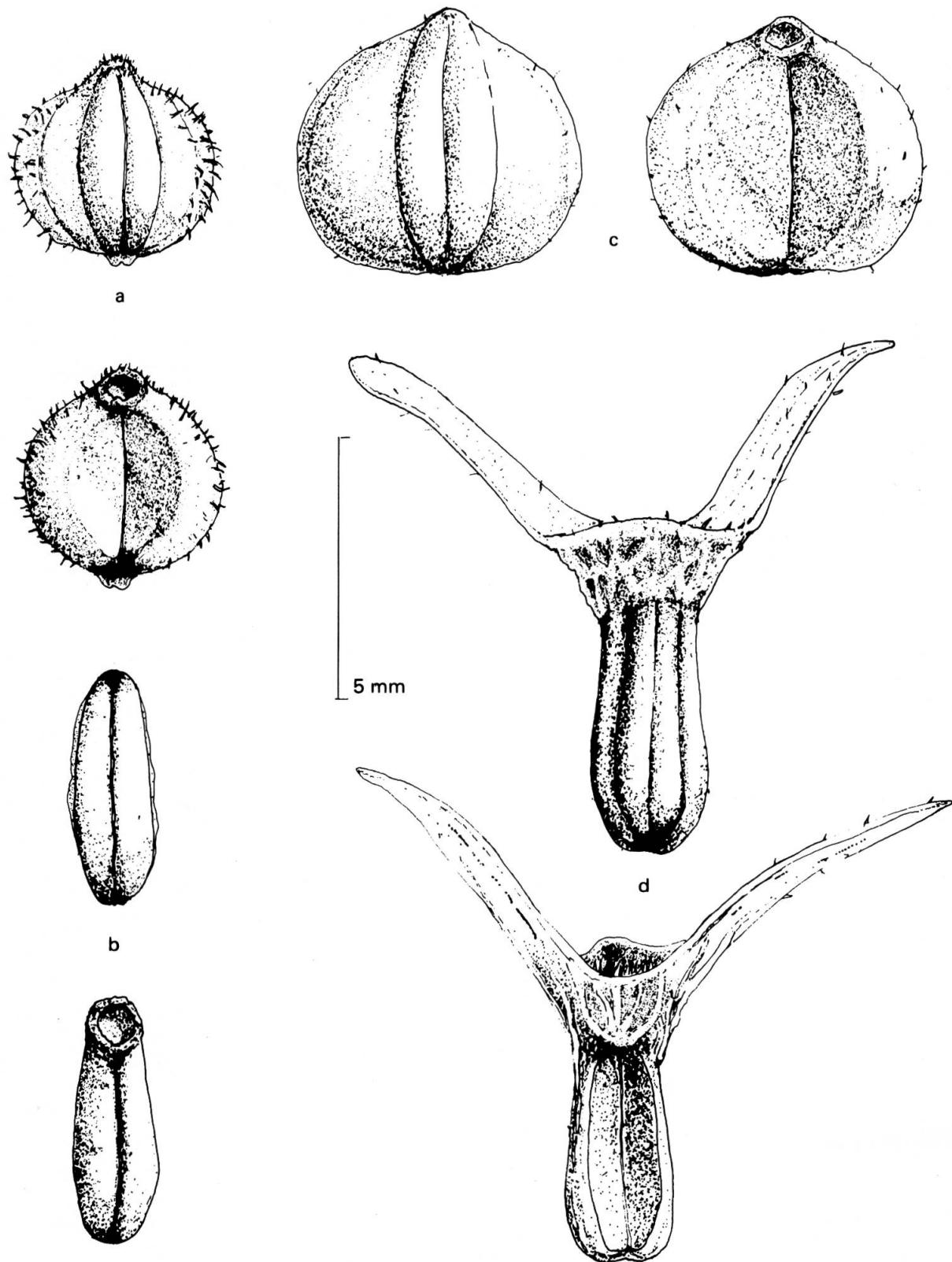


Fig. 1. — *Fedia cornucopiae*. a, b, fruits terminaux de type G (a) et E (b). Origine = Maroc, environs de Rabat. c, d, *Fedia graciliflora*, fruits terminaux de type G' (c) et C' (d). Origine: Algérie, environs d'Alger.

