

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)
Band: 33 (1958)

Artikel: Contribution à l'étude cytologique des genres Androsace et Gregoria
Autor: Favarger, Claude
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308019>

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: 23.01.2026

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

Contribution à l'étude cytologique des genres *Androsace* et *Gregoria*

Par CLAUDE FAVARGER

1. INTRODUCTION

Depuis quelques années, les phytogéographes commencent à s'intéresser aux études cytologiques, et dans des monographies régionales on voit figurer des listes de nombres chromosomiques. La récente étude de QUÉZEL (14) sur le peuplement végétal des Hautes montagnes de l'Afrique du Nord en est un exemple. Ce «signe des temps» nous paraît d'heureux augure, car si la spécialisation est utile pour le travail en profondeur, il est nécessaire parfois d'abattre les cloisons étanches qui séparent les domaines de recherches.

Comme les chorologistes travaillent avec des unités systématiques, ils ne peuvent être indifférents aux méthodes qui s'efforcent de mieux définir les taxa en les fondant non seulement sur la morphologie externe mais également sur le caryotype. D'autre part, bien des microtaxa (polyploïdes par exemple) ont une écologie propre, aussi le phytosociologue ne peut-il les ignorer. Sur un tableau de végétation par exemple, des taxa tels que: *Anthoxanthum alpinum*, *Cerastium arvense* ssp. *strictum* ou *Valeriana officinalis* ne revêtent pas la même signification qu'*Anthoxanthum odoratum*, *Cerastium arvense* ssp. *commune*, *Valeriana sambucifolia*.

Quant à l'épiontologie ou science de la genèse d'une flore, elle est tout naturellement tributaire des méthodes cytologiques et génétiques.

Certes, il subsiste dans le domaine de la cytologie appliquée bien des obscurités et il faut se garder des hypothèses prématurées. Le rôle de la polyploïdie par exemple est encore controversé. S'agit-il d'une réponse à un climat rigoureux ou dépend-elle avant tout de facteurs historiques? Seuls l'inventaire soigneux d'une flore peuplant un territoire défini et la comparaison de régions différant soit par le climat soit par les vicissitudes du passé apporteront une solution à cette importante question.

Notre éminent confrère, le Dr. W. LÜDI s'est toujours intéressé d'une façon active et brillante aux problèmes du passé botanique de notre pays. D'autre part, dans ses travaux, la flore et la végétation alpines tiennent une large place. C'est pourquoi nous avons pensé qu'il ne serait pas trop inopportun de lui offrir dans ce volume jubilaire une étude consacrée à la cytologie d'un groupe de végétaux orophiles. Ce travail fait partie de notre programme général d'étude, consacré à la genèse de la flore alpine. Comme c'est Mr. LÜDI lui-même qui a rédigé le chapitre des *Primulacées* dans le Vol. 5. III. de la flore d'Europe centrale de HEGI, nous espérons qu'il voudra bien accepter ce bouquet d'andro-

saces comme un hommage de notre admiration pour ses travaux et son activité scientifique.

Les nombres chromosomiques actuellement connus dans le genre *Androsace* sont peu nombreux et certaines numérations ont abouti à des résultats contradictoires. Voici un résumé des indications que nous avons trouvées dans TISCHLER (20 et 21), MELLE DELAY (5), DARLINGTON et JANAKI AMMAL (3), DARLINGTON et WYLIE (4), GUINOCHET et QUÉZEL (8).

| | <i>N</i> | <i>2N</i> | <i>Auteur</i> |
|--|--------------|---------------|------------------------------|
| <i>Androsace septentrionalis</i> | 10 | | { DAHLGREN MATTICK |
| <i>Androsace maxima</i> | | 58—60 | TITOVA |
| <i>Androsace alpina</i> | | { 36 24—32 | CHIARUGI MATTICK |
| <i>Androsace villosa</i> | | 72 | SOKOLOVSKAJA et STRELKOVA |
| <i>Androsace villosa</i> var. <i>subexscapa</i> | 10 | | GUINOCHET et QUÉZEL |

DARLINGTON et JANAKI AMMAL, puis DARLINGTON et WYLIE s'appuient sur ces quelques comptages pour attribuer au genre *Androsace* $x = 9$ et $x = 10$ (comme nombres de base). En 1954, nous avons nous-même publié les nombres suivants:

Androsace chamaejasme $n = 10$
Androsace obtusifolia $n = 18$

sans les appuyer sur des figures. Nous reviendrons tout à l'heure sur ces comptages.

On conviendra que pour un genre qui, d'après LEMÉE (10) compte 90 espèces, les données cytologiques sont rares et le chercheur n'a pas grand chose pour étayer ses premières observations. Outre les difficultés inhérentes à l'obtention ou à la culture d'un matériel haut-alpin, il existe comme nous le verrons, des raisons intrinsèques qui rendent les comptages assez délicats dans plusieurs espèces (chromosomes petits et manifestant une forte tendance à s'agglomérer ou à former des chaînes, graines germant avec difficulté).

2. MATERIEL ET METHODES

Plusieurs espèces ont été récoltées sur place, dans les Alpes ou le Jura et fixées tôt après, au laboratoire ou dans une station de montagne. D'autres, récoltées également en nature, ont été cultivées d'abord au

jardin botanique de Neuchâtel. Enfin, nous avons reçu divers matériaux de jardins botaniques, par voie d'échange. Ces espèces ont été soigneusement identifiées dans la plupart des cas. Certains lots de graines mis à germer en 1958 ne nous ont pas permis la vérification d'usage que nous nous proposons de faire par la suite; mais nous avons eu recours de préférence à des graines récoltées *e n n a t u r e* par les soins d'établissements offrant toute garantie scientifique. Nous exprimons à notre collègue Ch. BAEHNI, directeur du Conservatoire botanique de Genève, nos vifs remerciements pour l'amabilité avec laquelle il a mis à notre disposition les herbiers et la bibliothèque de son Institut. Grâce à lui, nous avons pu identifier nos espèces himalayennes¹. Nous remercions également les directeurs des jardins botaniques de Champex (Flore-Alpe), Genève, Grenoble (Lautaret), Innsbruck, Lausanne, Liverpool, Munich, St. Gall, Sofia et Toulouse, pour les graines qu'ils nous ont adressées. Enfin, c'est pour nous un agréable devoir de remercier le jardinier de notre Institut, Mr. P. CORREVON qui a su élever de graines et cultiver plusieurs espèces délicates avec un grand succès.

Nous avons utilisé les méristèmes des racines et les boutons floraux. La méthode classique des coupes avec coloration soit par la technique de FEULGEN, soit au violet-cristal donne dans certains cas de bons résultats (comptage à la méiose ou sur mitoses polliniques); mais la technique d'écrasement au carmin acétique nous a permis de résoudre bien des difficultés, surtout dans les espèces où les chromosomes tendent à former des chaînes aux métaphases I et II de la méiose, et sont très serrés dans les mitoses somatiques. Un mordantage s'est avéré indispensable pour colorer au carmin acétique le noyau des espèces à petits chromosomes. Pour ces dernières, aucune des techniques employées n'est absolument parfaite et il importe de confronter judicieusement les informations obtenues avec chacune d'entre elles.

3. OBSERVATIONS PERSONNELLES

Section Chamaejasme Koch.

Androsace villosa L.

1. *Matériel de la Dôle* (Jura vaudois. Alt. 1660 m.). Plantes récoltées par nous sur les pelouses culminales de la Dôle et cultivées au jardin botanique de Neuchâtel No. M 598. A la métaphase II, on compte facilement $n = 10$. (Fig. 1) Les chromosomes sont gros; le noyau, très chromatique, est réticulé, à polarité chromatique, sans

¹ Nos remerciements d'adressent aussi à M. G. BOCQUET qui a mis son temps et ses compétences à notre disposition avec beaucoup d'amabilité.

chromocentres ^{1a}. Des mitoses de pièces florales permettent de voir 20 chromosomes assez longs et épais.

