

Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* et d'*Anthoxanthum odoratum*

FRANÇOIS FELBER

Institut de botanique, Laboratoire de phanérogamie, Chantemerle 22, CH-2007, Neuchâtel, Suisse

FELBER, F. 1988. Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* et d'*Anthoxanthum odoratum*. Can. J. Bot. 66 : 2258–2264.

La phénologie de la floraison a été étudiée, en jardin expérimental, sur des populations diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* A. & D. Löve et d'*A. odoratum* L. du centre et du sud de l'Europe ainsi que, *in situ*, dans une zone de contact entre l'*A. alpinum* diploïde et l'*A. odoratum* tétraploïde. En jardin expérimental, les paramètres phénologiques ont été étudiés au niveau de l'individu (début de la floraison) et à l'échelle de la population (dates auxquelles 40, 50, 60, 70 ou 80 % des plantes de chaque population offrent pour la première fois des étamines mûres). L'*Anthoxanthum alpinum* fleurit plus tôt que l'*A. odoratum* et ceci indépendamment de leurs valences chromosomiques respectives. Le délai moyen entre l'apparition des stigmates et celle des étamines est de l'ordre de 2 jours pour les deux taxons d'*A. alpinum*, et de 6 jours pour ceux d'*A. odoratum*. L'étalement de la floraison le plus important a été observé pour l'*A. odoratum* tétraploïde, ce qui atteste la grande variabilité phénologique de ce taxon. L'étude *in situ* confirme la précocité de l'*A. alpinum*. La différenciation phénologique au sein de ce complexe polyploïde serait contemporaine de l'individualisation des deux taxons diploïdes mais antérieure à leurs phases respectives de polyploïdisation.

FELBER, F. 1988. Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* et d'*Anthoxanthum odoratum*. Can. J. Bot. 66: 2258–2264.

The phenology of flowering was studied in an experimental garden, on diploid and tetraploid populations of *Anthoxanthum alpinum* A. & D. Löve and of *A. odoratum* L. of central and southern Europe and also *in situ* in a contact zone between diploid *A. alpinum* and tetraploid *A. odoratum*. In the experimental garden, the phenological parameters were studied at the individual level (onset of flowering) and at the population level (dates on which each population showed opened anthers for the first time on 40, 50, 60, 70, or 80 % of the plants). *Anthoxanthum alpinum* flowered earlier than *A. odoratum*, regardless of the respective ploidy level of the two taxa. The average time lag between the appearance of the stigma and that of the stamens was about 2 days for the two *A. alpinum* taxa and 6 days for those of *A. odoratum*. Flowering was spread over the longest period for the tetraploid *A. odoratum*, which shows the great phenological variability of this taxon. The *in situ* study confirms the precocity of *A. alpinum*. The phenological differentiation within this polyploid complex probably coincides with the individualization of the two diploid taxa but precedes their respective polyploidization phases.

Introduction

L'*Anthoxanthum odoratum* L. *lato sensu*, la Flouve odorante, comprend quatre taxons pérennes en Europe occidentale : l'*A. alpinum* A. & D. Löve diploïde ($2n = 10$) et tétraploïde ($2n = 20$) d'une part, l'*A. odoratum* L. *stricto sensu* diploïde ($2n = 10$) et tétraploïde ($2n = 20$) d'autre part (Teppner 1970). Chaque taxon est caractérisé par sa valence chromosomique et la morphologie de ses chromosomes à constriction secondaire. Les caractères les plus couramment utilisés pour différencier les deux espèces portent sur la lemme fertile (Rosmüz 1958; Teppner 1969) et les feuilles (Teppner 1969). En outre, l'*A. alpinum* peut être infecté par une rouille spécifique (*Puccinia sardonensis* Gäumann), alors que l'*A. odoratum* y est toujours résistant (Felber 1987). À ce jour, aucune différence entre le taxon diploïde et le taxon tétraploïde d'une même espèce n'a été révélée.

L'origine par autopolyploïdie de l'*A. alpinum* tétraploïde est admise (Hedberg 1970; Teppner 1970). En revanche, celle de l'*A. odoratum* tétraploïde est encore discutée. Borril (1963), Jones (1964) et Teppner (1970) défendent le morcellement de l'*A. odoratum lato sensu* en deux espèces. Ils admettent que l'*A. odoratum* tétraploïde est un allopolyploïde issu du croisement de l'*A. alpinum* et d'un autre taxon diploïde. En revanche, Hedberg (1970) suppose que l'*A. odoratum* est un autopolyploïde ancien, issu de l'*A. alpinum* diploïde, et elle conteste le rang d'espèce à ce dernier.

L'*Anthoxanthum odoratum lato sensu* est une des premières Poaceae à produire des inflorescences au printemps. Ses fleurs sont protogynes et ses panicules fleurissent de haut en bas. Ce

complexe polyploïde est anémophile. L'*Anthoxanthum alpinum* diploïde et l'*A. odoratum* tétraploïde ont un mode de reproduction essentiellement allogame (Borril 1963; Wu et Jain 1980), mais celui de l'*A. alpinum* tétraploïde et de l'*A. odoratum* diploïde reste, à notre connaissance, inconnu.