Mathez 145 — Portugal, Algarve, ruines romaines de Milreu, entre Faro et Sao-Bras-de-Alportel, 27.5.76 (2[G], 5[E]).

Fedia graciliflora

Guittonneau 37, 38, 39 (3 individus à fruits G' de la même localité) — Algérie, Bouzaréah (Alger), juin 1976.

Les fruits ont été semés dans des terrines pour obtenir la première génération de culture Gn₁; les plantules obtenues ont été transplantées dans des pots, mais comme ce traitement provoque une certaine mortalité parmi les plantules, les fruits ont été directement semés en pots individuels pour les générations suivantes, Gn₂ et Gn₃. Le sol utilisé était un mélange en quantités égales de sol rouge argileux et de sol commercial (terreau "Nasol universel", de Fertiligène, super-terreau spécial à base de tourbe hollandaise, pH 7). Les semis (trois générations successives) ont été réalisés en milieu clos pendant l'époque de l'année où les plantes se développent dans leur milieu naturel (de février à juin), avec un éclairage artificiel de 16 h par jour et une température de 19-20°C pendant les trois premiers mois, puis d'environ 30°C les deux derniers mois. Le sol était maintenu humide par arrosage modéré deux fois par semaine.

Plusieurs particularités de ces plantes compliquent le travail de culture expérimentale. La plus contrariante est que, au moment de la floraison, on ne connaît pas quelle est la morphologie de la plante (celle-ci ne se révèle qu'à la fructification): bien que l'on connaisse le type de fruit semé, on ignore l'information portée par la graine qu'il contient. Pour cette raison, à chaque génération, les croisements ont été effectués "en aveugle", en utilisant pour seule information le caractère du type de fruit parental. Par ailleurs, comme chaque fruit contient une seule graine, un grand nombre de pollinisations sont nécessaires pour obtenir du matériel en quantité suffisante pour révéler leurs résultats au terme de la génération suivante.

Les variations de sexualité des fleurs au cours de la floraison de *Fedia* confrontent l'expérimentateur à un autre problème. Chez certains individus, en effet, les fleurs sont toutes fonctionnellement femelles (par stérilité des étamines, fleurs "mâle-stériles"), et chez d'autres elles sont toutes hermaphrodites, mais il n'est pas rare que les inflorescences présentent successivement ou simultanément les deux types de fleurs (hermaphrodites et femelles). Dans ces conditions, comme toutes les fleurs ne s'ouvrent pas simultanément et que le test à réaliser sur une plante est choisi à l'ouverture de ses premières fleurs, un changement de sexualité en cours de floraison peut profondément perturber le déroulement de l'expérience.

Enfin, quelques caractères végétatifs exprimant la vigueur des plantes ont été relevés sur les pieds de *Fedia cornucopiae* en culture. Afin d'apprécier la vigueur à des stades phénologiques comparables, les mesures ont été effectuées après le début de l'anthèse de l'inflorescence terminale.

Taxon	n _o	Morphe	n _s	n _g (n _g /n _s %)	Descendance (Gn ₁)
<i>Origine (n° de récolte)</i>					
<i>Fedia cornucopiae</i>					
Mathez 102	2	[E]	6	6(100)	[G] = 0 [E] = 4
Mathez 113	2	[G]	58	48(83)	[G] = 19 [E] = 7
Mathez 113	5	[E]	44	36(81)	[G] = 0 [E] = 19
Mathez 145	2	[E]	16	7(44)	[G] = 0 [E] = 2
<i>Fedia graciliflora</i>					
Individu 37	1	[G']	10	6(60)	[G'] = 6 [C'] = 0
Individu 38	1	[G']	20	20(100)	[G'] = 10 [C'] = 2
Individu 39	1	[G']	10	10(100)	[G'] = 4 [C'] = 1

n_o = nombre de plantes sur lesquelles ont été récoltés les fruits

n_s = nombre de fruits semés

n_g = nombre de germinations

Tableau 1. — Résultats du semis de fruits provenant de plantes récoltées sur le terrain, pour les espèces *Fedia cornucopiae* (Portugal) et *F. graciliflora* (Algérie).

