

CONTRIBUTION A LA CYTOTAXONOMIE  
DE LA SECTION CYCLOSTIGMA GRISEB.  
DU GENRE GENTIANA L.

PAR GINO MÜLLER

THESE

présentée à la Faculté des sciences  
de l'Université de Neuchâtel  
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Contribution à la cytotaxonomie de la section  
Cyclostigma Griseb. du genre Gentiana L.

de Monsieur Gino Müller

---

## UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,  
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs C. Favarger, Ph. Küpfer et

P. Villaret (Lausanne)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 27 octobre 1982

Le doyen:

*A. Aeschlimann*  
A. Aeschlimann

Universität de Neuchâtel (Suisse) — Institut de Botanique —  
Laboratoire de Phanérogamie

Contribution à la cytotaxonomie de  
la section *Cyclostigma* GRISEB.  
du genre *Gentiana* L.

GINO MÜLLER

Avec 3 planches, 11 figures, 12 cartes et 6 tableaux

Résumé

La section *Cyclostigma* du genre *Gentiana* regroupe environ 20 espèces et sous-espèces principalement eurasiatiques. La présente étude porte sur les taxons centre- et ouest-européens. Les nombres chromosomiques de 6 taxons sont publiés pour la première fois. Une instabilité chromosomique n'a été mise en évidence que chez deux espèces. Sur la base d'observations cytologiques, morphologiques, écologiques et chorologiques, le statut des divers taxons est précisé. Des expériences d'hybridation ont été réalisées et semblent montrer une interstérilité très forte, sauf entre *G. verna* et *G. brachyphylla*. Une esquisse historique et phylogénétique de la section *Cyclostigma* est proposée. Le nombre de base primitif le plus probable est  $x = 5$ . À partir d'un ancêtre du Tertiaire, on peut distinguer 4 phylums dans lesquels le nombre 7 ( $n = 7$  ou  $n = 14$ ) serait apparu à 2 reprises de manière indépendante. L'origine géographique de la section est située dans la zone aralo-caspienne, mais les Alpes constituent un centre important de différenciation. Une clé de détermination pour les taxons d'Europe centrale et occidentale de la section *Cyclostigma* est proposée.

Zusammenfassung

Die Sektion *Cyclostigma* der Gattung *Gentiana* umfaßt ungefähr 20 hauptsächlich eurasiatische Arten und Unterarten. Die Chromosomenzahlen von 6 Taxa werden hier zum ersten Mal bekannt gegeben. Bei nur zwei Arten konnte eine Chromosomeninstabilität nachgewiesen werden. Der taxonomische Rang der Taxa konnte durch zytologische, morphologische, ökologische und chorologische Untersuchungen festgelegt werden. Hybridisationsversuche weisen auf eine hohe Intersterilität hin, mit Ausnahme der Kreuzung zwischen *G. verna* und *G. brachyphylla*. In der vorgeschlagene Phylogenie der Sektion *Cyclostigma* wird als wahrscheinlichste Ursprungs-Basiszahl  $x = 5$  angenommen. Ausgehend von einem im Tertiär lebenden Vorfahren können heute 4 Gruppen unterschieden werden, innerhalb derer die Zahl 7 ( $n = 7$  und  $n = 14$ ) zweimal unabhängig voneinander erschienen ist. Die Sektion hat ihren geographischen Ursprung in der Gegend des Aralsees und des Kaspischen Meeres, aber die Alpen stellen eine wichtige Artbildungsregion dar. Die Arbeit schließt mit einem Bestimmungsschlüssel für die zentral- und westeuropäischen Arten der Sektion *Cyclostigma*.

## Sommaire

1. Avant-propos . . . . .	626
2. Introduction . . . . .	627
3. Matériel et méthodes . . . . .	630
4. <i>Gentiana nivalis</i> LINNÉ . . . . .	636
5. <i>Gentiana utriculosa</i> LINNÉ . . . . .	639
6. <i>Gentiana pumila</i> JACQUIN . . . . .	643
7. <i>Gentiana schleicheri</i> (VACCARI) H. KUNZ . . . . .	645
8. <i>Gentiana terglouensis</i> HAQUET . . . . .	651
9. <i>Gentiana bavaria</i> LINNÉ . . . . .	656
10. <i>Gentiana rostanii</i> REUTER ex VERLOT . . . . .	661
11. <i>Gentiana orbicularis</i> SCHUR . . . . .	663
12. <i>Gentiana brachyphylla</i> VILLARS . . . . .	671
13. <i>Gentiana verna</i> LINNÉ . . . . .	676
14. <i>Gentiana tergestina</i> G. BECK . . . . .	686
15. <i>Gentiana sierrae</i> BRIQUET . . . . .	690
16. Taxons orientaux et balkaniques . . . . .	694
17. Hybrides naturels et hybridations . . . . .	698
18. Considérations générales . . . . .	703
18.1. Nombres de base . . . . .	703
18.2. Essai phylogénétique . . . . .	706
18.3. Essai de phytogéographie historique . . . . .	709
19. Clé de détermination . . . . .	715
20. Bibliographie . . . . .	717

## 1. Avant-propos

Un travail tel que celui que nous présentons ici ne pourrait se concevoir sans la collaboration et les conseils éclairés de nombreuses personnes auxquelles nous tenons à exprimer notre vive gratitude.

Mais auparavant, nous désirons rappeler la mémoire de nos regrettés amis JEAN-LUC CRÉLEROT et PIERRE AUBRY, tragiquement décédés sur la route au début de l'été 1971, au retour d'une excursion dans la région du Vanil Noir, à la recherche de *G. orbicularis*. Nous espérons que les résultats obtenus seront dignes d'eux.

C'est pour nous un honneur et un bien agréable devoir que de remercier M. le professeur CL. FAVARGER. Non seulement il nous a accordé sa confiance pour la poursuite du travail qu'il avait confié à JEAN-LUC CRÉLEROT, mais il a été constamment un appui précieux et un conseiller généreux. En dépit de sa charge d'enseignement et de ses propres travaux de recherche, il ne nous a jamais refusé une minute de son temps pourtant précieux lorsque nous avons besoin de son aide et de ses conseils. Il nous a fait ainsi bénéficier largement de ses très vastes connaissances dans tous les domaines de la botanique. Il est impossible de signaler ici tout ce que nous lui devons et nous ne pouvons que lui exprimer notre plus profonde reconnaissance.