2. **Matériel de Bulgarie.** Graines récoltées dans la chaîne du Pirin par les soins du jardin de l'académie bulgare des sciences à Sofia. Une seule graine a germé. Un écrasement de la racine dans du carmin acétique montre 20 chromosomes relativement longs et épais. Il semble y avoir une paire d'éléments à satellites (Fig. 2). Le noyau est réticulé, très chromatique, sans chromocentres.
3. **Matériel du jardin botanique de Munich** appartenant à la var. *arachnoidea*. Cette variété croît d'après PAX et KNUTH (13) dans les Carpathes orientales. Les graines ont germé complètement après un bref séjour à la lumière et au froid (probablement pas indispensable). Un «squash» (au carmin acétique) de plusieurs racines donne de nouveau $2n = 20$.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été compté pour la première fois par SOKOLOVSKAJA et STRELKOVA (17) en 1940. Ces auteurs ont trouvé $2n = 72$ sur des plantes du Caucase.

En 1931, L. EMBERGER a eu le mérite de découvrir l'androsace vil-
leuse dans le Grand Atlas. D'après EMBERGER et MAIRE, il s'agit d'une
variété spéciale que ces savants ont baptisée var. *subexcapa* Emb. et
Maire. GUINOCHET et QUÉZEL (1954) ont étudié le caryotype de cette
plante et ont trouvé $n = 10$. Ces auteurs constatent que la «var. *typica*
des montagnes d'Europe, représente un aneuploïde de la var. *subexcapa*
nord-africaine, qui dès lors apparaît comme un type primitif ²». Nous
ne doutons pas que la variété nordafricaine ne soit un type primitif,
mais nos observations montrent que les populations d'Europe ne dif-
fèrent point par leur caryotype de la variété nord-africaine. Elles ont
un nombre bas et sont «primitives» elles aussi sous ce rapport. Cela est
vrai, d'après nos études non seulement des plantes du Jura, mais de
celles des montagnes du Pirin en Bulgarie. D'autre part, BONNET (in
litteris) nous a affirmé avoir compté $n = 10$ sur des plantes des Pyré-
nées, du Ventoux et du Vercors (travail en cours de publication). Dès
lors, il n'y a guère de doute qu'*A. villosa* qui en Europe possède une
aire disjointe avec prolongement inattendu dans l'Atlas est diploïde
dans toutes les montagnes d'Europe. Le comptage des auteurs russes

^{1a} Le noyau est plus granuleux que filamenteux, mais tous les grains sont également chromatiques (coloration de Feulgen).

² Dans la note en question, GUINOCHET et QUÉZEL laissent supposer que les caryo-
types des *A. helvetica*, *obtusifolia*, *carnea*, *lactea*, etc. sont connus. En réalité et
comme ces auteurs nous l'ont confirmé par lettre, il s'agit d'une mauvaise inter-
prétation de l'ouvrage de TISCHLER où la barre en face d'un nom d'espèce ne
remplace pas les guillemets. Mais il faut convenir que TISCHLER ne l'a précisé
nulle part.

précités se rapporte uniquement au Caucase. Le nombre «aneuploïde» $n = 36$ est d'ailleurs assez bizarre pour cette espèce; nous y reviendrons.

A. chamaejasme Wulfen em. Host

Matériel récolté le 23. VI. 1953 dans une prairie subalpine au bord de l'Ova del Fuorn, à Buffalora (Basse-Engadine. Alt. 1970 m.) et fixé le soir même au laboratoire d'Il Fuorn. Sur des mitoses appartenant aux pièces florales, on compte $2n = 20$ (Fig. 3). Les chromosomes sont assez longs et épais, et les plaques équatoriales étant serrées, ils sont souvent contournés sur eux-mêmes. Le noyau coloré par la méthode de FEULGEN est réticulé, sans chromocentres et fortement chromatique. Structure du noyau, nombre et aspect des chromosomes sont très semblables à ceux d'*A. villosa*. Enfin, quelques images de méiose ont été observées; bien que la fixation n'ait pas été parfaite, nous avons pu compter $n = 10$ à l'intercinèse (stade à 2 noyaux. Fig. 4).

En conclusion, et comme nous l'avions publié en 1954 dans une note préliminaire (6) *Androsace chamaejasme* possède $n = 10$. Il est intéressant de souligner que les deux espèces, *A. villosa* et *A. chamaejasme*, considérées récemment par MERXMÜLLER (12) comme un couple d'espèces vicariantes, ont, dans nos Alpes, le même nombre chromosomique. L'analogie porte aussi sur la taille des chromosomes et la structure du noyau. Comme l'origine (= Entwicklungszentrum) de la section *Chamaejasme* paraît être l'Himalaya, il nous a semblé intéressant d'étudier aussi quelques espèces endémiques de cette chaîne de montagnes.

A. mucronifolia Watt.

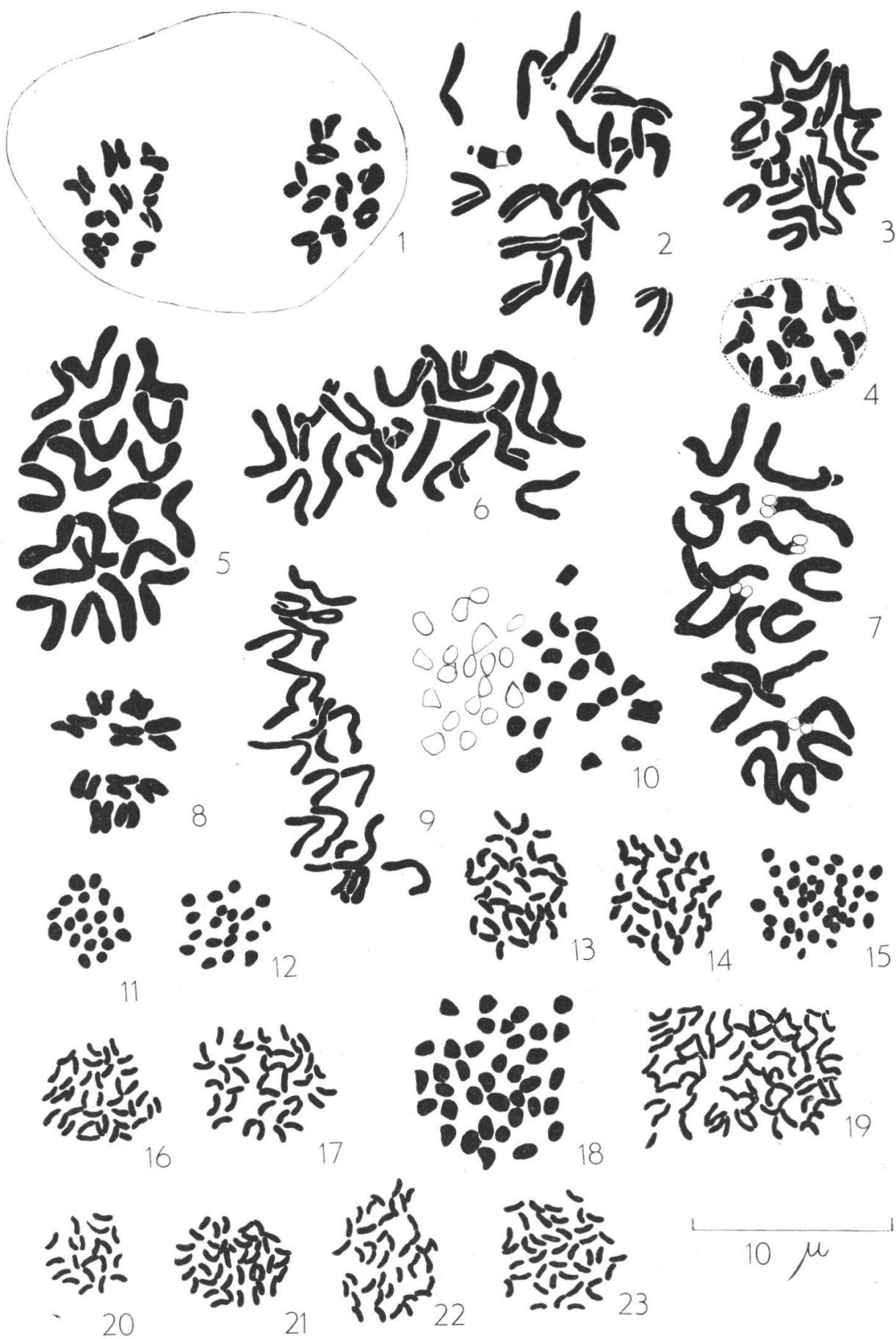
Plante cultivée au jardin botanique de Neuchâtel (No. 1000) et reçue du Dr. LEMPERG (Hatzendorf). Un «squash» au carmin acétique de boutons floraux permet de compter $2n = 20$ (Fig. 5) dans les cellules somatiques des pièces florales.