Résultats

Les résultats du semis de fruits provenant de plantes récoltées sur le terrain (génération Gn_0) pour les deux espèces soumises à l'étude sont donnés dans le tableau 1. Il ne semble pas y avoir de grandes différences entre les pourcentages de germination des deux morphes dans les deux espèces; des résultats similaires ont été obtenus dans les générations suivantes. De même, chez *F. cornucopiae*, les types de fruits ne semblent pas avoir d'influence sur le taux de germination des graines qu'ils contiennent (voir en particulier les résultats de la population 113). En ce qui concerne l'analyse de descendance, on observe chez *F. cornucopiae*, pour cette génération Gn_1 , que les deux plantes testées de morph [G] produisent une descendance hétérogène, avec des descendants de la même morph et d'autres de l'autre morph, alors que les fruits E ne produisent dans tous les cas que des descendants de la même morph.

Les résultats de l'analyse de la descendance Gn_1 pour *F. graciliflora* montrent à leur tour que les fruits G' sont capables de produire des plantes des deux morphes; malheureusement, dans ce cas, il n'y avait pas de fruits disponibles de la morph [C'].

Pour chacune des espèces, l'obtention de descendances hétérogènes confirme l'existence d'un locus polymorphe pour la forme des fruits.

Le tableau 2 résume les résultats des fécondations contrôlées réalisées sur les individus de la Gn_1 , et qui ont produit une nouvelle génération Gn_2 puis, dans certains cas choisis, une génération Gn_3 . Dans ce tableau, un astérisque désigne les résultats des croisements qui permettent à eux seuls d'affirmer que l'allèle G et l'allèle G' sont respectivement dominants sur l'allèle e et l'allèle c'. Tous les résultats sont interprétés en fonction de ces dominances.

Ce résultat permet d'affiner l'interprétation des données du tableau 1. Chez *F. cornucopiae*, la fréquence très élevée de la morph [E] au sein des populations d'origine permet de comprendre que la plupart des plantes de morph [G] soient hétérozygotes et surtout que la descendance des individus de morph [E] ne soit pas nécessairement hétérogène. En effet, la pollinisation entomophile conduit probablement à un régime de fécondation croisée dominante, mais en majorité entre plantes de la même morph [E].

Les résultats exposés apportent des preuves suffisantes au polymorphisme génétique des fruits de *Fedia cornucopiae* et *F. graciliflora*. Pour chacune d'entre elles, le dimorphisme des fruits est contrôlé par un locus (ou un groupe de loci très proches) dimorphe portant une paire d'allèles (ou de linkats) à comportement mendélien. Dans chaque espèce, l'allèle (ou le linkat) responsable de la forme gonflée (fruits G ou G') présente un effet de dominance sur l'autre.

Le tableau 3 résume les tests préliminaires destinés à mettre en évidence la possibilité de produire des fruits avec ou sans intervention de pollen étranger (allogamie) ou de la même plante (autogamie par autopollinisation ou gitonogamie). Au vu des deux premières lignes, la possibilité de produire des fruits sans intervention de pollen (agamospermie) et celle d'une autopollinisation spontanée (sans intervention extérieure) doivent être exclues. Cependant, les plantes des deux espèces sont capables de produire des fruits fertiles lorsqu'on les pollinise manuellement avec leur propre pollen (autopollinisation artificielle), bien qu'en proportion moindre que par allogamie: elles sont à coup sûr autocompatibles.