Le déterminisme, en partie génétique, de la floraison (Murfet 1977; Rathcke et Lacey 1985) a incité certains auteurs à inclure la phénologie dans leurs travaux de biosystématique ou de génétique des populations.

Ainsi, chez l'*A. odoratum lato sensu*, Rosmüz (1960), Hedberg (1967) et Grossetête (1982) ont étudié les périodes de floraison de certains taxons à des fins taxonomiques. Leurs travaux portent tous sur des plantes récoltées dans la nature et cultivées en jardin expérimental. Sur du matériel polonais, Rosmüz (1960) observe que l'*A. alpinum* diploïde fleurit plus tôt que l'*A. odoratum* tétraploïde et que leurs périodes de floraison ne se chevauchent pas. Sur des plantes suédoises, Hedberg (1967) relève également la précocité de l'*A. alpinum* par rapport à l'*A. odoratum* mais elle admet que certains individus des deux espèces ne se différencient pas à cet égard. Quelques populations d'*A. odoratum* diploïde de Corse (= var. *corsicum* (Briq) Rouy), étudiées par Grossetête (1982), ont une floraison tardive. En revanche, cet auteur observe sur d'autres populations françaises que l'*A. alpinum* fleurit plus tard que l'*A. odoratum* tétraploïde. En conséquence, si pour Rosmüz (1960) la date de floraison permet de distinguer avec sûreté les taxons d'*Anthoxanthum*, pour Hedberg (1970) et Grossetête (1982), ce critère ne possède qu'une valeur taxonomique limitée.

Des décalages dans la floraison n'interviennent pas seulement entre des taxons différents mais également entre des populations d'un même taxon, en particulier chez l'*A. odoratum* tétraploïde (McNeilly et Antonovics 1968; Snaydon 1973; Snaydon et Davies 1971, 1976; Grant et Antonovics 1978; Kiang 1982). Ils sont interprétés comme une adaptation des populations aux conditions locales (McNeilly et Antonovics 1968; Snaydon et Davies 1971) ou comme un moyen de réduire les effets indésirables du flux génétique entre des populations qui occupent des milieux différents (McNeilly et Antonovics 1968; Snaydon 1973; Snaydon et Davies 1976; Grant et Antonovics 1978; Kiang 1982).

Les résultats contradictoires de Grossetête (1982) par rapport à ceux de Rosmütz (1960) et de Hedberg (1967) ainsi que l'absence de travaux traitant de la phénologie de la floraison des quatre taxons d'*A. odoratum* lato sensu en jardin expérimental nous ont conduit à reprendre cette étude. Notre travail devrait permettre, en particulier, d'apprécier la variabilité phénologique de populations d'un même taxon, poussant dans des conditions écologiques optimales mais situées dans des régions géographiques distinctes. De plus, l'étude *in situ* de la floraison de populations de deux taxons différents d'*Anthoxanthum* n'a jamais été réalisée. Celle-ci devrait offrir la possibilité de comparer les observations en jardin expérimental et celles sur le terrain. C'est pourquoi nous présentons ici les résultats obtenus dans une zone de contact entre l'*A. alpinum* diploïde et l'*A. odoratum* tétraploïde.

Matériel et méthodes

Étude en jardin expérimental

Notre étude a porté, en 1984, sur des plantes cultivées en jardin expérimental à Neuchâtel (46°60'N., 6°56'E.; altitude, 450 m), dans des conditions uniformes, à partir de graines ou de plantes vivantes récoltées dans la nature. Plusieurs populations de provenances variées ont été étudiées pour chaque taxon (tableau 1). Pour chaque individu, l'état de l'épi le plus avancé (stigmates réceptifs ou étamines mûres) a été noté tous les jours entre le 21 avril et le 3 juin, tous les 2 jours entre le 5 et le 29 juin, tous les 3 jours entre le 30 juin et le 12 juillet, et enfin les 19 et 26 juillet. Les observations ont été réalisées en fin de matinée, soit à la période suivant de peu l'optimum de l'anthèse (Bannikova et Guzik 1983). Les stigmates réceptifs se reconnaissent à leur turgescence. Seules les plantes dont quelques anthères au moins étaient parvenues à maturité le jour de l'observation ont été classifiées au stade étamines mûres.

Les données relatives aux populations de chaque taxon ont été reportées sur des histogrammes présentant, pour chaque jour d'observation, la fréquence relative des individus ayant pour la première fois des stigmates réceptifs ou des étamines mûres, ou encore la fréquence relative des individus à chaque état.