M. le professeur P. VILLARET de Lausanne et M. le Dr. Ph. KÜFFER nous ont fait l'honneur de participer à notre jury de thèse. Nous les prions d'agréer notre respectueuse gratitude.

M. le professeur Dr. sc. nat. W. VENT a accepté que notre travail soit publié dans „Fed. des Repertorium“, organe dont il assume la rédaction. Qu'il veuille trouver ici l'expression de notre reconnaissance.

Nous tenons à exprimer également notre vive gratitude à MM. les professeurs CH. TERRIER et J.-L. RICHARD qui nous ont toujours encouragé dans nos recherches en nous faisant largement bénéficier de leurs conseils et de leur grande expérience.

Plusieurs de nos voyages à l'étranger ont été financés par des subventions de la Fondation J.-M. AUBERT, représentée par MM. les professeurs J. MIÈGE et C. FAVARGER, présidents en alternance, auxquels nous adressons nos plus vifs remerciements.

Ces remerciements vont également aux personnes qui ont accepté de diriger quelques-unes de nos excursions hors des frontières de la Suisse. Nous pensons particulièrement à MM. les professeurs A. BAUDIÈRE (Pyrénées orientales), P. MONTSERRAT-RECODER (Pyrénées aragonaises), N. BOSCAIU (Carpathes de Transylvanie) et aux Dr. J. CONTANDRIOPOULOS, M. BARBERO et F. TÄUBER.

L'établissement de nos cartes de distribution a été rendu possible grâce à la consultation des herbiers suivants: Cluj, Genève, Graz, Innsbruck, Jaca, Lausanne, Madrid, Munich, Neuchâtel, Graz, Turin et Vienne. Que leurs directeurs respectifs veuillent bien accepter nos remerciements.

Un travail de cytotaxonomie serait inconcevable sans la conservation d'un grand nombre de plantes vivantes en culture. Il n'est pas facile de maintenir en pleine des gentianes provenant parfois d'une altitude supérieure à 3000 m. Cela a été possible grâce à la compétence et au très grand „savoir-faire“ de M. P. CORREVEON, jardinier-chef à l'Institut de Botanique de Neuchâtel. Qu'il trouve ici l'expression de notre vive gratitude.

Mme F. BRAUN a accepté avec le sourire la tâche ingrate de la dactylographie de notre manuscrit. Nous lui en sommes reconnaissant et lui exprimons nos plus sincères remerciements.

Que dire enfin de nos amis de l'Institut de Botanique de Neuchâtel qui ont toujours accepté de collaborer avec nous, qui ont partagé nos joies dans d'inoubliables excursions et qui nous ont ramené du matériel. Leur amitié a été exemplaire et leur aide toujours efficace. Mmes M.-M. DUCKERT, N. GALLAND, M. TISSOT et MM. C. BÉGIN, E. BEURET, P. GALLAND, M. GREMAUD, K. L. HUYNH et E. FORTIS (ce dernier s'est en plus occupé avec compétence et dévouement des travaux photographiques de notre mémoire) méritent toute notre gratitude et nous garderons d'eux le meilleur souvenir.

Nous devons, pour terminer, une mention toute particulière à nos parents, notre épouse et nos enfants dont l'affectueuse compréhension a été pour nous un soutien de tous les instants.

## 2. Introduction

Dans le cadre de ses recherches cytotaxonomiques sur les plantes de montagne, le professeur CL. FAVARGER s'est très tôt intéressé aux gentianes. Ses premières investigations ont immédiatement mis en évidence les nombreux et passionnants problèmes, en particulier de taxonomie et de nomenclature, que posaient ces plantes (FAVARGER 1949a, 1949b, 1952, etc.). Si toutes les sections étaient dignes d'intérêt, il s'est rapidement avéré qu'en Europe, c'est dans le groupe de gentianes apparentées à *G. verna* que la cytotaxonomie permettrait d'apporter la contribution la plus importante et la plus profitable. Ainsi que nous le montrerons, c'est dans cette section, en effet, que les nombres chromosomiques présentent la plus forte variation, dans le sens d'une dysploïdie plus que dans celui d'une polyploïdie. La cytotaxonomie ne consiste bien sûr pas uniquement à rendre compte de la variabilité des nombres chromosomiques, mais il est évident que c'est dans les groupes de végétaux où une certaine variation existe dans ce domaine que les apports de cette discipline sont les plus intéressants.

Nous espérons pouvoir un jour réaliser une monographie complète de la section *Cyclostigma* en y incluant également l'étude cytotaxonomique des taxons asiatiques. Mais les circonstances nous obligent pour l'instant, à nous limiter à l'Europe centrale et occidentale, avec de brèves incursions seulement en Afrique du Nord et en Iran.

Lors de la rédaction de notre mémoire, nous avons été confronté à deux problèmes ayant des incidences sur la nomenclature. Ce sont les suivants:

1° Faut-il conserver au genre *Gentiana* son acception la plus courante (celle qu'avait adoptée KUSNEZOW, 1894) ou bien ce genre doit-il être démembré ?

2° Quel nom convient-il de donner à la section qui a fait l'objet de nos recherches, et que GRISEBACH (1839), le premier, a baptisée *Cyclostigma*, dans le cas où l'on se prononcerait pour le maintien d'un genre *Gentiana* correspondant soit au genre de KUSNEZOW, soit, pour le moins, au sous-genre *Eugentiana* de cet auteur ?

La réponse à ces questions nécessite un bref survol historique du genre *Gentiana*, que nous ferons suivre de notre opinion personnelle.

Le nom de *Gentiana*, s'appliquant à un genre de Phanérogames, fut employé et défini pour la première fois par TOURNEFORT (1700). Cet auteur décrit alors 19 espèces attribuées pour la plupart à BAUHIN (1623), parmi lesquelles on reconnaît *G. lutea*, *G. verna*, *G. utriculosa*, *G. acaulis*, *G. campestris*, etc.