A. sempervivoides Jacquem.

Plante cultivée au jardin botanique de Neuchâtel (No. 56/677) et reçue du jardin botanique de Genève. Colorées par la même technique, les pièces florales montrent $2n = 20$ dans des mitoses somatiques (Fig. 6). Le noyau est réticulé et offre une tendance à la polarité chromatique. Ces deux dernières espèces sont très voisines. D'après PAX et KNUTH (op. cit.) elles habitent le nord-ouest de l'Himalaya et vivent à des altitudes de 3 à 4000 m.

A. primuloides Duby

Plante cultivée au jardin botanique de Neuchâtel (No. 541) et reçue du jardin botanique de Lausanne sous le nom erroné de *A. sarmentosa*



Explication des figures

1. *Androsace villosa* (La Dôle) Métaphase II. E.
2. *Androsace villosa* (Pirin) Métaphase somatique E.
3. *Androsace chamaejasme* (Buffalora) Métaphase somatique C.
4. *Androsace chamaejasme* (Buffalora) Intercinèse C.
5. *Androsace mucronifolia* Métaphase somatique E.
6. *Androsace sempervivoides* Métaphase somatique E.
7. *Androsace primuloides* Métaphase somatique E.
8. *Androsace primuloides* Anaphase I (un des groupes anaphasiques) E.
9. *Androsace strigillosa* Anaphase somatique E.
10. *Androsace obtusifolia* (*Albula*) Anaphase I. E.
11. *Androsace obtusifolia* (*Albula*) Métaphase I. C.
12. *Androsace carnea* var. *halleri* Métaphase I. C.
13. *Androsace carnea* var. *halleri* (Besse) Métaphase somatique E.
14. *Androsace carnea* var. *typica* (Val d'Hérémence) Métaphase somatique E.
15. *Androsace carnea* var. *brigantiaca* (Lautaret) Métaphase I. C.
16. *Androsace carnea* var. *brigantiaca* (J. bot. Innsbruck) Mitose pollinique C.
17. *Androsace hedraeantha* Métaphase somatique E.
18. *Androsace lactea* (Gantrisch) Anaphase I. E.
19. *Androsace lactea* (Tatra) Métaphase somatique C.
20. *Androsace brevis* (San Jorio) Mitose pollinique C.
21. *Androsace alpina* (Val Muragl) Métaphase somatique C.
22. *Androsace helvetica* (Piz Padella) Métaphase somatique C.
23. *Gregoria vitaliana* (Simplon) Métaphase somatique E.

C = technique des coupes microtomiques (coloration Feulgen ou Violet cristal)

E = technique d'écrasement au carmin acétique.

var. *watkinsii*. On compte facilement $2n = 20$ dans les mitoses des pièces florales (Fig. 7). La plante étudiée offre des fleurs d'un rose vif, ce qui ne cadre pas avec la description de PAX et KNUTH (corollae carneae). Il s'agit peut-être d'un hybride ou d'un mutant horticole. Aussi avons-nous fixé encore du matériel d'une plante à fleurs rose pâle cultivée depuis plus de 10 ans au jardin botanique de Neuchâtel. A la méiose (anaphase I et intercinèse: Fig. 8) on observe 10 chromosomes assez gros. *A. primuloides* habite le N-W de l'Himalaya³.

A. strigillosa Franch.

Graines reçues du jardin botanique de Liverpool. Elles ont germé facilement et nous avons pratiqué des «squashes» au carmin acétique sur les méristèmes radiculaires. Aussi bien à l'anaphase qu'à la métaphase (Fig. 9), on compte $2n = 20$. Les chromosomes assez longs et épais offrent une constriction médiane ou submédiane souvent très nette. Le noyau est réticulé à euréticulé sans chromocentres. L'espèce est originaire du Sikkim.

³ Nos échantillons ont été trouvés conformes à ceux de l'herbier du Prodrôme (p. ex. JACQUEMONT No. 548) examinés à Genève. Par contre, *A. sarmentosa* Wall. var. *watkinsii* Hook. f. (p. ex. Wallich No. 614 et 614a) est une plante différente, qui possède des bractées petites, égales et linéaires. Dans les jardins botaniques, nous avons l'impression que l'*A. primuloides* figure souvent sous le nom d'*A. sarmentosa*.

En résumé, les espèces ci-dessus appartenant à la section *Chamaejasme* forment un groupe caryologiquement homogène. Elles ont $2n = 20$, les chromosomes y sont relativement longs et épais, le noyau au repos porte un réseau dense et homogène très chromophile. Leur étude cytologique est facile par le moyen des squashes au carmin acétique. Or toutes ces espèces ont la scape et les pédoncules pourvus de longs poils mous, terminés parfois par des glandes (ainsi chez *A. mucronifolia* et *sempervivoides*). Nous serions tenté d'en faire une sous-section. Il y a cependant une exception: la plante à $2n = 72$ d'*A. villosa* étudiée au Caucase par SOKOLOVSKAJA et STRELKOVA. Malheureusement les auteurs russes n'ont pas à notre connaissance publié de dessin, ni de précisions sur l'identité de la plante étudiée par eux.

Les espèces qui suivent sont plus difficiles à étudier, parce que leurs chromosomes sont petits et que les plaques équatoriales sont serrées. Nous avons dû faire un nombre considérable de préparations au moyen des techniques indiquées ci-dessus, pour parvenir enfin à un résultat.

A. obtusifolia All.

1. Matériel de l'Engadine. Plantes récoltées le 21. VI. 1953 dans une combe à neige au col de Murtèr (Parc national) et fixées au laboratoire d'Il Fuorn. Nous avons publié en 1954 $n = 18$ d'après nos observations sur ce matériel, mais en reprenant nos préparations pour les dessiner, nous devons convenir qu'elles n'étaient pas très satisfaisantes. En effet, elles offrent presque toujours des métaphases II et par suite d'un phénomène d'association secondaire fréquent chez les polyploïdes, certains chromosomes y forment des chaînes difficiles à interpréter. Sur de nouvelles clorations du même matériel, nous comptons plutôt $n = 19$, et nous pensons qu'en 1954, nous nous sommes laissé influencer par le comptage de CHIARUGI ($n = 18$ sur *Aretia alpina*) dans l'interprétation des figures observées, dont aucune, nous le répétons, n'est parfaite. A la lumière de ce qui sera dit ci-dessous, nous admettons que nous nous sommes trompé dans notre note antérieure et qu'*A. obtusifolia* de la Basse-Engadine a $n = 19$.

2. Matériel de l'Albula. Graines récoltées au col de l'Albula à environ 2000 m. en septembre 1955. Semées au jardin botanique, elles ont donné naissance à plusieurs plantes portant le No. M. 1009. Des squashes au carmin acétique effectués au moins d'avril 58 sur les très jeunes boutons de ces plantes, montrent sans aucune discussion possible $n = 19$. Le stade que nous avons choisi de préférence est l'anaphase I. Un écrasement modéré permet la séparation complète des chromosomes sans que les contenus de cellules voisines se mélangent. La Fig. 10 re-

produit une image où les deux groupes anaphasiques sont visibles à la fois quoique sur des plans distincts et offrent chacun 19 chromosomes. Comme le nombre 19 est assez inattendu chez une androsace et n'a jamais été compté jusqu'ici dans les Primulacées, nous avons entrepris de le vérifier sur des coupes de boutons du matériel de l'Albula, colorées par la méthode de FEULGEN. Les métaphases I. présentent toutes 19 chromosomes comme le révèle la fig. 11, qui reproduit une plaque très claire. Les chromosomes les plus gros (3 ou 4) sont situés à la périphérie. Un élément particulièrement gros est visible sur toutes les plaques. Il est toujours situé sur le bord. Les chromosomes méiotiques sont beaucoup plus petits que dans les espèces précédentes et il en est de même des chromosomes somatiques, comme l'ont montré les squashes de racines et de boutons floraux ⁴. Le noyau au repos est peu chromatique, semi-réticulé et présente un petit nombre de chromocentres. Certains sont très peu visibles; en revanche, il existe des chromocentres paranucléolaires très nets. Aux stades synzyses et pachytène, il y a toujours un corpuscule FEULGEN-positif au contact du nucléole. Le comportement très intéressant des chromocentres paranucléolaires sort du cadre de ce travail, signalons seulement qu'il en existe quatre en général dans les cellules somatiques, deux dans les microspores. Ce fait est évidemment une preuve de polyploïdie.