La forte protandrie manifestée dans le genre et la morphologie florale suffisent probablement à interdire l'autopollinisation spontanée; en revanche, rien ne semble s'opposer à la gitonogamie, si l'on tient compte du comportement des insectes pollinisateurs observés.

Les deux essais de fécondation croisée qui ont fourni des résultats "négatifs" correspondent en fait à des mortalités par attaques cryptogamiques sans rapport avec la phase de reproduction. Il semble nécessaire de préciser que nous préférons utiliser le terme de "fruits fertiles", plutôt que simplement celui de fruits, car dans bien des cas le péricarpe du fruit se développe normalement, sans être accompagné de la production d'une graine (embryon).

Enfin, le tableau 4 présente un premier essai de comparaison de quelques détails du développement entre plantes des deux morphes de *F. cornucopiae* obtenues à partir de fruits d'une même population naturelle.

Les différences sont à première vue légères, et pour diverses raisons il se peut que ces résultats ne reflètent pas correctement ce qui se passe dans les populations naturelles. D'abord, le nombre d'individus analysés est très faible, et très différent pour les deux morphes. D'autre part, un des caractères analysés, la longueur du troisième entre-nœud, semble montrer une grande plasticité.

Taxon	N° de récolte	Morphe de <i>Gn₀</i>	Morphe de <i>Gn₁</i>	Test sur <i>Gn₁</i>	Morphes(1) de <i>Gn₂</i>	Interprétation(2) ♀ x δ	Test sur <i>Gn₂</i>	Morphes(1) de <i>Gn₃</i>	Interprétation(2) ♀ x δ
[G]	[E]	AF (n = 3)	[G] = 0; [E] = 95	ee x ee			AF sur [E]	[G] = 0; [E] = 3	ee x ee
[E]	[E] ♀	FC (n = 1)	[G] = 0; [E] = 4	ee x ee					
[G]	[E] δ								
[G]	[G] ♀	FC (n = 1)	*			*			
[G]	[G] δ		[G] = 4; [E] = 2	Ge x Ge					
[G]	[E] ♀	FC (n = 4)	[G] = 12; [E] = 18	ee x Ge			AF sur [G]	[G] = 9; [E] = 2	Ge x Ge
[G]	[G] δ						AF sur [E]	[G] = 0; [E] = 10	ee x ee
[G']	[C']	AF (n = 1)	[G'] = 0; [C'] = 19	c'c' x c'c'					
[G']	[G'] ♀	FC (n = 1)	*		G'G' x G'c'				
[G']	[G'] δ		[G'] = 12; [C'] = 0	ou G'c' x G'c'					
[G']	[C'] ♀		[G'] = 20; [C'] = 17	c'c' x G'c'			AF sur [G']	[G'] = 8; [C'] = 2	G'c' x G'c'
[G']	[G'] δ						AF sur [C']	[G'] = 0; [C'] = 4	c'c' x c'c'
Guittonneau 37-39									
<i>Fedia cornucopiae</i>									
Mathez 113									
<i>Fedia graciliflora</i>									

⁽¹⁾L'astérisque * désigne les résultats qui permettent à eux seuls de déterminer l'allèle dominant.
⁽²⁾Ces interprétations tiennent compte de la totalité des résultats.

Tableau 2. — Résultats des croisements (FC) et des autofécondations (AF) expérimentaux réalisés avec des plantes de *Fedia cornucopiae* (Portugal, Algarve) et *F. graciliflora* (Algérie, Alger) en vue de déterminer l'hérédité des morphes.

Taxon	Test (n)	<i>n</i> ₁	<i>n</i> ₂
<i>Fedia cornucopiae</i> (n: 42)	AG (3)	0	—
	APS (12)	0	—
	APA (13)	12	12
	PC (14)	12	> 30
<i>Fedia graciliflora</i> (n: 32)	AG (2)	0	—
	APS (12)	0	—
	APM (11)	11	19
	PC (7)	6	> 30

*n*₁: nombre de plantes donnant des fruits fertiles.