LINNÉ reprend ensuite ce nom dans son *Genera Plantarum* (1743), puis dans la 1ère édition du *Species Plantarum* (LINNÉ 1753) où il décrit 23 espèces, dont la première, que l'on considère à juste titre comme le type du genre, est *G. lutea*.

Dès cette époque, les auteurs se sont rendu compte des problèmes que pouvait poser ce genre, de par la diversité des espèces que l'on y rencontre et, au XVIIIe siècle et dans la première moitié du XIXe, on trouve, en plus de LINNÉ, toute une série de botanistes qui ont traité ces espèces, chacun à sa manière. Il est toutefois possible de tirer de cette abondante bibliographie trois grandes lignes de force :

a) Un certain nombre d'auteurs ont choisi la voie tracée par LINNÉ et ont conservé au genre *Gentiana* son unité. Ils ont cependant mis en évidence la diversité de ce genre en définissant un certain nombre de subdivisions ou sections. Il s'agit principalement de FROELICH (1796) et de BUNGE (1824).

b) D'autres auteurs ont jugé le genre *Gentiana*, au sens de TOURNEFORT et de LINNÉ, suffisamment hétérogène pour justifier son démembrement en 2, 3 ou 4 genres distincts. Ce sont, entre autres, RUPPIUS (1718) qui, le premier, a préconisé la séparation de *Gentiana* et de *Gentianella*, MOENCH (1794), LINK (1821) et SOHMIDT (1796). Ce dernier auteur définit, en particulier, un genre *Hippion* très hétérogène regroupant 45 espèces dont *H. pyrenaicum*, *H. vernum*, *H. nivale*, *H. campestre*, etc.

c) Viennent enfin les auteurs qui préconisent une véritable explosion de l'ancien genre *Gentiana* de LINNÉ. Ce sont surtout NECKER (1790) et BORKHAUSEN (1796), ce dernier divisant les gentianes en 11 genres distincts.

Le XIXe siècle sera ensuite dominé par 2 grands monographes qui reviendront à des conceptions plus unitaires en définissant des sections à l'intérieur du genre *Gentiana*. GRISEBACH (1839, 1843) réunit et isole pour la première fois les espèces affines de *G. verna* en les groupant à l'intérieur de la section *Cyclostigma*. KUSNEZOW (1894, 1897) reprendra les mêmes idées générales, en divisant toutefois le genre en 2 sous-genres, *Eugentiana* et *Gentianella*, comprenant chacun un certain nombre de sections.

Le XXe siècle sera surtout marqué par des études plus ponctuelles, le nombre des espèces étant devenu très grand. C'est ainsi que seront publiées plusieurs monographies intéressant l'une ou l'autre des sections. On peut citer, par exemple, les travaux de WETTSTEIN (1896, 1900) sur la section *Endotricha*, de RONNIGER (1900, 1901) sur la section *Coelanthæ*, de JAKOWATZ (1899) sur la section *Thylacites* et, dans l'optique de notre travail, celui de SOLTOKOVIC (1901) sur les espèces vivaces de la section *Cyclostigma*.

Durant ces 30 dernières années, le centre de gravité des études sur les gentianes va quelque peu changer et on assistera d'une part à des essais de révision partielle, d'autre

part à des études s'intéressant aux gentianes de façon beaucoup plus spécialisée comme, par exemple, d'un point de vue chimiotaxonomique sur lequel nous reviendrons brièvement dans un chapitre ultérieur. Cependant certaines études, s'appuyant entre autres sur des résultats cytologiques ont eu pour objectif un remaniement général du genre. Nous nous limiterons à celles qui ont porté sur la section *Cyclostigma*. Mais il est évident que le problème nomenclatural que pose ce taxon dépend de la réponse qu'on donne à la première question soulevée ci-dessus (p. 627).

LÖVE & LÖVE (1961 a, 1961 b) préconisent d'abord le retour à l'ancien nom générique de SCHMIDT (1796), à savoir *Hippion*, mais avec une acception beaucoup plus étroite ne recouvrant que la section *Cyclostigma*, alors que SCHMIDT l'appliquait à 4 sections actuellement reconnues du genre *Gentiana*, ainsi qu'à une partie des genres *Gentianella* et *Centaurium*. HOLUB (1973), suivi de LÖVE & LÖVE (1975), considère ensuite *Hippion* comme un nom illégitime et propose alors l'appellation générique employée par DELARBE (1800), à savoir *Calathiana* que ce dernier auteur avait appliquée à *G. nivalis*.

Il ne nous appartient pas de nous prononcer pour ou contre le démembrement du genre *Gentiana*, car pour émettre une opinion valable à ce propos, il faudrait connaître parfaitement toutes les espèces décrites, y compris leurs caractères cytologiques et leur phytochimie comparée (voir cependant KÜPFER 1980).

Sans vouloir mettre „la charrue devant les boeufs“, car la justification de notre opinion figurera dans les conclusions générales, constatons simplement qu'il n'existe, „à priori“, aucun argument cytologique péremptoire pour ériger en genre la section *Cyclostigma*. En effet, les travaux des auteurs qui nous ont précédé ont mis en évidence au moins trois nombres de base, à savoir  $x = 5, 7$  et  $11$ , à l'intérieur de cette section qui compte, à côté d'espèces vivaces, des taxons annuels ou bisannuels.

D'autre part, si la tendance générale des taxonomistes modernes va vers la multiplication des genres, celle-ci ne comporte pas que des avantages. A supposer que chacun des genres taillés dans l'étoffe du genre *Gentiana* soit vraiment homogène, d'un point de vue pratique (et la taxonomie ne peut ignorer les incidences sur la botanique appliquée) il n'est pas heureux de remplacer un genre que tous les botanistes reconnaissent sans difficulté, par une pléiade de petits genres dont les noms (oubliés pour la plupart) sont encombrants pour la mémoire.