Les dates auxquelles pour la première fois au moins 40, 50, 60, 70 ou 80 % des plantes de chaque population ou de chaque taxon offraient des étamines mûres ont été relevées. Leur comparaison a permis d'estimer l'étalement de la floraison au sein de chaque taxon et le décalage phénologique entre ceux-ci.

Pour chaque plante chez laquelle l'apparition des stigmates réceptifs a pu être observée, le délai (exprimé en jours) entre l'apparition des stigmates et celle des étamines a été déterminé.

Étude in situ

L'*Anthoxanthum alpinum* diploïde et l'*A. odoratum* tétraploïde se côtoient dans le pâturage du flanc nord de Chasseral (Suisse, Jura central). L'*Anthoxanthum alpinum* croît sur le haut du versant alors que l'*A. odoratum* le remplace plus bas (Felber et Girard 1986). Tous les *Anthoxanthum* fleuris ont été observés les 14 et 21 juin 1985, le long d'un transect de 320 m, et le 21 juin, sur une parcelle de 15 m sur 4 située dans la zone de contact des taxons.

TABLEAU 1. Étude en jardin expérimental; description des populations

A. alpinum 2x	
Allemagne, Forêt-Noire, Feldberg, 47°51'N., 8°2'E., lande à <i>Vaccinium Myrtillus</i> , <i>Calluna vulgaris</i> et <i>Nardus stricta</i> , 1440 m, 83-1209, P, 46.	
Suisse, Valais, Grand Chavalard, 46°11'N., 7°6'E., éboulis sili- ceux, 2300 m, 82-1589, P, 23.	
Suisse, Vaud, Le Chasseron, 46°51'N., 6°33'E., pâturage, 1500 m, 82-1583, P, 43.	
A. alpinum 4x	
France, Ain, Colomby de Gex, la Maréchaude, 46°21'N., 6°1'E., pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , 1510 m, 83-748, G, 47.	
France, Cantal, Puy Mary, 45°6'N., 2°39'E., lande à <i>Vaccinium</i> <i>Myrtillus</i> , 1580 m, 82-1534, P, 37.	
France, Isère, Charmant Som, 45°23'N., 5°49'E., pâturage, 1750 m, 83-1184, P, 37.	
A. odoratum 2x	
Yougoslavie, Istra, Poreč, 45°14'N., 13°36'E., prairie, 110 m, 83-1006, G, 33.	
Yougoslavie, Slovenija, Komen, 45°49'N., 13°45'E., prairie, 320 m, 83-1047, G, 36.	
A. odoratum 4x	
Yougoslavie, Slovenija, Banjščice, 45°2'N., 13°45'E., prairie, 700 m, 82-1443, P, 33.	
Yougoslavie, Slovenija, Bovec, 46°20'N., 13°33'E., prairie, 480 m, 82-1444, P, 38.	
Yougoslavie, Slovenija, Golac, 46°33'N., 14°6'E., prairie, 605 m, 82-1439, P, 35.	
Suisse, Soleure, Passwang, 47°22'N., 7°41'E., pâturage, 1200 m, 83-1220, P, 57.	

NOTA : Les données comprennent, dans l'ordre, le taxon, la localité, la latitude, la longitude, le milieu, l'altitude, le numéro de culture (les deux premiers chiffres correspondent à l'année de mise en culture), le mode d'échantillonnage (G, graine; P, plante) et le nombre d'individus étudiés.

Pour caractériser la floraison de chaque individu, nous nous sommes servi de l'indice défini par Grant et Antonovics (1978). Il se calcule en attribuant aux stades phénologiques étudiés les valeurs suivantes : 1, apparition de l'épi hors de la gaine; 2, épi complètement dégagé de la gaine; 3, stigmates réceptifs; 4, étamines mûres.

L'indice est égal à la moyenne pondérée des états représentés par la plante. Le facteur de pondération est le nombre d'épis à cet état.

Résultats et discussion

Étude en jardin expérimental

Comme le montre la figure 1, l'anthèse des populations de l'*A. alpinum* avait déjà commencé lors des premières observations, mais pas celle de l'*A. odoratum*. Il apparaît cependant clairement que la floraison débute plus tôt pour les plantes des deux taxons d'*A. alpinum* que pour celles des deux taxons d'*A. odoratum*, que l'on considère l'apparition des stigmates ou l'ouverture des étamines. L'optimum de la floraison de l'*A. alpinum* diploïde ou tétraploïde et celle de l'*A. odoratum* diploïde ou tétraploïde est décalée en début et en fin de saison (fig. 2). Pour chaque individu, la floraison des épis est groupée au printemps, mais des épis tardifs peuvent parfois se développer. Ce sont principalement eux qui participent aux dernières observations. La maturation des anthères de certains individus s'est parfois interrompue pendant quelques jours. Cette irrégularité caractérise des plantes dont le nombre d'inflorescences est peu élevé et le nombre d'épillets par