A. carnea L.

Dès 1957, nous nous sommes aperçu que les matériaux assez nombreux de cette espèce que nous avons en culture à Neuchâtel appartenaient à deux races chromosomiques différentes. Nous commencerons par décrire nos observations sur la race à nombre chromosomique inférieur.

1. *Matériel de la var. halleri* L. Graines reçues du jardin botanique de Munich; plantes cultivées à Neuchâtel (No. M. 372). Cette grande, d'un rose vif. Sur quelques métaphases I (coupes colorées par grandes, d'un rose vif. Sur quelques métaphases I (coupes colorées par la méthode de FEULGEN) on compte $n = 19$ (Fig. 12). Les chromosomes ont à peu près les mêmes dimensions que dans l'espèce précédente. Le noyau au repos est semi-réticulé. Il porte un nombre plus élevé de chromocentres. Il y a des chromocentres paranucléolaires et un corpuscule FEULGEN-positif adhère au nucléole aux stades synzyses et pachytène.

Traités par la technique d'écrasement, les boutons floraux de cette variété n'ont pas permis de faire des comptages précis. Il y a une vingtaine de chromosomes à la méiose; les mitoses des pièces florales donnent $2n = 38-40$.

⁴ Ces squashes n'ont pas permis de faire un comptage tout à fait précis à la mitose, mais révèlent un nombre $2n$ supérieur à 36 (36—37, 37, 38—39).

2. Matériel de Besse en Chandesse (Massif central). Graines récoltées par les soins du jardin botanique de Strasbourg (Legit Mme CHAMPAGNAT). Plantes cultivées au jardin botanique de Neuchâtel à partir de ces graines (No. M. 919). Un squash au carmin acétique permet de compter $2n = 38$ dans une mitose des pièces florales (Fig. 13). D'après ROUY et FOUCAUD (15) les plantes du Puy de Dôme et du Cantal appartiendraient à une sous-espèce distincte: *A. carnea* ssp. *rosea* Jord. et Fourr. Cependant PAX et KNUTH, réunissent cette dernière à la var. *halleri* L. (Lüdi) (op. cit) pense que les sippes de l'Auvergne et des Vosges sont très proches et méritent tout au plus le nom de formes. L'examen des plantes en culture chez nous confirme entièrement l'opinion de ces derniers auteurs⁵.

3. Matériel du Pic du Midi. Origine des graines: Pic du Midi (Pyrénées) 2600 m. récoltées par les soins du jardin botanique de Toulouse; plante en culture à Neuchâtel (No. 709). Cette plante aux très petites rosettes, à scape raccourcie, répond à la description de la var. *laggeri* Huet du Pavillon. Des mitoses somatiques donnent après écrasement des boutons au carmin acétique $2n = 36-40$. Sur une plaque équatoriale, on distingue 39 à 40 chromosomes et 4 fragments ou satellites.

4. Matériel du Mt. Gauthier. Plante récoltée par nous dans un pâturage avec buissons de genévriers et de rhododendrons entre Nax et le Mt. Gauthier (Valais) à l'altitude de 2300 m. et cultivée au jardin botanique (No. 57/1044). Des squashes de boutons floraux ont permis de compter $2n = 38-40-41$ sur des mitoses somatiques. Il est possible que deux chromosomes aient été dédoublés en leurs chromatides par l'écrasement.

5. Matériel du val d'Héremence. Plante récoltée par P. CORREVON, au voisinage du lac artificiel de la Dixence (alt. 2000 m.) et cultivée au jardin botanique (No. 57/796). Sur des mitoses de pièces florales, on compte en général $2n = 38$ (Fig. 14) parfois un peu plus, soit 39 ou 40 chromosomes, mais il est possible que l'écrasement ait dédoublé un ou deux chromosomes en leurs chromatides.

6. Matériel de Zermatt. Graines récoltées au-dessus de ce village en 1957 et mises à germer en laboratoire. Une seule graine a germé. Sur une mitose du méristème radiculaire, on compte $2n = 36$. Il y a probablement des superpositions et le nombre exact est 38.

Les plantes 4,5 et 6 appartiennent à la var. *typica* (Knuth) Lüdi. En résumé, les var. *typica*, *halleri* (y compris *rosea*) et *laggeri* d'*A. carnea*

⁵ Quelques minimes différences ont été observées. Mais elles peuvent tenir à l'âge des plantes (celles de Besse ont fleuri pour la première fois en 58) ou aux conditions de culture: les plantes de Besse n'ayant pas toutes germé en 57 ont été maintenues plus longtemps sous chassiss (fleurs un peu plus grandes, rosettes à feuilles inférieures plus longues et plus ou moins appliquées au sol).

qui à elles trois couvrent la plus grande partie du territoire occupé par l'espèce offrent le nombre chromosomique $n = 19$ qui est celui d'*A. obtusifolia*. Les quelques divergences observées par rapport à $n = 19$ ou $2n = 38$ ne représentent pas pour nous des phénomènes d'aneuploïdie. Elles sont dues à des imperfections techniques, car il s'agit ainsi que nous l'avons signalé ci-dessus d'un matériel cytologique difficile. Nous basant sur le matériel qui nous a donné les résultats les plus clairs (var. *halleri*) nous nous croyons autorisé à conclure que $n = 19$ est bien le nombre gamétique que présente cette espèce dans la plus grande partie de son aire.

7. Matériel du Lautaret. Graines reçues en 1954 et 1955 de l'Institut botanique alpin du Lautaret sous le nom: *A. carnea* (s. lat.) récoltées dans la région du Lautaret ou le département des Hautes-Alpes. Plantes cultivées à Neuchâtel (No. M. 210 et M. 145). Ces plantes nous paraissent appartenir à la var. *brigantiaca* Car. et St. Lag. Elles se signalent en effet par leurs feuilles à bord plus ou moins denté et par leurs fleurs de couleur très pâle, presque blanche.

A la métaphase I de la méiose, nous avons compté plusieurs fois $n = 39$ (Fig. 15). Les chromosomes sont dans l'ensemble un peu plus petits que dans la var. *halleri*. Un «squash» de boutons floraux permet de voir $2n =$ env. 79—81 chromosomes dans une cellule du tapis, et sur une métaphase I, très dispersée par l'écrasement on observe 38 à 40 gemini. Il n'est pas exclu qu'un bivalent appartienne à une autre cellule.

8. Matériel du jardin botanique d'Innsbruck. Plantes cultivées à Neuchâtel (No. 57/187) et appartenant à la var. *brigantiaca* Car. et St. Lag. Sur des métaphases II, on compte un nombre de chromosomes compris entre 35 et 40. Les plaques sont difficiles à interpréter à cause de phénomènes d'association secondaire. En revanche, sur deux mitoses polliniques, nous avons trouvé à nouveau $n = 39$ (Fig. 16).

9. Matériel du jardin botanique de Lausanne. Plantes cultivées à Neuchâtel (No. 57/613) et appartenant à la var. *brigantiaca* Car. et St. Lag. Aucun comptage précis n'a été possible, mais des squashes révèlent le même degré de polyploïdie ($2n$ environ 70).

Ainsi toutes les plantes appartenant à la var. *brigantiaca* sont des polyploïdes élevés possédant vraisemblablement $n = 39$. Ce nombre est assez inattendu. De deux choses l'une: ou bien le nombre gamétique est en réalité $n = 38$ et la var. *brigantiaca* est un euploïde possédant deux fois plus de chromosomes que les autres variétés d'*A. carnea*. Ou bien le nombre est $n = 39$ et il faut tâcher de l'expliquer.