C'est pourquoi, pour ne pas compliquer davantage une nomenclature déjà bien assez embrouillée, nous avons opté pour le maintien de l'unité du genre *Gentiana* au sens strict (= *Eugentiana* KUSN.), suivant en cela la majorité des floristes modernes, dont les auteurs de „Flora Europaea“ (1972).

C'est précisément par rapport à ces derniers que s'est posé le second problème dont nous avons parlé (p. 628). TUTIN (1971, in „Flora Europaea“ 1972) et PRITCHARD (1977, 1978) proposent en effet une dénomination des sections quelque peu différente de celle adoptée généralement depuis GRISEBACH (1839) et KUSNEZOW (1894). Pour le groupe qui nous intéresse, ils préconisent un retour à l'ancien nom de FROELICH (1796), *Calathianae* (section qui fut d'ailleurs élevée au rang de genre par DELARBE 1800, ainsi que nous venons de le voir). Or, dans le travail de FROELICH, cette section a un sens plus étendu que celui que lui donnent les auteurs de „Flora Europaea“ et les 3 premières espèces citées, *G. acaulis*, *G. altaica* (= *G. grandiflora*) et *G. pyrenaica* appartiennent à 2 sections différentes (*Thylacites* et *Chondrophylla*), *G. verna* ne venant qu'en 4<sup>e</sup> position. A nos yeux, GRISEBACH (op. cit.) est le premier auteur à avoir isolé

les espèces qui font l'objet de notre étude dans un cadre bien délimité, celui de la section *Cyclostigma* (le nom *Cyclostigma* = à stigmaté circulaire est, à notre avis, le plus représentatif de la section). Nous ne comprenons pas les raisons du choix des auteurs de „Flora Europaea“. Etant donné qu'à l'époque de FROELICH, la typification n'existait pas, il nous semble raisonnable de considérer la première espèce citée par lui comme le type de la section<sup>1</sup>). Dans ce cas, *Calathianae* devrait s'appliquer au groupe de *G. acaulis*. Nous avons donc choisi de rejeter ce nom pour le groupe de *G. verna*, d'autant plus que la section définie par FROELICH est très hétérogène. Nous conserverons donc ici la dénomination *Cyclostigma* préconisée par GRISEBACH (1839), puis reprise par KUSNEZOW (1894) et de nombreux autres floristes.

### 3. Matériel et méthodes

La plus grande partie du matériel qui a servi de base à cette étude a été récolté par nos soins dans la nature, à l'occasion de voyages en Allemagne, Autriche, Espagne, France, Italie, Roumanie, Suisse et Yougoslavie. Les fixations ont quelquefois pu être faites sur place, mais nous avons essentiellement travaillé sur des plantes rapportées vivantes et cultivées à Neuchâtel.

Grâce au concours bienveillant de divers collaborateurs de l'Institut de botanique de Neuchâtel, nous avons également étudié des gentianes qu'ils nous ont ramenées, en particulier d'Afrique du Nord, du sud de la Yougoslavie, de Grèce, de Pologne et d'Iran.

Nous avons enfin reçu des graines récoltées dans la nature grâce aux échanges existant entre les divers Jardins botaniques. Malheureusement, les difficultés rencontrées lors de la mise en germination de ces graines, à cause du phénomène de la dormance et, surtout, de la perte rapide du pouvoir germinatif (MÜLLER 1977), nous ont empêché de profiter au maximum de ce matériel.

Un échantillon-témoin numéroté, déposé dans notre herbier personnel, accompagne chacun de nos comptages. Ces derniers portent sur près de 200 populations. Dans environ 30% des cas, nous avons obtenu le nombre chromosomique haploïde  $n$ , alors que 70% des comptages représentaient le nombre diploïde  $2n$ .

Tout notre matériel a été fixé selon la formule de HEITZ (3 parties d'alcool absolu pour 1 partie d'acide acétique glacial) avec, le plus souvent, précoloration au carmin acétique. Certains organes ont été traités au préalable par une solution saturée d' $\alpha$ -monobromonaphtalène. Ce traitement dure en moyenne 90–120 minutes pour les racines des plantes en pot et des germinations, et 2–3 $\frac{1}{2}$  heures pour les ovaires et les stolons. La coloration a été faite au carmin acétique, sauf pour les germinations qui ont été traitées selon la technique de FEULGEN et colorées au réactif de SCHIFF. Nous n'avons utilisé que la méthode, des écrasements („squashes“) pour nos observations cytologiques.

L'établissement des cartes de distribution repose surtout sur la consultation des herbiers suivants: Cluj (CL), Genève (G, G-DC, G-BOIS, G-BU), Graz (GZU), Innsbruck (IBF), Jaca (JA), Lausanne (LAU), Madrid (MA), Munich (M), Neuchâtel (NEU), Turin (TO) et Vienne (W). Lorsque les exsiccata manquaient, nous avons également eu recours à la bibliographie (diverses Flores régionales, MEUSEL 1978, etc.). Si nos cartes permettent de se faire une bonne idée de l'aire de répartition des diverses espèces, elles n'ont pas la prétention d'être exhaustives et des localités, principalement hors des limites de l'Europe occidentale, nous ont sans doute échappé.

<sup>1</sup>) D'après le Code de la Nomenclature (1978), la section comprenant le type du genre doit nécessairement porter le nom du genre. Logiquement, les auteurs de „Flora Europaea“ ont choisi la première espèce citée par LINNÉ (1753) comme type de la section *Gentiana*, à savoir *G. lutea*. Pourquoi n'avoir pas fait de même dans le cas qui nous préoccupe ici ?