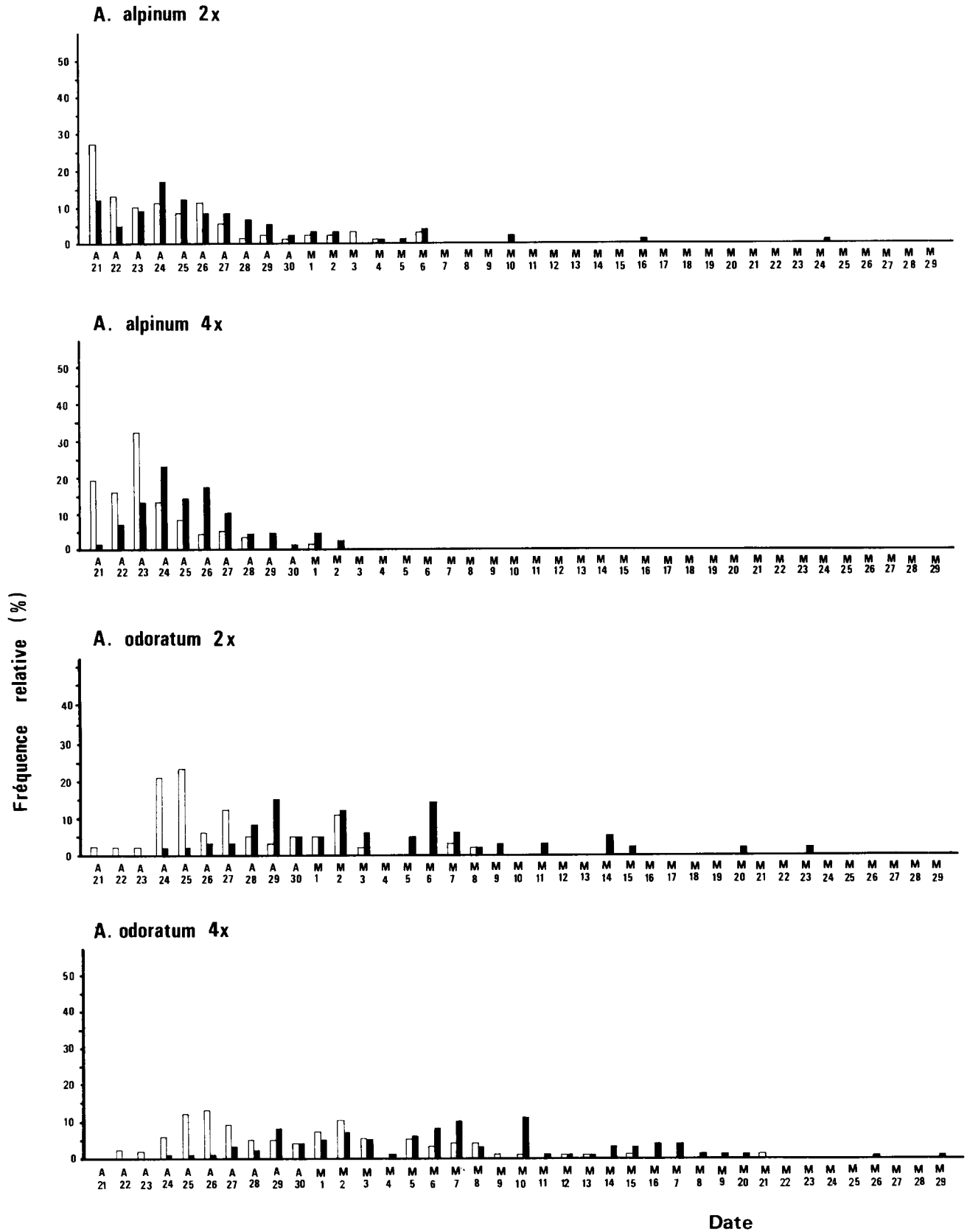


FIG. 1. Histogramme du début de la floraison. Fréquence, par taxon, des individus ayant pour la première fois des stigmates réceptifs (□) ou des étamines mûres (■) en fonction des jours d'observation. L'abscisse désigne la date des observations : A, avril; M, mai; les nombres correspondent aux jours du mois.