Faisons remarquer tout d'abord que le nombre $n = 39$ nous paraît assuré, encore que dans un matériel aussi difficile, on ne soit jamais

absolument certain de ne pas commettre d'erreur. Le fait que dans des plantes de provenances différentes et sur des stades différents (mitoses polliniques et métaphases I) nous ayons compté 39 chromosomes nous semble assez convaincant. Dès lors on peut songer à une allopolyploïdie. La var. *brigantiaca* pourrait être un amphidiploïde de *A. carnea* var. *typica* ($N = 19$) avec une espèce possédant $n = 20$. Or nous verrons ci-dessous que certaines espèces d'androsaces (Section *Aretia*) ont $n = 20$.

Nous sommes aussi très frappé du fait que les feuilles, dans la var. *brigantiaca* sont invariablement *dentées*⁶ et nous nous demandons si l'autre parent ne serait pas une espèce de la section *Andraspis*. L'*A. septentrionalis* ne peut entrer en ligne de compte puisqu'elle a $n = 10$. Mais il existe dans les Alpes françaises, une curieuse espèce endémique, c'est l'*A. chaixi*. L'aire très restreinte de cette espèce est comprise, d'après les cartes de distribution de W. LÜDI, à l'intérieur de celle d'*A. carnea* et d'après ROUY et FOUCAUD, la var. *brigantiaca* est signalée au col d'Allous de même qu'*A. chaixi*. Certes une telle hypothèse est très hardie, car *A. chaixi* appartient à une autre section du genre que *A. carnea* dont elle s'éloigne par des caractères substantiels tels que la longueur des pédoncules et surtout la biologie (espèce annuelle ou bisannuelle). Un caractère toutefois concorde: la dimension et l'aspect des graines. Les graines d'*A. chaixi* sont très semblables à celles d'*A. carnea*, très différentes par contre de celles d'*A. septentrionalis* qui sont beaucoup plus petites.

Nous avons essayé de déterminer le nombre chromosomique d'*A. chaixi*. Des squashes pratiqués sur des racines de plantules en germination n'ont malheureusement pas donné de résultat précis. Une chose est certaine, *A. chaixi* possède un nombre zygotique ($2n$) supérieur à 30 et par conséquent s'éloigne par là d'*A. septentrionalis*. Ce résultat partiel mérite d'être souligné, puisque *A. chaixi* a été subordonné autrefois à *A. septentrionalis*⁷.

La question de l'origine de l'*A. chaixi* et celle de la var. *brigantiaca* d'*A. carnea*, restent pendantes. Elles feront l'objet de nouvelles recherches.

A. hedraeantha. Griseb.

Cette espèce des Balkans est d'après LÜDI, apparentée à *A. carnea*. Graines reçues du jardin botanique de Genève. Les racines de quelques germinations ont été soumises à la technique d'écrasement au carmin

⁶ Nous avons observé des feuilles à bord denté chez *A. hedraeantha* cultivé au jardin botanique de Genève. Dès lors, on peut se demander s'il ne s'agirait pas d'un caractère récessif chez *A. carnea*, qui serait susceptible de réapparaître chez les polyploïdes (var. *brigantiaca*).

⁷ On l'a rapproché actuellement d'*A. lactiflora*, espèce nord-asiatique.

acétique. Sur une métaphase, nous avons compté $2n = 38$ (Fig. 16)⁸. Le nombre somatique est sans doute ici 38, comme chez *A. obtusifolia* et *carnea*.

A. lactea L.

Le matériel de cette espèce est d'une étude particulièrement difficile.

1. Matériel du Gantrisch (Préalpes bernoises). Plantes cultivées au jardin botanique (M 156). Les racines de graines en germination soumises aussi bien à la technique d'écrasement qu'à celle des coupes ne nous ont pas permis de faire des comptages tout à fait concordants. Les meilleures plaques équatoriales montrent 75 chromosomes. Ce nombre peut être interprété avec autant de probabilité comme $2n = 76$ ou $2n = 74$. Des squashes pratiqués sur des boutons floraux permettent d'observer des mitoses dans des cellules somatiques. Là encore, nous trouvons $2n = 74$ à 76 (plus exactement 75). A l'anaphase I de la méiose, on compte 36 à 38 chromosomes. Une image très nette donne $n = 37$, mais il n'est pas exclu qu'il y ait quelque superposition (Fig. 18).

2. Matériel de l'Ochsen (Préalpes bernoises). Plantes cultivées au jardin botanique (No. M. 249). A la méiose (technique d'écrasement) on compte 36 à 37 bivalents (diacinèse ou métaphase I).

3. Matériel des Tatra. Graines reçues de l'Institut alpin du Lautaret, récoltées sur des plantes originaires des Tatra. Des coupes pratiquées sur des racines de jeunes plantules donnent à nouveau $2n = 75-76$ (Fig. 19).

4. Matériel de Chasseral (Jura neuchâtelois). Boutons floraux récoltés en 1948 sur l'arête de Chasseral (altitude 1590 m. env.). Ce matériel, mal fixé, permet uniquement d'apprécier l'ordre de grandeur. Il y a une trentaine de chromosomes à la méiose. La taille des chromosomes méiotiques (matériel du Gantrisch) est comparable à celle observée chez *A. obtusifolia*. Le noyau au repos, semi-réticulé, porte un nombre variable de chromocentres en général peu nets. Il existe en revanche des chromocentres paranucléolaires très chromophiles et un corpuscule FEULGEN positif adhère au nucléole aux stades synzysis et pachytène.

En résumé, *A. lactea* est une espèce hautement polyploïde et possédant le même nombre chromosomique dans les diverses régions de son aire très morcelée. Le nombre qui nous paraît le plus probable est $n = 38$, (euploïde avec $x = 19$ comme nombre de base) mais il n'est pas complètement exclu que ce soit $n = 37$; dans ce cas, le nombre gamétique primitif $n = 38$ aurait subi une diminution au cours de l'évolu-

⁸Une autre métaphase donne $2n = 39$ mais un chromosome du bord de la plaque a été très vraisemblablement dédoublé en ses deux chromatides.

tion, soit par fragmentation et fusion, soit parce qu'une paire de chromosomes en retard à la métaphase («lagging») aurait été éliminée des gamètes.

Section Aretia (L.) Koch.

Androsace brevis (Hegetschw.).

Plantes et graines récoltées au Passo di San Jorio (Tessin) et cultivées au jardin botanique. Sur une mitose de jeune racine (coloration au violet cristal), on compte $2n = 40$. Sur plusieurs très bonnes mitoses polliniques (coloration au FEULGEN), on aperçoit 20 chromosomes (Fig. 20). L'examen des prophases semble montrer qu'il y a un élément à satellite. Les chromosomes sont de petite taille. Le noyau est semi-réticulé et porte quelques chromocentres; il y a des chromocentres paranucléolaires⁹.

Androsace alpina (L.) Lam.

Boutons floraux récoltés dans un éboulis siliceux (*Oxyrietum digyna*) à 2600 m. au fond du Val Muragl (Engadine) le 27 juillet 1950. L'époque étant trop tardive pour la méiose, nous avons pu tout de même observer quelques mitoses somatiques. Bien que les plaques équatoriales soient en général serrées, elles permettent de dénombrer 37 à 40 chromosomes. La plus claire montre indiscutablement $2n = 40$ (Fig. 21). La structure du noyau concorde avec celle de l'espèce précédente. Il y a également des chromocentres paranucléolaires.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été déterminé par CHIARUGI (1) qui a compté $2n = 36$ et par Mme MATTICK: $2n = 24$ à 32 (ds TISCHLER). Nos observations ne permettent pas de confirmer ces nombres. Il y a peut-être des races chromosomiques dans cette espèce. Mais le fait qu'*A. alpina* est très voisin d'*A. brevis* et que cette dernière a $2n = 40$ prouve que ce nombre est bien le nombre normal d'*A. alpina*.

Androsace helvetica (L.) All.

1. *Matériel du Piz Padella*. Graines récoltées par les soins du jardin botanique de St. Gall. Les mitoses de racines montrent $2n = 40$ (Fig. 22).

2. *Matériel du Madrisahorn*. Graines récoltées par les soins du jardin botanique de St. Gall. Sur une mitose de racine, nous avons compté $2n = 38-39$. Sans doute le nombre est-il également ici $2n =$

⁹ Des graines reçues du jardin botanique de Champex, sous le nom d'*A. charpentieri*, ont permis de faire des squashes sur les jeunes racines. Les comptages n'ont pu être absolument précis. $2n = 38-39$. Le nombre est probablement ici aussi $2n = 40$.