*n*₂: nombre maximum de fruits fertiles récoltés par plante.

Tableau 3. — Evaluation de l'aptitude à produire des fruits fertiles.

AG: agamospermie; APS: autopollinisation spontanée; APA: autopollinisation artificielle; PC: pollinisation croisée.

Enfin, le type de croissance des plantes en culture montre des différences avec celui qui se manifeste dans les populations naturelles, par une tendance à allonger davantage les entre-nœuds et à développer un plus grand nombre de nœuds et de ramifications latérales dans les conditions de culture.

C'est donc avec une certaine prudence qu'il convient d'évaluer les résultats du tableau 4. La remarque la plus évidente est que la position de la classe modale manifeste un léger avantage des plantes à phénotype [G], qui comportent essentiellement des hétérozygotes, par rapport à celles du phénotype [E] (homozygotes récessifs) pour les quatre caractères analysés. Par contre, les moyennes sont très semblables, surtout pour les trois premiers caractères; elles sont à peine plus élevées dans les phénotypes [G] en ce qui concerne le nombre de nœuds et la longueur du troisième entrenoëud, à peine plus élevées chez les plantes à phénotype [E] en ce qui concerne le nombre de paires de ramifications latérales et la longueur des feuilles du troisième nœud. On voit que les observations sont encore insuffisantes pour établir avec certitude l'existence de différences dans le développement végétatif des deux morphes.

Discussion

Les résultats qui viennent d'être présentés sont comparables à ceux trouvés chez *Valerianella ozarkana* Dyal (EGGERS-WARE, 1969), chez *Plectritis brachystemon* Fisch. & Meyer (GANDERS & al., 1977a) et *P. congesta* (Lindl.) DC. (GANDERS & al., 1977b). En confirmant que la coexistence de plantes à deux types de fruits dans les populations des deux espèces de *Fedia* est bien due à un cas de polymorphisme génétique, nos conclusions appuient la révision préliminaire proposée récemment pour les espèces ibéro-marocaines du genre par l'un de nous (MATHEZ, 1984). On peut s'attendre à des résultats similaires pour les autres taxons du genre qui font actuellement l'objet de nouvelles cultures expérimentales.¹ Le fait que le polymorphisme des fruits soit présent chez plusieurs genres de Valérianacées indique que ce caractère pourrait être ancestral, ce qui appuierait l'hypothèse d'un polymorphisme stable, et non transitoire; l'analyse du polymorphisme de *Valerianella* suggère à EGGERS-WARE (1969) la même réflexion. Si l'on admet qu'il existe une origine commune au polymorphisme des fruits des diverses Valérianacées qui le manifestent, il est intéressant de chercher à reconstituer à partir des plantes actuelles ce qu'a pu être le polymorphisme originel: or c'est de façon presque constante que l'une des deux morphes présente un développement faible ou nul des loges stériles, qui semble associé dans plusieurs cas au développement du calice en forme de cornes, alors qu'à l'inverse chez l'autre morpho les loges stériles se développent en donnant au fruit une forme orbiculaire ou en constituant des crêtes, des ailes, etc.

Supposer que le polymorphisme des fruits de Valérianacées, et parmi elles des *Fedia*, est un polymorphisme stable, conduit à s'interroger sur les modalités qui lui permettent de se maintenir.

La seule espèce de Valérianacées à fruits polymorphes chez laquelle les modalités du maintien du polymorphisme semblent avoir été démontrées est *Plectritis congesta*. Chez toutes les populations de cette espèce, la fréquence cumulée des deux morphes contenant l'allèle dominant, bien que variable, est toujours plus élevée que celle de la morphe homozygote récessive (GANDERS

¹De même, l'étude de l'inter-fertilité des espèces n'en est qu'à ses débuts: fécondées l'une par l'autre, *F. cornucopiae* et *F. graciliflora* donnent des fruits fertiles dont la descendance n'a pas encore pu être étudiée systématiquement.