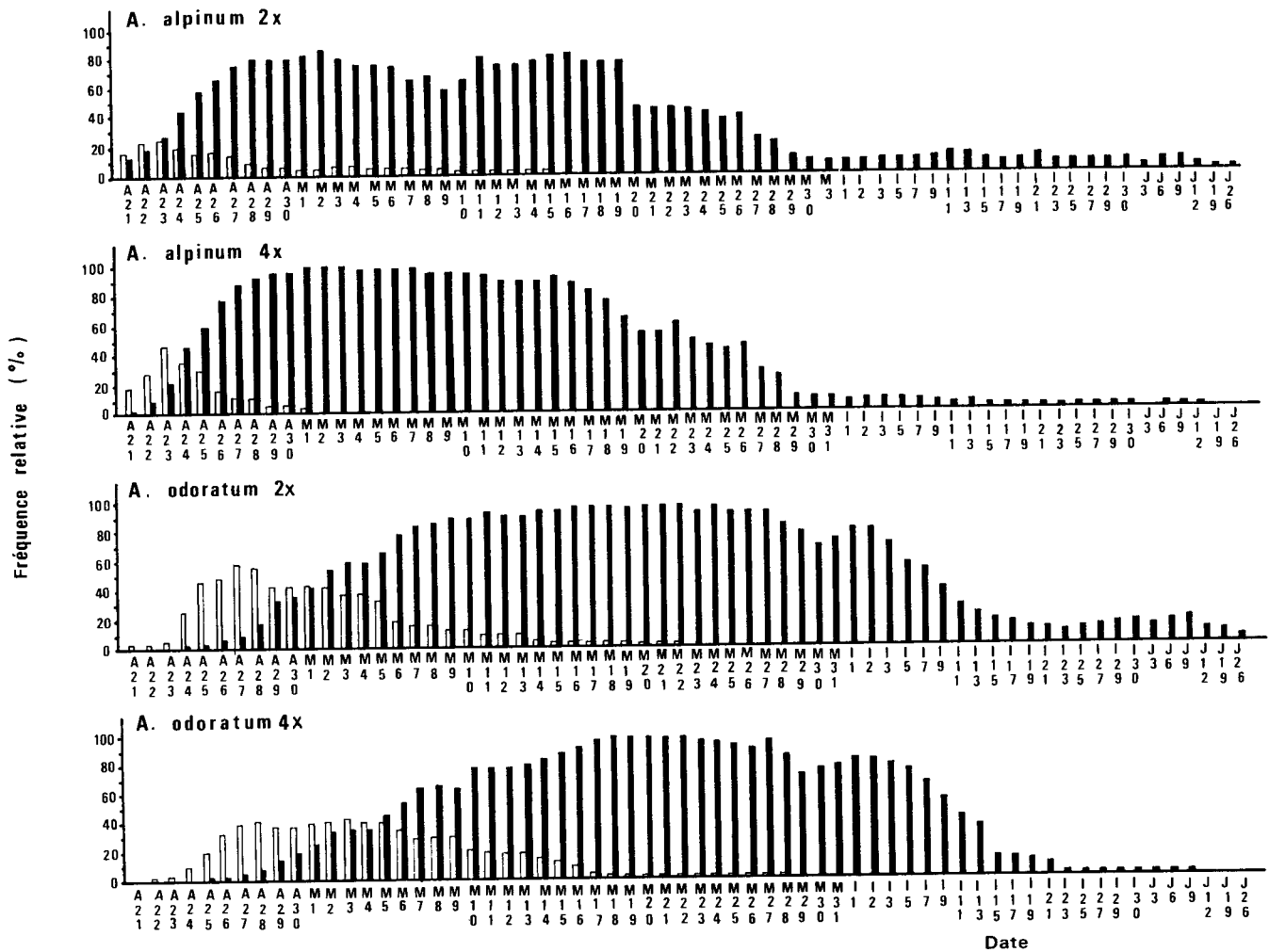


FIG. 2. Histogramme de l'ensemble de la floraison. Fréquence, par taxon, des individus ayant des stigmates réceptifs (□) ou des étamines mûres (■) en fonction des jours d'observation. Seul l'état le plus avancé de la plante a été noté. L'abscisse désigne la date des observations : A, avril; M, mai; I, juin; J, juillet; les nombres correspondent aux jours du mois (la date est disposée verticalement).

panicule faible. Cette pauciflorie se traduit à l'échelle de la population par une floraison moins abondante. Par exemple, pour chaque jour d'observation, la proportion des individus de « Grand Chavalard » offrant des étamines ouvertes a toujours été inférieure à 70% (tableau 2).

La floraison des deux taxons d'*A. alpinum* est synchrone : les dates auxquelles, pour la première fois, $n\%$ des plantes de chacun d'eux offrent des anthères mûres sont semblables (tableau 2) et le décalage phénologique des taxons est au maximum de 1 jour (tableau 3). Les dates observées pour l'*A. odoratum* diploïde recouvrent en partie celles de l'*A. odoratum* tétraploïde, et le diploïde d'*A. odoratum* fleurit 2 à 7 jours plus tôt que le tétraploïde d'*A. odoratum*. La floraison de l'*A. odoratum* tétraploïde est plus proche de celle de l'*A. odoratum* diploïde que de celles des deux taxons de l'*A. alpinum*. En outre, les dates observées pour l'*A. alpinum* ne recouvrent jamais celles de l'*A. odoratum* (diploïde ou tétraploïde) (tableau 2).

L'étalement des dates auxquelles une proportion donnée des plantes de chaque taxon offre des étamines mûres est faible pour l'*A. alpinum* tétraploïde (0-1 jour), moyen pour l'*A. alpinum* diploïde et l'*A. odoratum* diploïde (4-6 jours) et fort pour l'*A. odoratum* tétraploïde (10-14 jours).