40 et il y a une ou deux superpositions (ou chromosomes arrachés par le rasoir).

En résumé, les 3 espèces de la Section *Aretia* que nous avons examinées ont $n = 20$. Taille des chromosomes, structure du noyau, présence de chromocentres paranucléolaires, tous ces caractères coïncident avec ceux observés dans les espèces européennes de la Section *Chamaejasme* (*A. obtusifolia*, *carnea* et *lactea*).

Nous avons pensé qu'il serait de quelque intérêt de reprendre l'étude du *Gregoria vitaliana* (L.) Duby (= *Vitaliana primuliflora* Bertol.) à cause de ses affinités avec le genre *Androsace* (cette espèce a été placée dans le «genre» *Aretia*). Son nombre chromosomique a été déterminé une seule fois par Chiarugi (1) sur du matériel de la Forcella Padòn (Alpes tridentino-vénitiennes). Ce savant a compté $2n = 36$. Nous avons examiné des mitoses somatiques sur des squashes de boutons floraux d'un matériel en culture au jardin botanique de Neuchâtel et venant du Faulhorn (Simplon) (No. M. 716). Or sur plusieurs plaques, nous avons dénombré $2n = 40$. L'une d'entre elles, particulièrement nette est reproduite par la Fig. 23. Taille des chromosomes et aspect du noyau concordent avec ceux de la section *Aretia*. Chose intéressante, un autre bouton floral offre des cellules à nombre plus élevé de chromosomes ($2n =$ env. 74, probablement 80). Sans doute s'agit-il d'un individu isolé. Il conviendra toutefois d'étudier sur place les populations de *Gregoria* de la région du Simplon.

4. CONSIDERATIONS GENERALES

Nous avons déterminé le nombre chromosomique des espèces suivantes ¹⁰:

| | <i>N</i> |
|--|---|
| <i>Androsace villosa</i> | 10 |
| <i>Androsace Chamaejasme</i> | 10* (cf. FAVARGER 1954) |
| <i>Androsace mucronifolia</i> | 10* |
| <i>Androsace sempervivoides</i> | 10* |
| <i>Androsace primuloides</i> | 10* |
| <i>Androsace strigillosa</i> | 10* |
| <i>Androsace obtusifolia</i> | 19* (Ce nombre corrige celui publié par FAVARGER en 1954) |
| <i>Androsace carnea</i> (var. <i>typica</i> , <i>halleri</i> , <i>laggeri</i>) | 19* |

¹⁰ L'astérisque après un nombre signifie que nous sommes à notre connaissance le premier à l'avoir déterminé. Les nombres indiqués sur le tableau sont les nombres gamétiques. Dans certains cas, ils ont été calculés d'après le nombre somatique. Le lecteur voudra bien se reporter au texte.

| | |
|---|---|
| <i>Androsace carnea</i> var. <i>brigantiaca</i> | 39* |
| <i>Androsace lactea</i> | 37—38* |
| <i>Androsace hedraeantha</i> | 19* |
| <i>Androsace brevis</i> | 20* |
| <i>Androsace alpina</i> | 20 |
| <i>Androsace helvetica</i> | 20* |
| <i>Gregoria vitaliana</i> | 20 et env. 40 |
| <i>Androsace chaixi</i> | 2 n > 30* |
| <i>Androsace septentrionalis</i> | n = 10 (matériel du jardin botanique de Genève) |

De notre travail encore très fragmentaire mais qui représente toutefois la première étude cytologique centrée sur le genre *Androsace*, se dégagent un certain nombre de faits bien établis. D'autres demandent encore confirmation. Enfin, nos résultats, dont quelques-uns sont assez inattendus, jettent un jour nouveau sur la taxinomie et la phylogénie de ce genre d'orophytes et soulèvent des problèmes qu'il sera fort intéressant de résoudre.

Données acquises.

a) La section *Chamaejasme* se montre hétérogène au point de vue cytologique. Dans un premier groupe d'espèces, le nombre gamétique est $n = 10$, les chromosomes sont longs et le noyau réticulé sans chromocentres ^{10a}. Or toutes ces espèces sont himalayennes, sauf *A. villosa* et *chamaejasme* qui ont une aire géographique très vaste mais sont certainement issues des montagnes de l'Asie (cf. KULCZYNSKI ¹¹). Elles possèdent toutes une villosité plus ou moins prononcée et ne portent pas de poils étoilés. Dans un second groupe, comprenant des orophytes strictement européens (*A. hedraeantha*, *carnea*, *obtusifolia*) le nombre gamétique est $n = 19$, les chromosomes sont courts et le noyau semi-réticulé à chromocentres. Il y a toujours des chromocentres paranucléolaires. *A. lactea* appartient certainement à ce groupe et représente un polyploïde à $n = 38$ ou 37 (perte éventuelle d'un chromosome). Ces espèces possèdent toutes des poils étoilés, caractère qu'elles partagent avec les espèces de la section *Aretia*. Même *A. lactea* qui est presque entièrement glabre, offre à l'extrémité des feuilles quelques poils courts nettement fourchus. Ces deux groupes mériteraient d'être érigés en sous-sections.

^{10a} cf. cependant addenda p. 80.

¹¹ A notre avis, l'exception signalée par Sokoloscakja et Strelkova d'un *A. villosa* à $n = 36$ au Caucase, demande confirmation. Pour *A. Chamaejasme*, Kulczynski admet des centres tertiaires en Europe, Asie et Amérique, mais le territoire nordique serait d'origine asiatique. *A. villosa*, d'après le même auteur, possède des centres tertiaires en Europe, dans les montagnes d'Asie, éventuellement en Amérique du Nord.

Les espèces examinées de la section *Aretia* ont $n = 20$ et leurs caractères cytologiques sont très voisins de ceux de notre deuxième groupe. Au critère cytologique s'ajoute celui de la pilosité. Ces espèces, en effet, ont toutes des poils fourchus. Même *A. helvetica* qui passe pour avoir des poils simples, offre de temps à autre des poils fourchus ou au moins présentant une ébauche de ramification.

b) Nos recherches mettent en évidence une parenté cytologique certaine entre le genre monotypique *Gregoria* et la section *Aretia* du genre *Androsace*. (Même nombre chromosomique, même type de noyau et de chromosomes). On sait que des auteurs anciens (Murray, Lapeyrouse, Reichenbach) avaient placé cette espèce dans le genre *Aretia*. Les auteurs modernes tels LÜDI (op. cit.) et SCHARFETTER (16) estiment que *Gregoria* est un endémisme remontant au Tertiaire et occupant une position intermédiaire entre *Primula* et *Androsace*. CHIARUGI (op. cit.) pense que le genre *Vitaliana* (= *Gregoria*) fait le pont entre *Dionysia* (Iran) et *Douglasia* (Montagnes Rocheuses). Il insiste sur l'ancienneté du *V. primuliflora* dont il voit une preuve dans la polyploïdie (les ancêtres diploïdes qui lui ont donné naissance auraient disparu). Enfin, il s'applique à montrer par la caryologie que le genre monotypique *V.* où il compte $n = 16$, diffère à la fois de *Primula* ($x = 9$ ou 12) et d'*Androsace* ($x = 10$). Nos recherches confirment l'indépendance de *Gregoria* vis-à-vis de *Primula*. Au point de vue morphologique d'ailleurs, *Gregoria* n'a pas grand chose de *Primula* si ce n'est la longueur du tube de la corolle. Par contre, bien que la morphologie ne permette pas de réunir les deux genres, nos observations cytologiques sont en faveur d'un rapprochement entre *Gregoria* et les *Androsace* de la section *Aretia*. Rappelons les caractères morphologiques communs: port en touffes lâches rappelant celui d'*Androsace alpina*, indument formé de poils étoilés, fleurs isolées à corolle munies de bosses à la gorge, graines peu nombreuses et de grande taille. Ce rapprochement que la cytologie vient confirmer, jette un jour nouveau sur la section *Aretia* qui est peut-être beaucoup plus ancienne qu'on ne l'a admis jusqu'ici. Il est probable que *Dionysia* (dont malheureusement la cytologie n'est pas encore connue), *Gregoria* et les androsaces de la section *Aretia* ont eu un ancêtre commun à $n = 10$.