Tableau I  
Matériel utilisé pour les numérations chromosomiques

Taxon	Provenance géographique	Témoins	2n
<i>G. nivalis</i>	France, Hautes-Pyrénées, Port de Boucharo	GM428	14
	Italie, Cuneo, Mongioie	GM5	14
	Suisse, Fribourg, Vanil Noir	GM279	14
	Suisse, Vaud, Pierre du Moëllé	GM107	14
	Suisse, Vaud, Anzeindaz	GM108	14
	Suisse, Valais, Val Ferret	GM102	14
	Suisse, Valais, Bourg St. Pierre	germ. <sup>1)</sup>	14
	Suisse, Valais, Moiry	germ. <sup>1)</sup>	14
	Suisse, Valais, Zermatt	germ. <sup>1)</sup>	14
	Suisse, Valais, Col du Simplon	GM101	14
	Autriche, Tirol, Wettersteingebirge	GM104	14
	Autriche, Nieder Oesterreich, Wiener Schneeberg	GM103	14
	Roumanie, Hunedoara, Stanuleti	GM566	14
	Roumanie, Maramures, Prislop-Puzdrelo	GM557	14
	<i>G. utriculosa</i>	Suisse, Valais, Vichère	GM39
Suisse, Valais, Findelen		GM670	22
Italie, Bergamo, Grigna méridionale		GM324	22
Italie, Belluno, Dürrenstein		GM129	22, 33
Italie, Brescia, Cima Tombea		GM343	22
<i>G. pumila</i>	Autriche, Nieder Oesterreich, Wiener Schneeberg	GM112	20
<i>G. schleicheri</i>	Suisse, Valais, Saflischpass	GM24	30
	Suisse, Valais, Simplon, Tochenhorn	GM114, 121, 211	30
	Suisse, Valais, Unterrothorn	GM273	30
	Suisse, Valais, Gornergrat/Zermatt, population I	GM119	30
	Suisse, Valais, Gornergrat/Zermatt, population II	GM573	30
	Suisse, Valais, Zermatt, Schwarzsee	GM223	30
	Suisse, Valais, Col de Torrent	GM115, 234	30
	Suisse, Valais, Glacier de Pannossière	GM117	30, 31
	France, Savoie, Col de l'Iseran	GM177	30
	Italie, Cuneo, Mongioie	GM118	30, 31
	France, Pyrénées-Orientales, Puigmal, population I	GM601	30
	France, Pyrénées-Orientales, Puigmal, population II	GM675	30, 31
	France, Pyrénées-Orientales, Puigmal, population III	GM674	30, 31 33
	<i>G. terglouensis</i>	Autriche, Kärnten, Hochobir, population I	GM126, 181
Autriche, Kärnten, Hochobir, population II		GM183	38

Tableau I (suite)

Taxon	Provenance géographique	Témoins	2n
	Autriche, Kärnten, Polinigg	GM128	38
	Autriche, Tirol, Kerschbaumeralp	GM235	38
	Italie, Belluno, Lavaredo	GM14, 25, 127	38
	Italie, Bolzano; Castellazzo	GM207	38
<i>G. bavarica</i> subsp. <i>bavarica</i>	Suisse, Vaud, Alpe d'Isenau	GM8, 253	30
	Suisse, Vaud, Tour de Famelon	GM48	30
	Suisse, Vaud, Mont d'Or	GM666	30
	Suisse, Vaud, Pic Chaussy	GM278	30
	Suisse, Vaud, Anzeindaz	GM10, 53, 56	30
	Suisse, Valais, Lac de Salanfe	germ. <sup>1)</sup>	30
	Suisse, Valais, Val Ferret	GM55	30
	Suisse, Valais, Six-Trembloz	NEU26552	30
	Suisse, Valais, Evolène, Vanasson	GM263	30
	Suisse, Valais, Simplon, Alter Spitel	GM11, 42	30
	Suisse, Niedwald, Engelberg, Pfaffen- bächli	GM49, 54	30
	Suisse, Grisons, Davos, Strela Pass	GM51	30
	Suisse, Grisons, Davos, Stillberg	GM52	30
	Suisse, Grisons, Umbrail	GM402	30
	Autriche, Steiermark, Hochschwab	germ. <sup>1)</sup>	30
<i>G. bavarica</i> subsp. <i>subacaulis</i>	Suisse, Valais, Val Ferret	GM63	30
	Suisse, Valais, Grand-St.-Bernard, Combe de Barasson	GM60	30
	Suisse, Valais, Simplon, Tochenhorn	GM61	30
	Suisse, Obwald, Engelberg, Rugghubel	GM59	30
<i>G. rostanii</i>	Italie, Torino, Val Germanasca, Prali	GM45	30
	France, Hautes-Alpes, Ceillac, Vallon du Cristillan	GM591	30
	Italie, Cuneo, Sta Anna di Vinadio	GM185	30
	France, Alpes-Maritimes, Col de la Cayolle	germ. <sup>1)</sup>	30
<i>G. orbicularis</i>	France, Hautes-Alpes, Ceillac, Bois Noir	GM7, 30, 94, 230	32
	France, Hautes-Alpes, Col Tronchet	GM26, 257	32
	Suisse, Vaud, Vanil Noir, Creux de Combe	GM325	32
	Suisse, Vaud, Vanil Noir, versant Sud	GM464	32
	Suisse, Fribourg, Vanil Noir, sommet	GM462, 472	32
	Suisse, Vaud, Pic Chaussy	GM277, 645	32
	Suisse, Vaud, Anzeindaz	GM1, 20, 264	32
	Suisse, Vaud-Valais, Frête de Saille	GM92, 216	32
	Suisse, Valais, Lac de Fully	GM23, 93	32
	Suisse, Grisons, Tali Cresta	GM28, 227	32
	Suisse, Grisons, Val Schlattain	GM685	32
	Suisse, Grisons, Albula	GM684	32
	Italie, Bolzano, Passo di Padon	GM619	32
	Autriche, Kärnten, Gross Glockner	GM683	32
	Autriche, Kärnten-Tirol, Heiligenblut	GM35	32
	Italie, Aquila, Gran Sasso	GM22, 213, 501	32
	Italie, Aquila, Corno Grande	GM32, 95	32
	Italie, Aquila, Portella	GM686	32

Tableau 1 (suite)