D'après nos observations, les caractères phénologiques des

populations d'un même taxon ne dépendent pas de leur mode de récolte (graines ou plantes), de leur année de mise en culture, ni de leur localisation géographique ou altitudinale.

Nos résultats confirment la précocité de l'*A. alpinum* diploïde par rapport à l'*A. odoratum* tétraploïde (fig. 1) décrit par Rosmuz (1960) et Hedberg (1967). Ils sont en contradiction avec ceux de Grossetête (1982). Le chevauchement des débuts de la floraison des deux taxons concorde avec les données de Hedberg (1967) mais pas avec celles de Rosmuz (1960).

Le délai moyen entre l'apparition des stigmates et celle des étamines varie entre 1,3 et 2,8 jours pour l'*A. alpinum* diploïde et entre 1,9 et 2,3 jours pour le tétraploïde. Il est de 5,0 ou 6,5 jours pour l'*A. odoratum* diploïde et atteint de 5,3 à 7,8 jours pour le tétraploïde (tableau 4). Les valeurs moyennes pour l'*A. alpinum* diploïde (2,0 jours) ou tétraploïde (2,1 jours) sont significativement différentes au seuil de 1% (test t de Student) de celles de l'*A. odoratum* diploïde (5,8 jours) ou tétraploïde (6,6 jours). En revanche, les valeurs pour les deux taxons d'*A. alpinum* ou ceux d'*A. odoratum* ne sont pas significativement différentes au même seuil.

Les caractères phénologiques propres à chaque taxon s'observent à l'échelle du taxon ou de la population. En effet, la variabilité intrapopulation est considérable et certaines plantes

TABLEAU 2. Étude en jardin expérimental; dates (jour/mois) auxquelles *n*% des plantes de chaque population ou de chaque taxon offrent pour la première fois des étamines mûres

Population ou taxon	40%	50%	60%	70%	80%
<i>A. alpinum</i> 2x					
Feldberg	25/4	27/4	27/4	29/4	1/5
Grand Chavalard	27/4	27/4	28/4	—	—
Le Chasseron	23/4	23/4	24/4	24/4	25/4
Taxon	24/4 (4)	25/4 (4)	26/4 (4)	27/4 (5)	28/4 (6)
<i>A. alpinum</i> 4x					
Charmant Som	24/4	25/4	25/4	26/4	26/4
Colomby de Gex	24/4	25/4	26/4	26/4	27/4
Puy Mary	25/4	25/4	25/4	26/4	27/4
Taxon	24/4 (1)	25/4 (0)	25/4 (1)	26/4 (0)	27/4 (1)
<i>A. odoratum</i> 2x					
Komen	30/4	1/5	2/5	2/5	5/5
Poreč	5/5	6/5	6/5	7/5	9/5
Taxon	1/5 (5)	2/5 (5)	5/5 (4)	6/5 (5)	7/5 (4)
<i>A. odoratum</i> 4x					
Banjšćice	30/4	2/5	3/5	6/5	7/5
Bovec	7/5	7/5	10/5	10/5	13/5
Golac	14/5	15/5	15/5	16/5	17/5
Passwang	1/5	3/5	5/5	6/5	7/5
Taxon	5/5 (14)	6/5 (13)	7/5 (12)	10/5 (10)	14/5 (10)

NOTA : Les données entre parenthèses indiquent le nombre de jours d'écart entre la population la plus précoce et la plus tardive.

d'*A. alpinum* et d'*A. odoratum* fleurissent simultanément. D'autres ont un délai identique entre l'apparition des stigmates et celle des étamines.

La variabilité de la floraison peut s'exprimer sur de courtes distances lorsque les conditions écologiques changent (Grant et Antonovics 1978; Kiang 1982; McNeilly et Antonovics 1968; Snaydon 1973; Snaydon et Davies 1971, 1976) ou, comme c'est le cas ici en particulier pour l'*A. odoratum* tétraploïde, entre des populations d'origine éloignée mais croissant dans des conditions écologiques optimales (tableau 2).

Étude in situ (tableau 5)

Les indices de Grant et Antonovics (1978), pour chaque jour auxquels ils ont été calculés, atteignent une valeur significativement plus élevée pour l'*A. alpinum* diploïde que pour l'*A. odoratum* tétraploïde (test *t* de Student, seuil de 1%), aussi bien pour le transect que pour la parcelle située dans la zone de contact. La valeur de l'indice de Grant et Antonovics (1978) du transect du 14 juin pour l'*A. alpinum* et celle du 21 juin pour l'*A. odoratum* sont semblables (respectivement 2,8 et 2,9, tableau 5). Le décalage phénologique entre les deux taxons est donc de l'ordre de 1 semaine.