CHIARUGI, d'autre part, constatant que l'*Androsace alpina* où il compte $n = 18$ diffère des androsaces vraies ($x = 10$), propose de rétablir *Aretia* comme genre indépendant, conclusion peut-être un peu prématurée puisqu'à l'époque on ne connaissait qu'un seul nombre chromosomique d'androsace (*A. septentrionalis* $n = 10$).

Nos résultats sur la section *Aretia* (trois espèces à $n = 20$) montrent, il est vrai, une certaine autonomie de cette section par rapport aux autres; mais d'une part, le nombre $n = 20$ est un multiple entier de 10

qui, d'après nos recherches, est très répandu dans le genre *Androsace*; d'autre part, entre les espèces de la section *Chamaejasme* à $n = 19$ (*A. carnea*, *obtusifolia* etc.) et le groupe *Aretia*, il y a de grandes ressemblances de caryotype (taille des chromosomes, structure du noyau). Le rétablissement du genre *Aretia* ne nous paraît donc pas suffisamment fondé.

c) Nous avons découvert deux races chromosomiques chez *Androsace carnea*. Tandis que les variétés *typica*, *halleri* (y. c. *rosea*) et *laggeri* ont $n = 19$, la var. *brigantiaca* possède vraisemblablement $n = 39$. Cette dernière est sans doute un néo-endémisme des Alpes Cottiennes. Son origine par allopolyploïdie (hybridation) est assez probable.

d) Concernant la polyploïdie, il est fort intéressant de relever que ce ne sont pas les espèces des altitudes les plus élevées et soumises à un climat extrême qui sont le plus fortement polyploïdes. Certes, les espèces du groupe *Aretia* et le *Gregoria* sont tétraploïdes par rapport à *A. villosa*, *chamaejasme*, *septentrionalis* etc. Le groupe *carnea*, *obtusifolia*, *hedraeantha*, qui possède $n = 19$ ($2x - 1$) est aussi à peu près tétraploïde. Mais l'espèce ¹² la plus fortement polyploïde est *A. lactea* ($n = 37-38$). Or, précisément, c'est celle qui s'accommode le mieux des altitudes moyennes. Elle descend, d'après LÜDI, à 850 m. dans le Jura bâlois, et d'après Spinner (19) à 745 m. dans les Côtes du Doubs. Dans le Jura neuchâtelois, elle croît de préférence entre 1400 et 1600 m. Si l'on réunit par une ligne continue, les différents morceaux de son aire disjointe qui va du Dauphiné aux Alpes transilvaines aux Carpathes orientales et aux montagnes d'Illyrie, en passant par le Jura, l'Alb, la Basse-Autriche etc. on a l'impression que le territoire primitif de cette espèce était plus vaste que celui de ses deux congénères à $n = 19$ (*A. carnea* et *A. obtusifolia*). Sur la carte établie par LÜDI, on voit aussi qu'en Europe centrale, le territoire d'*A. lactea* est situé en partie tout au moins à l'extérieur de celui d'*A. obtusifolia*. (*A. carnea* est une espèce occidentale). L'aire d'*A. lactea* a été, comme on sait, fortement morcelée par les glaciations. Que la polyploïdisation ait précédé les glaciations nous paraît prouvé par le fait que dans trois domaines éloignés (Tatra, Jura neuchâtelois et Préalpes bernoises) *A. lactea* possède le même degré de polyploïdie. L'origine polytopique de cette espèce nous paraît exclue, parce qu'impliquant un concours hautement improbable de circonstances analogues; il est très vraisemblable que l'aire d'*A. lactea* était autrefois continue. La polyploïdie a sans doute permis à cette espèce d'occuper à la fin du Tertiaire un vaste domaine dont le centre de gravité était oriental. Au cours des glaciations, elle a gagné de nou-

¹² Abstraction faite de la var. néoendémique polyploïde d'*A. carnea*.

veaux territoires (Jura, Alb jusqu'à Beuron sur le Danube) où elle s'est maintenue grâce à la plasticité des polyploïdes, tandis que par exemple, *A. obtusifolia* est restée confinée dans les hauts massifs (si elle a suivi les glaciers en plaine, elle a été anéantie par la suite, sauf dans l'Apenin toscan). Nous voyons ainsi se confirmer le rôle sélectif de la polyploïdie par rapport aux changements de territoire et de climat occasionnés par les glaciations. Dans certains cas la polyploïdisation a sans doute suivi la «descente» en plaine de quelques orophytes (cas du *Cerastium arvense* cf. SÖLLNER 1954). Dans d'autres cas, elle l'a précédée (cas de l'*Androsace lactea*). Quoi qu'il en soit, elle a permis à la plante de s'accomoder à des conditions nouvelles.

Résultats à confirmer.

Le nombre chromosomique exact ($n = 37$ ou 38) d'*Androsace lactea*; celui de la var. *brigantiaca* d'*A. carnea* $n = 39$, et celui de l'*A. chaixi* ($2n > 30$). Les relations de cette dernière avec l'*A. carnea* feront l'objet d'études nouvelles. Il appartiendra aussi à l'avenir d'établir si la forme à peu près octoploïde de *Gregoria vitaliana* que nous avons décelée dans une population du Simplon représente un phénomène isolé ou accidentel ou une petite race se retrouvant ailleurs. Enfin, il convient de se demander la raison pour laquelle nos résultats concernant *A. alpina* et *Gregoria* diffèrent de ceux de CHIARUGI. Existerait-il des races aneuploïdes à $n = 18$ ou à $n = 16$ de ces espèces, races qui seraient nées à la suite d'un phénomène de fragmentation et de fusion des chromosomes ou de quelque accident méiotique?

Problèmes soulevés.

La taxinomie du genre *Androsace* ne pourra être remaniée qu'à la lumière de résultats plus étendus. Mais d'ores et déjà, certaines hypothèses sont permises. LÜDI auquel se rallie SCHARFETTER, pense que la section *Chamaejasme* est la plus primitive. La section *Aretia* en dériverait par adaptation à la vie aux altitudes élevées (orophytes en coussinets) et la section *Andraspis*, par adaptation à un climat à sécheresse estivale (espèces annuelles ou bisannuelles). A notre avis, «la plastique section *Chamaejasme*» (LÜDI op. cit. p. 1790) ne représente pas un groupe homogène. La sous-section «*Villosae*»¹³ à laquelle appartiennent *A. Chamaejasme* et *villosa* forme un groupe à part. (cf. p. 7). Il resterait à débrouiller les relations entre *Aretia* et le groupe *carnea*, *obtusifolia* etc. Le premier a $n = 20$, le second $n = 19$. Or, il nous pa-

¹³ Provisoirement, nous baptisons cette sous-section «*Villosae*». Les conséquences taxinomiques de notre étude seront examinées ailleurs.

raît probable que $n = 19$ est un nombre dérivé de $n = 20$ et non l'inverse. En faveur de cette hypothèse, il y a :

- a) le fait que ce nombre existe aussi dans le genre monotypique *Gregoria*.
- b) le fait qu'il dérive par euploïdie de $n = 10$ qui existe dans d'autres sections.
- c) le fait que chez *A. obtusifolia*, on voit à la méiose un chromosome plus grand que les autres.

Il est cependant peu probable que le groupe d'*A. obtusifolia* dérive de la section *Aretia*. Nous envisageons plutôt un ancêtre tertiaire commun à la fois au genre *Gregoria*, à la section *Aretia* et au groupe des *A. obtusifolia-carnea* etc. Le nombre chromosomique de cet ancêtre était probablement de $n = 10$. *Gregoria* et la section *Aretia* ont gardé le nombre de base $x = 10$ tout en devenant tétraploïdes. Dans le groupe *obtusifolia* le nombre primitivement 20 s'est modifié par fragmentation et fusion ¹⁴.

Quant à la section *Andraspis*, elle pourrait bien être hétérogène et polyphylétique. Il appartiendra à l'avenir de le prouver.

Nous envisageons comme suit la colonisation de nos Alpes par les espèces du genre *Androsace*.