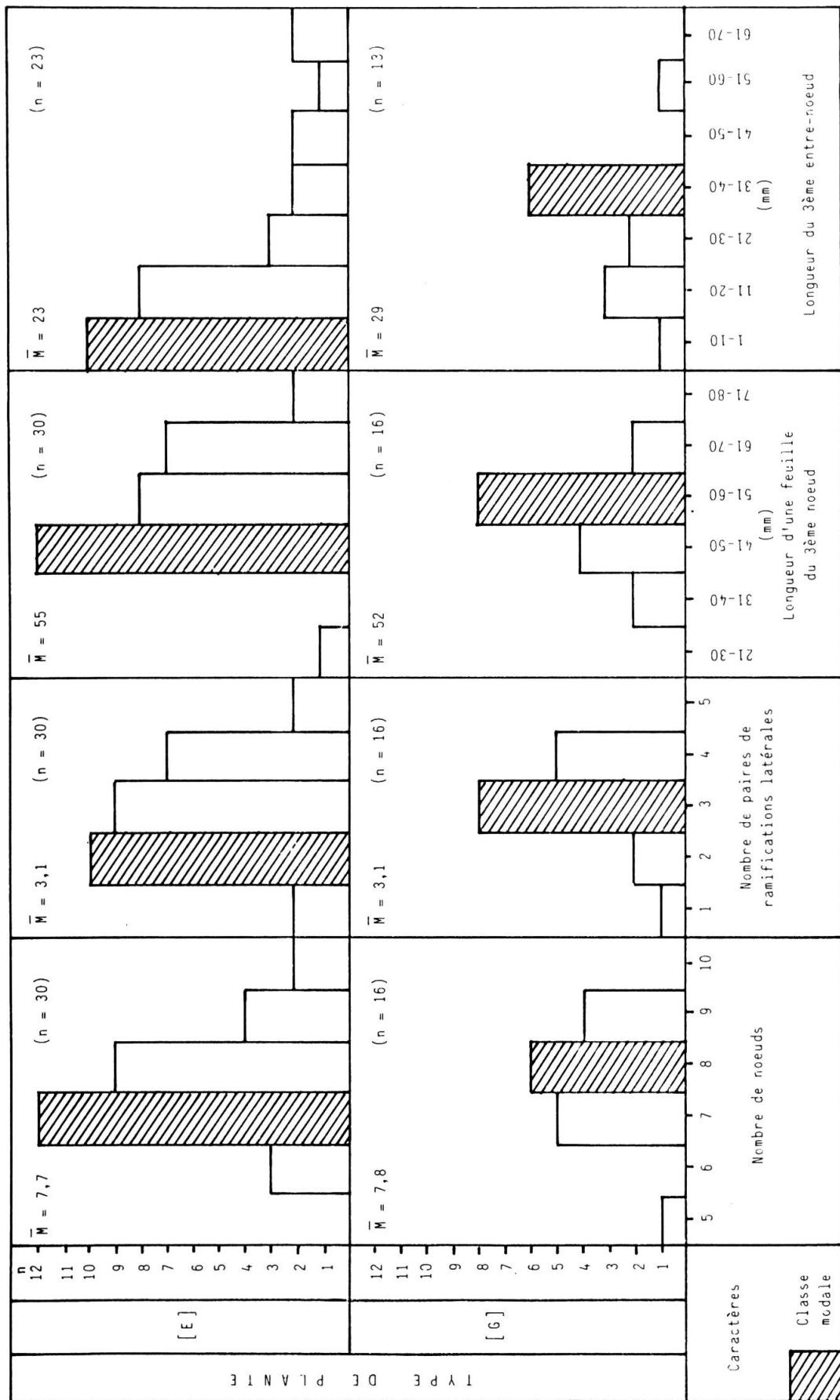


Tableau 4.—Comparaison de quatre caractéristiques végétatives entre plantes adultes de *Fedia cornucopiae*, les unes de morpho [E], les autres de morpho [G], et provenant de la mise en culture de fruits récoltés dans la même localité (Mathez 113).