Taxon	Provenance géographique	Témoins	2n	
<i>G. brachyphylla</i>	France, Hautes-Alpes, Ceillac, Cristillan	GM583	28	
	Suisse, Fribourg, Dent de Folliéran	GM21	28	
	Suisse, Valais, Arolla, Tsidjiore Nouve	GM79	28	
	Suisse, Valais, Zermatt, Unterrothorn	GM269	28	
	Suisse, Valais, Simplon, Tochenhorn	GM68	28	
	Suisse, Valais, Zwischbergental, population I	GM82	28	
	Suisse, Valais, Zwischbergental, population II	GM19	28	
	Suisse, Valais, Alpjer	GM688	28	
	Suisse, Grisons, Davos, Jakobshorn	GM78, 197	28	
	Suisse, Grisons, Glacier de Cambrena	GM687	28	
	Autriche, Kärnten-Tirol, Heiligenblut	GM65	28	
	Autriche, Kärnten, Villacher Alpe	GM483	28	
	<i>G. verna</i> subsp. <i>verna</i>	Suisse, Berne, Corgémont	GM146	28
		Suisse, Berne, Mont-Soleil	GM182	28
		Suisse, Berne, Chasseral, population I	GM141	28
		Suisse, Berne, Chasseral, population II	GM342	28
Suisse, Neuchâtel, La Joux-du-Plâne		GM692	28	
Suisse, Neuchâtel, Creux du Van		GM138	28	
France, Ain, Crêt de la Neige		GM164, 204	28	
France, Ain, Reculet		GM133, 156	28	
Italie, Cuneo, Col de Tende		GM205	28	
France, Alpes-Maritimes, Col de la Lombarde		GM206	28	
France, Hautes-Alpes, Ceillac, La Clapière		NEU (CF)	28	
France, Hautes-Alpes, Croix de Ceillac		GM224, 266	28	
France, Hautes-Alpes, Cristillan, population I		GM589	28	
France, Hautes-Alpes, Cristillan, population II		GM582	28	
France, Hautes-Alpes, Cristillan, population III		GM585	28	
France, Hautes-Alpes, Col de l'Izoard		GM693	28	
France, Savoie, Pralognan		GM163	28	
Suisse, Fribourg, Vanil Noir		GM479	28	
Suisse, Vaud, Pic Chaussy		GM649	28	
Suisse, Vaud, Anzeindaz		GM613	28	
Suisse, Valais, Mauvoisin		GM176, 196, 262	28	
Suisse, Valais, Cabane de Chanrion		GM208	28	
Suisse, Valais, Evolène, population I		GM31	28	
Suisse, Valais, Evolène, population II		GM195, 240	28	
Suisse, Valais, Arolla		GM33, 248, 488	28	
Suisse, Valais, Col de Torrent		GM238, 539	28	
Suisse, Valais, Chandolin		GM470	28	
Suisse, Valais, Riefelalp		GM27, 162	28	
Suisse, Valais, Zermatt, Unterrothorn		GM270	28	
Suisse, Valais, Col du Simplon		GM139	28	
Suisse, Valais, Simplon, Tochenhorn		GM228	28	
Suisse, Valais, Lingwurm		GM206, 221	28	

Tableau 1 (suite)

Taxon	Provenance géographique	Témoins	2n
	Suisse, Grisons, Davos, Strela Pass	GM36	28
	Italie, Torino, Paradisia, Valmontey	GM203, 534	28
	Italie, Aosta, Cogne, Colonna	GM690	28
	Italie, Aosta, Cervigna	GM202, 542, 660	28
	Italie, Belluno, Cortina d'Ampezzo	GM209, 500	28
	Italie, Belluno, Maïrnolada	GM245, 489	28
	Italie, Bolzano, Passo di Padon	GM553	28
	Allemagne Fédérale, Oberbayern, Zugspitze	GM482	28
	Allemagne Fédérale, Oberbayern, Schachen	GM137, 503	28
	Autriche, Tirol, Wettersteingebirge	germ. <sup>1)</sup>	28
	Autriche, Kärnten-Tirol, Heiligenblut	GM34	28
	Autriche, Kärnten, Polinigg	GM243	28
	Autriche, Ober Oesterreich, Nock, population I	GM158	28
	Autriche, Ober Oesterreich, Nock, population II	germ. <sup>1)</sup>	28
	Autriche, Ober Oesterreich, Hochschwab	germ. <sup>1)</sup>	28
	Autriche, Nieder Oesterreich, Wiener Schneeberg, population I	GM131, 161, 249	28
	Autriche, Nieder Oesterreich, Wiener Schneeberg, population II	GM481	28
	Autriche, Nieder Oesterreich, Wiener Schneeberg, population III	GM492	28
	Italie, Aquila, Gran Sasso, population I	GM198	28
	Italie, Aquila, Gran Sasso, population II	GM194, 485	28
	Italie, Aquila, Gran Sasso, population III	GM214	28
	Italie, Aquila, Monte Porche, population I	GM497	28
	Italie, Aquila, Monte Porche, population II	GM220	28
	Italie, Chieti, Maiellotta	GM219	28
	Italie, Sulmona, Monte Vettore	GM691	28
	France, Puy-de-Dôme, Puy de Sancy	GM633	28
	France, Pyrénées-Orientales, Cambre d'Aze	GM388	28
	France, Pyrénées-Orientales, Valcebollere	GM18	28
	France, Hautes-Pyrénées, Col de l'Aubisque	GM417, 664	28
	France, Hautes-Pyrénées, Port de Boucharo, population I	GM596	28
	France, Hautes-Pyrénées, Port de Boucharo, population II	GM611	28
	France, Hautes-Pyrénées, Port de Boucharo, population III	GM427	28
	Espagne, Huesca, Castanosa	GM587	28
	Espagne, Huesca, Port de Benasque, sur calcaire	GM588	28
	Espagne, Huesca, Port de Benasque, sur silice	GM586	28
	Espagne, Lerida, Puig d'Alp	GM507	28

Tableau 1 (suite)