Des valeurs identiques sont observées le 21 juin, à la fois sur la parcelle où les plantes des deux taxons poussent en mélange (F. Felber, données non publiées) et sur le transect où elles ont des répartitions distinctes (Felber et Girard 1986). Le décalage phénologique n'est donc pas la conséquence de conditions écologiques différentes entre le haut et le bas du versant (température ou enneigement, par exemple) mais serait génétique. Il correspond à celui que nous avons observé en jardin expérimental pour l'ensemble des populations des deux taxons mais lui est inférieur (1 semaine contre 11 à 14 jours). Cette différence peut être imputée aux méthodes de calculs distinctes utilisées dans les deux cas.

La floraison des *Anthoxanthum* est protogyne et elle est plus précoce pour l'*A. alpinum* que pour l'*A. odoratum*. Le pollen

d'*A. alpinum* a donc plus de chance d'atteindre des stigmates d'*A. odoratum* que l'inverse. L'introggression entre les deux taxons devrait donc être préférentiellement unidirectionnelle. En jardin expérimental, la durée de floraison est longue (fig. 2) et la période commune de floraison de l'*A. alpinum* et de l'*A. odoratum* est considérable. Dans le pâturage de Chasseral, en revanche, le bétail est amené peu après le début de la floraison des deux taxons d'*Anthoxanthum*. Il réduit alors considérablement le nombre d'épis et morcelle les populations. Cependant, malgré les actions conjointes du décalage phénologique et du pâturage qui diminuent notablement la possibilité d'échange génétique entre les deux taxons, une introgression bidirectionnelle semble exister entre l'*A. alpinum* 2x et l'*A. odoratum* 4x (Felber et Girard 1986).

Conclusions

Notre étude révèle une étroite parenté entre l'*A. alpinum* diploïde et tétraploïde. Une même conclusion s'impose pour les deux taxons de l'*A. odoratum*.

En revanche, l'*A. alpinum* et l'*A. odoratum* offrent des phénologies de la floraison différentes. La différenciation phénologique de l'*A. odoratum lato sensu* serait donc contemporaine de la spéciation de l'*A. alpinum* et de l'*A. odoratum* mais antérieure à la polyploïdisation des deux taxons. Elle a pu résulter d'une sélection contre l'hybridation dans une situation de sympatrisme, comme ceci a été démontré pour l'*A. odoratum* tétraploïde (McNeilly et Antonovics 1968; Snaydon 1973; Snaydon et Davies 1971, 1976; Grant et Antonovics 1978; Kiang 1982). Le même processus, mais d'origine plus récente, pourrait d'ailleurs expliquer la relative précocité de l'*A. odoratum* diploïde par rapport au tétraploïde. La différenciation des floraisons de l'*A. alpinum* et de l'*A. odoratum* pourrait également résulter d'une différenciation génécologique ancienne. Turesson (1925), par exemple, a démontré que les écotypes alpins du *Campanula rotundifolia*

TABLEAU 3. Étude en jardin expérimental; décalage phénologique entre les taxons d'*A. odoratum lato sensu* (en jours)

Taxon	<i>A. alpinum</i> 4x	<i>A. odoratum</i> 2x	<i>A. odoratum</i> 4x
<i>A. alpinum</i> 2x	0-1	7-9	11-16
<i>A. alpinum</i> 4x		7-10	11-17
<i>A. odoratum</i> 2x			2-7

TABLEAU 4. Étude en jardin expérimental; délai moyen et écart type (exprimés en jours) entre l'apparition des stigmates et celle des étamines

	$\bar{X}$	σ	N
<i>A. alpinum</i> 2x			
Feldberg	1,9	1,9	39
Grand Chavalard	2,8	1,9	19
Le Chasseron	1,3	1,0	20
Taxon	2,0	1,8	78
<i>A. alpinum</i> 4x			
Charmant Som	2,3	1,0	24
Colomby de Gex	1,9	1,2	41
Puy Mary	2,2	1,3	27
Taxon	2,1	1,2	92
<i>A. odoratum</i> 2x			
Komen	5,0	1,5	35
Poreč	6,5	2,9	32
Taxon	5,8	2,4	67
<i>A. odoratum</i> 4x			
Banjšćice	5,3	2,2	30
Bovec	7,8	2,4	32
Golac	7,8	2,3	32
Passwang	5,8	2,9	53
Taxon	6,6	2,4	147

NOTA : N indique le nombre d'individus étudiés.

TABLEAU 5. Étude *in situ*; valeur moyenne de l'indice de Grant et Antonovics (1978) et écart type de chaque taxon observé le long du transect (2 jours d'observation) ainsi que sur la parcelle située dans la zone de contact des taxons

	<i>A. alpinum</i> 2x			<i>A. odoratum</i> 4x		
	$\bar{X}$	σ	N	$\bar{X}$	σ	N
Transect du 14/6	2,8	0,8	80	2,1	0,8	111
Transect du 21/6	3,6	0,6	78	2,9	0,7	111
Parcelle du 21/6	3,6	0,5	27	2,9	0,7	86

L. et du *Geum rivale* L. fleurissaient plus tôt que leurs correspondants planitiaires quand ils étaient cultivés en jardin expérimental.