& al., 1977b). Plus précisément, les auteurs démontrent que dans les populations naturelles étudiées, la fréquence des hétérozygotes est significativement supérieure à celle que l'on devrait observer dans l'hypothèse d'un équilibre des fréquences génotypiques en l'absence de sélection. A leur suite, CAREY & GANDERS (1980), en mesurant diverses caractéristiques végétatives expressives de la vigueur, trouvent enfin que, dans tous les cas, la moyenne est significativement supérieure chez les hétérozygotes. Ils en concluent que le polymorphisme est maintenu par la meilleure aptitude sélective des hétérozygotes au locus forme du fruit ou à un linkat marqué par ce locus. Par contre, les mêmes auteurs (1977a) ne parviennent pas à détecter un avantage de l'hétérozygote chez l'espèce voisine *Plectritis brachystemon*: chez cette dernière, l'autogamie prédominante maintient les hétérozygotes à une fréquence si faible que les auteurs n'ont pu travailler sur des échantillons de dimensions suffisantes. Il existe d'ailleurs des populations monomorphes des deux types, et la fréquence des homozygotes récessifs varie de 1 à 60% chez les populations dimorphes.

En dehors de la famille des Valérianacées, un autre cas bien étudié par JAIN & al. (1970) est celui de *Bromus mollis* L. Les auteurs concluent (p. 653 et 656) que l'avantage de l'hétérozygote ne peut jouer qu'un rôle négligeable dans le maintien d'un degré élevé de polymorphisme au locus contrôlant la pubescence des lemmes.

Chez *Fedia cornucopiae*, les essais préliminaires de comparaison de certains caractères végétatifs pendant le développement en culture (tableau 4) permettent de soupçonner un léger avantage de l'ensemble des plantes de phénotype [G], où les hétérozygotes sont majoritaires, mais le petit nombre d'individus testés interdit un traitement statistique des observations. Des recherches plus approfondies sont en cours en vue de déterminer dans quelle mesure l'avantage de l'hétérozygote peut réellement être invoqué dans le maintien du polymorphisme chez cette espèce. Les quelques exemples évoqués plus haut montrent cependant qu'un tel mécanisme n'est pas nécessairement universel ni seul en cause.

Dans le genre *Fedia*, plusieurs faits suggèrent de ne pas négliger l'éventualité de pressions sélectives différentielles agissant directement sur les différents types de fruits faisant l'objet du polymorphisme. En effet, tout laisse à penser qu'à chaque type correspondent des modalités propres — quoique encore bien mal connues — de dissémination (MATHEZ & XENA DE ENRECH, 1985). Ainsi, les deux espèces étudiées dans cette note manifestent une hétérocarpie non seulement morphologique mais fonctionnelle: quelle que soit sa morphé, chaque individu porte à la base de ses infrutescences des fruits qui ne tombent pas au sol, mais sont disséminés avec tout ou partie des axes aériens. Quant aux fruits caducs, ceux de la morphé [G] sont myrmécochores et présentent des elaiosomes importants (SERNANDER, 1906; BRESINSKY, 1963; ROTH, 1977; MATHEZ & XENA, 1985); on ignore cependant s'il existe ou non des préférences marquées des fourmis pour cette morphé: les premières observations de terrain ont montré qu'elles transportent les trois types de fruits caducs. Par ailleurs, plusieurs espèces de fourmis, et bien d'autres vecteurs (physiques: vent, pluie; biotiques: mammifères,...) sont certainement impliqués dans la dissémination. Une telle situation permet d'envisager des pressions de sélection subtiles et complexes de la part du milieu physique et biologique. La variété des moyens de dissémination offerte par ce polymorphisme (et renforcée chez *Fedia* par sa combinaison avec l'hétérocarpie) n'est-elle pas un caractère globalement adaptatif, sélectionné depuis longtemps déjà chez plusieurs genres de Valérianacées, et maintenu depuis lors? L'hypothèse est en tous cas séduisante et mérite qu'on s'y attarde davantage.