Taxon	Provenance géographique	Témoins	2n
	Espagne, Huesca, Peña de Oroel, population I	GM545	28
	Espagne, Huesca, Peña de Oroel, population II	GM418	28
	Roumanie, Maramures, Prislop-Puzdrele	GM578	28
<i>G. verna</i> subsp. <i>delphinensis</i>	France, Alpes de Haute-Provence, Montagne de Lure	GM459	28
	France, Alpes de Haute-Provence, Mont Serein	GM475	28
	France, Alpes-Maritimes, Col de la Cayolle	GM689	28
	France, Alpes de Haute-Provence, Col de Fêtre	GM474, 605	28
	France, Alpes-Maritimes, Mont Lachens	GM233	28
	France, Hautes-Pyrénées, Col de Restefonds	GM634	28
	Espagne, Huesca, Cotiella	GM575	28
	France, Pyrénées-Atlantiques, Col de Somport	GM134, 160, 236	28
<i>G. tergestina</i>	Yougoslavie, Istrie, Cernitza	GM498	30
	Yougoslavie, Istrie, M. Ucka (Mte Maggiore)	GM647	30
	Yougoslavie (leg. Jardin de Frohnleiten)	GM125	30
<i>G. sierrae</i>	Maroc, Haut Atlas central, Toubkal, Neltner, population I	GM547	30
	Maroc, Haut Atlas central, Toubkal, Neltner, population II	GM548	30
	Maroc, Haut Atlas central, Toubkal, Neltner, population III	GM563	30
	Espagne, Granada, Sierra Nevada, Veleta, population I	GM510	30
	Espagne, Granada, Sierra Nevada, Veleta, population II	GM665	30
<i>G. verna</i> subsp. <i>balcanica</i> (?)	Grèce, Thessalie, Mont Olympe population I	GM477	30
	Grèce, Thessalie, Mont Olympe, population II	GM480	30
	Yougoslavie, Macédoine, Titov Vrh	GM616	30
<i>G. pontica</i>	Iran, Elbronz, Kandavan	GM558, 559	30
<i>G. oschtenica</i>	URSS, Caucase, leg. in Jardin alpin du Sântis (CH/SG)	germ. <sup>1)</sup>	30
<i>X G. ambigua</i> (?)	Suisse, Valais, Arolla, Tsidjiore Nouve	GM67	28

<sup>1)</sup> germ. : numération effectuée à partir de graines et dont le témoin, cultivé au jardin, n'a pas encore fleuri.

4. *Gentiana nivalis* LINNÉ

Species Plantarum Ed. 1, p. 229 (1753)

Principale synonymie: *Ericoila nivalis* BORKHAUSEN, in Römer Arch. I, p. 27 (1796). — *Hippion nivale* F. W. SCHMIDT, in Römer Arch. I, p. 10 (1796). — *Gentiana minima* VILLARS, Hist. Pl. Dauph. II, p. 528 (1787).

Cette petite espèce représente, avec *G. utriculosa*, les taxons annuels ou bisannuels de la section *Cyclostigma*. Elle fait également partie du groupe peu nombreux des plantes alpines présentant cette forme biologique. C'est LINNÉ (1753) qui décrit ce taxon: „*Gentiana corollis quinquefidis infundibuliformibus, ramis unifloris alternis.*“ (op. cit. p. 229). Il se réfère à des descriptions antérieures, en particulier celles des flores de Suède, de Laponie et de Suisse. *G. nivalis* fut toujours placé par LINNÉ au voisinage immédiat de *G. verna*, ce qui n'est pas le cas de *G. utriculosa*, bien que ces deux plantes présentent des ressemblances évidentes. Actuellement, il est reconnu unanimement que ces deux taxons font partie de la section *Cyclostigma*, bien que certains auteurs les placent sur une branche phylogénétique latérale (HEGI 1927) ou dans une sous-section différente de celle des vivaces (ROUY & FOULAUD, 1908: sous-section *Gentianella* pour *G. nivalis* et *G. utriculosa*, sous-section *Hippion* pour les espèces vivaces).

## 4.1. Observations cytologiques

Lorsque notre travail a débuté, plusieurs auteurs s'étaient déjà intéressés à *G. nivalis* et en avaient publié le nombre chromosomique. Il s'agit de FAVARGER (1949a et 1952) pour des plantes de Suisse, KNABEN (1950) et LAANE (1969) pour des populations norvégiennes, D. LÖVE (1953) et A. & D. LÖVE (1956) en Islande, SKALINSKA & al. (1964) en Pologne, FAVARGER & KÜPFER (1968) et LÖVE & LÖVE (1975) dans les Pyrénées.

Cette plante, qui est incontestablement un diploïde, possède le nombre chromosomique le plus bas de toute la section. Il s'agit également d'une espèce relativement facile à étudier sur le plan cytologique, du fait de la multiflorie. Cela explique qu'il y ait concordance parfaite entre tous les auteurs ci-dessus pour le nombre chromosomique  $n = 7$ . Cela montre également que ce taxon présente une grande stabilité bien qu'il possède l'aire de répartition la plus vaste de toute la section, comme nous le verrons par la suite.

Notre étude a porté sur 14 populations de Suisse, de France, d'Italie, d'Autriche et de Roumanie (Tabl. 1). Dans tous les cas, nous avons pu confirmer le nombre chromosomique trouvé par nos prédécesseurs, à savoir  $2n = 14$  que nous avons compté essentiellement sur des mitoses somatiques d'ovaires et  $n = 7$  sur des mitoses polliniques, (Planche XXIV).

Les chromosomes sont fort semblables entre eux. Ils mesurent entre 2 et 4  $\mu\text{m}$  et présentent, dans les meilleurs des cas, une constriction plus ou moins submédiane. Sur quelques rares plaques métaphasiques, nous avons pu observer une paire de chromosomes à satellites. Comme pour toutes les espèces de la section *Cyclostigma*, l'établissement d'un caryotype est fort hasardeux: la fig. 1/1 montre ce que nous avons pu obtenir à partir d'une mitose de racine traitée à l' $\alpha$ -monobromonaphthalène, mais les

paires sont très difficiles à établir même lorsque, comme c'est le cas ici, les centromères sont très bien marqués.