McNeilly et Antonovics (1968), Snaydon (1973), Snaydon et Davies (1971, 1976), Grant et Antonovics (1978) ainsi que Kiang (1982) ont démontré que les caractères de la floraison que nous avons observés pouvaient évoluer rapidement. La phénologie de la floraison des populations d'*A. odoratum lato sensu* est donc la résultante d'une succession de différenciations génétiques, anciennes et récentes.

Remerciements

Nous remercions les professeurs Ph. Küpfer et C. Favarger ainsi que la rédaction du Journal canadien de botanique de leurs conseils lors de la préparation du manuscrit. Nous

sommes également très reconnaissant à Mesdemoiselles A. Filter, M. Girard, C. Vuille et à Monsieur Ph. Jacot de leur aide lors de la prise des données, ainsi qu'à Mademoiselle N. Rime pour l'élaboration des figures. Ce travail a été subventionné par le Fonds national de la recherche scientifique (subside n° 3.047.81). Il fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur.

- BANNIKOVA, V. A., et GUSIK, M. B. 1983. Anthecological characteristics of the tribe Phalarideae (Poaceae). Bot. Zh. (Leningrad), **68**(9) : 1221-1225.
- BORRIL, M. 1963. Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). Genetica (The Hague), **34** : 183-210.
- FELBER, F. 1987. Sensitivity of the four cytodes of *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) to *Puccinia sardonensis* Gäumann (Uredinales). Taxon, **36**(3) : 573-577.
- FELBER, F., et GIRARD, M. 1986. Étude écologique et génétique d'une zone de contact entre deux cytodes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. à Chasseral (Berne, Suisse). Résultats préliminaires. Dans Biologie des populations, évaluation et perspectives. Éditeur : J. M. Legay. IASBSE, Université Claude Bernard, Lyon. pp. 331-338.
- GRANT, M. C., et ANTONOVICS, J. 1978. Biology of ecologically marginal populations of *Anthoxanthum odoratum* L. I. Phenetics and dynamics. Evolution (Lawrence, Kans.), **32** : 822-838.
- GROSSETÊTE, M. P. 1982. Contribution à l'étude biosystématique du genre *Anthoxanthum* L. en France. Thèse de 3^e cycle en écologie, Université de Paris 11, Paris.
- HEDBERG, I. 1967. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. II. Investigations of some Swedish and a few Swiss population samples. Symb. Bot. Ups. **18**(5) : 1-88. Pl. 1-8.
- . 1970. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meioses and the origin of tetraploid *A. odoratum*. Hereditas (Lund. Swed.), **64** : 153-176.
- JONES, K. 1964. Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. Chromosoma, **15** : 248-274.
- KIANG, Y. T. 1982. Local differentiation of *Anthoxanthum odoratum* L. populations on roadsides. Am. Midl. Nat. **107**(2) : 340-350.
- MCNEILLY, T., et ANTONOVICS, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. Heredity, **23** : 205-218.
- MURFET, I. C. 1977. Environmental interaction and the genetics of flowering. Annu. Rev. Plant Physiol. **28** : 253-278.
- RATHCKE, B., et LACEY, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. **16** : 179-214.
- ROSMUZ, M. 1958. Cytological investigations on *Anthoxanthum alpinum* L. et L. a new species of the flora of Poland. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. **1** : 171-184.
- . 1960. The taxonomical rank of *Anthoxanthum alpinum* L. et L. in the light of anatomical studies. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. **3** : 81-90.
- SNAYDON, R. W. 1973. Ecological factors, genetic variation and speciation in plants. Dans Taxonomy and ecology. Éditeur : V. H. Heywood. Academic Press, London. pp. 1-29.
- SNAYDON, R. W., et DAVIES, M. S. 1971. Rapid population differentiation in a mosaic environment. II. Morphological variation in *Anthoxanthum odoratum*. Evolution (Lawrence, Kans.), **26** : 390-405.
- . 1976. Rapid population differentiation in a mosaic environ-

- ment. IV. Populations of *Anthoxanthum odoratum* at sharp boundaries. *Heredity*, **37**(1) : 9–25.
- TEPPNER, H. 1969. *Anthoxanthum alpinum* und seine Verbreitung in der Steiermark. *Phyton* (Horn, Austria), **13** : 305–312.
- 1970. Karotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. *Oesterr. Bot. Z.* **118** : 280–292.
- TURESSON, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas* (Lund. Swed.), **6** : 147–236.
- WU, L., et JAIN, S. 1980. Self-fertility and seed set in natural populations of *Anthoxanthum odoratum* L. *Bot. Gaz.* (Chicago), **141**(3) : 300–304.