REMERCIEMENTS

Les auteurs souhaiteraient exprimer leur gratitude aux personnes, aussi bien du personnel de recherche que du personnel technique et administratif de l'Institut de botanique, dont la collaboration désintéressée a permis la réalisation des travaux de culture expérimentale présentés ici. Ils remercient également B. Dommée et le professeur G. Valdeyron (Centre d'études phytosociologiques et écologiques L. Emberger, C.N.R.S.) et le professeur M. Godron (Université des sciences et techniques du Languedoc) qui ont accepté de relire leur manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRESINSKY, A. (1963). Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der elaiosomen. *Bibliotheca Bot.* 126: 1-54.
 CAREY, K. & F. R. GANDERS (1980). Heterozygote advantage at the fruit wing locus in *Plectritis congesta* (Valerianaceae). *Evolution* 34(3): 601-607.

- DEMPSTER, L. T. (1958). Dimorphism in the fruits of *Plectritis*, and its taxonomic implications. *Brittonia* 10: 14-28.
- EGGERS-WARE, D. M. (1969). *A revision of Valerianella in North America*. PHD These Vanderbilt University, Nashville, Tennessee, U.S.A., 249 pp.
- ERNET, G. (1978). Fruit morphology and dispersal biology of *Valerianella* and *Fedia* (Valerianaceae). *Pl. Syst. Evol.* 130: 85-126.
- GANDERS, F. R., F. CAREY & A. J. F. GRIFFITHS (1977a). Outcrossing rates in natural populations of *Plectritis brachystemon* (Valerianaceae). *Canad. J. Bot.* 55: 2070-2074.
- GANDERS, F. R., F. CAREY & A. J. F. GRIFFITHS (1977b). Natural selection for a fruit dimorphism in *Plectritis congesta* (Valerianaceae). *Evol.* 31: 873-881.
- HUXLEY, J. (1955). Morphism and evolution. *Heredity* 9(1): 1-43.
- JAIN, S. K., D. R. MARSHALL & K. WU (1970). Genetic variability in natural populations of softchess (*Bromus mollis* L.). *Evol.* 24: 649-659.
- MATHEZ, J. (1984). Introduction à une révision du genre *Fedia* Gaertn. emend. Moench. *Mem. Soc. Brot.* XXVII: 125-175, 4 pl. fig. h.t.
- MATHEZ, J. & N. XENA DE ENRECH (1985). Heterocarpy, fruit polymorphism and discriminating dissemination in the genus *Fedia* (Valerianaceae). In: JACQUARD, P., G. HEIM & J. ANTONOVICS (Eds.), *Genetic differentiation and dispersal in plants*. Springer-Verlag, à paraître.
- MOREY, D. H. (1959). Changes in nomenclature in the genus *Plectritis*. *Contrib. Dudley Herb.* 5: 119-121.
- NIELSEN, S. D. (1949). Systematic studies in Valerianaceae. *Amer. Midl. Nat.* 42: 480-501.
- ROTH, I. (1977). *Fruits of angiosperms*. Gebrüder Bornträger, Berlin, 675 pp.
- SERNANDER, R. (1906). *Monographie der Europäischen Myrmekochoren*. R. Friedländer & Sons, Berlin, 410 pp.
- VIDAL, L. (1903). Contribution à l'anatomie des Valérianacées. *Ann. Univ. Grenoble* 15(3): 1-49.

Adresses des auteurs: J. M.: Laboratoire de systématique et d'écologie méditerranéennes, Institut de botanique, 163, rue A.-Broussonet, F-34000 Montpellier.

N. X. E.: Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias. Escuela de Biología, Departamento de Botánica, Apartado 21202, Caracas 1020, Venezuela.