Un premier groupe d'espèces a sans doute immigré au Pliocène peu après la surrection des Alpes, à partir de l'Himalaya. Ne rencontrant pas de grands changements de climat, ces espèces sont restées diploïdes. (*A. villosa*, *chamaejasme*). Comme preuve de l'ancienneté d'une telle immigration, il y a le fait qu'*A. villosa* a émigré jusque dans les montagnes d'Afrique du Nord.

Un deuxième groupe s'est avancé ensuite (peut-être lors du refroidissement de la fin des temps tertiaires). Il comprenait les espèces ancestrales dont dérivent *Gregoria*, la section *Aretia* et le groupe *obtusifolia-carnea*. Euploïdie, aneuploïdie (par fragmentation et fusion) et mutations géniques sont allés de pair avec la différenciation de nombreuses espèces endémiques alpines, pyrénéennes et balkaniques. A cette époque aussi, *A. lactea* est devenue octoploïde. Les glaciations ont plus ou moins morcelé les aires et ont entraîné des chevauchements. *A. lactea* a envahi de nouveaux territoires où elle s'est maintenue grâce à son haut degré de polyploïdie (Jura, Alb, Préalpes bernoises). Enfin, c'est probablement à cette époque que la var. *brigantiaca* d'*A. carneae* a pris naissance.

¹⁴ On pourrait évidemment supposer que 19 vient d'une allopoloïdie entre une espèce à $n = 10$ et une autre à $n = 9$. Mais cette supposition entraîne dans des hypothèses accessoires difficiles à vérifier, car si $n = 9$ existe chez *Primula*, il n'a été déterminé jusqu'ici chez aucune *Androsace*.

Résumé

1. Le nombre chromosomique de 15 espèces du genre *Androsace* et celui du *Gregoria Vitaliana* ont été déterminés. Des matériaux de 9 provenances différentes ont été étudiés pour *A. carnea*, de 3 provenances pour *A. lactea* et *A. villosa*. Dix de ces nombres sont nouveaux. Le nombre d'*A. chaixi* n'a pu être déterminé que très approximativement. Celui d'*A. lactea* comporte une légère marge d'indécision ($n = 37$ ou 38).
2. Contrairement à l'opinion de GUINOCHET et QUÉZEL (op. cit.) *A. villosa* est diploïde ($n = 10$) dans les montagnes d'Europe.
3. *Androsace carnea* possède deux races chromosomiques dont l'une, endémique des Alpes Cottiennes (var. *brigantiaca*) est un polyploïde élevé.
4. *A. lactea* est un polyploïde élevé. Cette particularité lui a probablement permis pendant les glaciations de gagner de nouveaux territoires.
5. Les espèces examinées de la section *Aretia* ne sont pas des polyploïdes très élevés. Leur degré de polyploïdie est inférieure à celui d'*A. lactea* qui de toutes les espèces d'androsaces alpines, est celle qui peut vivre aux plus basses altitudes.
6. Contrairement à l'opinion de CHIARUGI, le *Gregoria vitaliana* ne diffère pas du genre *Androsace* par son nombre de base ($x = 10$).
7. Il y a d'étroites affinités cytologiques entre *Gregoria* et la section *Aretia* du genre *Androsace*.
8. Dans la section *Chamaejasme*, le groupe des espèces himalayennes y compris *A. villosa* et *chamaejasme* diffère par le caryotype du groupe des espèces européennes (*A. carnea*, *obtusifolia*, *hedraeantha* et *lactea*). Ce dernier a des affinités indiscutables avec la section *Aretia*.
9. Le caryotype d'*A. chaixi* diffère de celui d'*A. septentrionalis*.
10. Le nombre gamétique d'*A. obtusifolia* est $n = 19$ et non $n = 18$ comme nous l'avions publié antérieurement.
11. Dans plusieurs espèces nous avons mis en évidence des chromocentres paranucléolaires et un corpuscule FEULGEN-positif adhérent au nucléole aux stades synzyses et pachytène.
12. Il ne paraît pas nécessaire d'imaginer pour le genre *Androsace* un autre nombre de base que $x = 10$. $N = 19$ serait un nombre de base secondaire (x').

Bibliographie

1. CHIARUGI, A.: *Vitaliana primulaeflora* Bertol. Studio cariologico, sistematico e fitogeografico. Nuov. Giorn. bot. ital. N. S. 37, 1930.

2. DAHLGREN, K. V. O.: Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. Svensk. Vetenskaps-Acad. Handl. 56, 4, 1916.
3. DARLINGTON, C. D. et JANAKI AMMAL, E. K.: Chromosome atlas of cultivated plants. Londres 1945.
4. DARLINGTON, C. D. et WYLIE, A. P.: Chromosome atlas of flowering plants. Londres 1955.
5. DELAY, C.: Nombres chromosomiques chez les Phanérogames. Rev. Cyt. et Biol. végét. XII, 1950—1951.
6. FAVARGER, C.: Sur le pourcentage des polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. VIIIe Congrès international de bot. Paris 1954.
7. FAVARGER, C.: A propos des races chromosomiques. Arch. Jul. Klaus Stift. 31, 3—4, 1956.
8. GUINOCHET, M. et QUÉZEL, P.: A propos du caryotype de *Androsace villosa* L. var. *subexcapa*. Emb. et R. Maire. C. R. Acad. Sci. 239, p. 1416—1417, 1954.
9. KULCZYNSKI, S.: Das boreale und arktisch-alpine Element in der Mitteleuropäischen Flora. Bull. Acad. Polon. Sc. et lettres Sér. B. 1922—23.
10. LEMÉE, A.: Dictionnaire des Phanérogames. Brest 1929.
11. LÜDI, W.: Primulaceae in: Hegi, G. Illustr. Flora von Mitteleuropa V, 3.
12. MERXMÜLLER, H.: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Munich 1952.
13. PAX, F. et KNUTH, R.: Primulaceae. In Engler, A.: Pflanzenreich IV, 237, 1905.
14. QUÉZEL, P.: Peuplement végétal des Hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Thèse. Montpellier 1957.
15. ROUY, G. et FOUCAUD, J.: Flore de France. X. 1908.
16. SCHARFETTER, R.: Biographien von Pflanzensippen. Vienne 1953.
17. SOKOLOVSKAJA, A. P. et STRELKOVA, O. S.: Karyological investigation of the alpine Flora of the main Caucasus Range and the Problem of geographical distribution of polyploids. C. R. Acad. Sci. U. R. S. S. 29, 1940.
18. SÖLLNER, R.: Recherches cytotaxinomiques sur le genre *Cerastium*. Bull. Soc. bot. suisse 64, 1954.
19. SPINNER, H.: La distribution verticale et horizontale des végétaux vasculaires dans le Jura neuchâtelais. Neuchâtel 1918.
20. TISCHLER, G.: Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Tab. Biol. IV, 1927; VII, 1931.
21. TISCHLER, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. La Haye 1950.

Addenda

Pendant l'impression de ce travail, nous avons pu étudier encore le caryotype d'*Androsace foliosa* Duby (matériel du jard. bot. de Neuchâtel No 1725). Le nombre gamétique est $N = 10$ (fig. 24). Par le nombre et la taille des chromosomes, cette espèce himalayenne se rattache nettement à notre premier groupe; cependant, les

noyaux au repos offrent ici un certain polymorphisme: certains d'entre eux portent une vingtaine de chromocentres gros et sphériques. D'autres en sont dépourvus. Il existe des intermédiaires entre ces deux types.

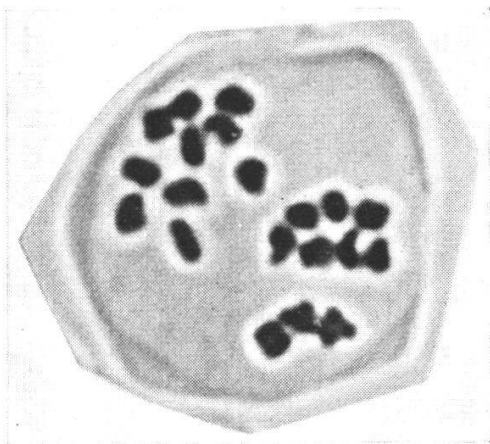


Fig. 24

A. foliosa

Métaphase II.

Microphotographie.