#### 4.2. Morphologie (fig. 10/39)

Thérophyte de 2—15 cm (— 30 cm lors de la fructification), sans rejets stériles. Tige grêle souvent ramense dès la base, pluriflore (parfois simple et uniflore). Feuilles radicales en rosette lâche, petites (long. env.  $\frac{1}{2}$  cm), ovales à elliptiques, obtuses, à marge faiblement papilleuse; feuilles caulinaires généralement de taille sensiblement égale aux radicales, lancéolées, aiguës. Fleurs petites, brièvement pédonculées; calice cylindrique, faiblement éaréné, long de 10—15 mm, dont la moitié ou les  $\frac{2}{3}$  pour les dents; corolle rotacée, bleu ciel (parfois blanche ou violacée) à lobes lancéolés aigus de 5—8 mm de long et à tube ne dépassant que peu le calice. Graines brunâtres à noirâtres, à testa fortement réticulée, ne dépassant pas  $\frac{1}{2}$  mm de long. Floraison entre juin et août.

Du point de vue morphologique, on constate que cette espèce se distingue nettement des taxons voisins avec lesquels la confusion n'est pas possible, sauf peut-être avec des formes particulièrement chétives de *G. utriculosa*. Dans ce cas, la taille des feuilles radicales, plus grandes chez ce dernier, et surtout la forme du calice et le rapport de la longueur des dents à celle du tube ( $> \frac{1}{2}$  chez *nivalis*,  $< \frac{1}{2}$  chez *utriculosa*) permettent de faire la différence.

HEGI (1927) signale toute une série de formes de taille plus ou moins grande ou présentant des variations dans la couleur des fleurs. Nous n'en tiendrons pas compte ici, car il s'agit soit d'individus poussant dans des conditions extrêmes, soit de mutants très localisés dans l'espace et le temps.

#### 4.3. Ecologie

*G. nivalis* est une plante typique de pelouses alpines sur sol calcaire où il est assez fréquent. Tant ELLENBERG (1974, 1978) qu'OBENDORFER (1970) ou GUINOCHET & DE VILMORIN (1975) eitent cette espèce comme caractéristique de la classe des Elyno-Seslerietea en compagnie, entre autres, de *Dryas octopetala*, *Carex rupestris*, *Astragalus alpinus*, etc. L'espèce, toutefois, se rencontre aussi, selon GUINOCHET & DE VILMORIN (op. cit.) dans l'ordre des Caricetalia curvulae, ce qui montre bien l'amplitude écologique de cette plante qui semble apprécier des conditions moyennes.

La lecture des tables écologiques, tant d'ELLENBERG (1974) que de LANDOLT (1977) le confirme. Elle obtient en effet presque à chaque fois le coefficient moyen. On la rencontre aussi bien sur des sols légèrement acides que légèrement basiques, humides sans être franchement mouillés, mais elle peut supporter une certaine sécheresse. Il s'agit naturellement d'une plante de pleine lumière, mais, sa taille l'y obligeant, elle est tout à fait capable de supporter l'ombre relative de compagnes plus grandes. Elle n'apprécie par contre pas du tout l'ombre totale de nuages au passage desquels elle réagit en quelques minutes en fermant toutes ses corolles. Elle n'est extrémiste qu'à l'égard de la température, puisqu'elle se situe dans la zone de gel, soit sur les hautes montagnes, soit dans le Grand Nord, comme le confirme sa distribution.

Pour notre part, nous avons trouvé *G. nivalis*, par exemple au Vanil Noir, dans un Seslerio-Caricetum sempervirentis Elynetosum en compagnie, entre autres, de *G. orbi-*

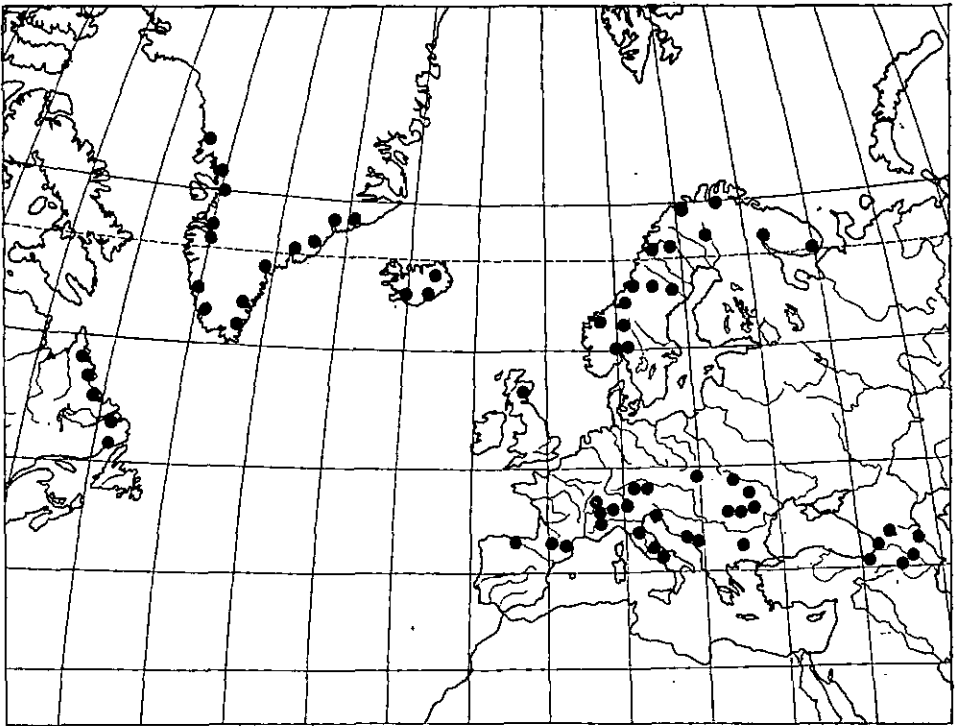
*cularis* (voir p. 669); fréquemment aussi dans des associations se rattachant au Poion alpinae ou au Polygono-Trisetion, cela tant dans les Alpes que dans les Pyrénées ou les Carpathes. Plus rarement, par exemple au Val Ferret, il se trouvait franchement dans le Nardion.

#### 4.4. Chorologie

*G. nivalis* est sans conteste l'espèce la plus largement répandue de la section *Cyclostigma*. Selon MEUSEL (1978), elle fait en effet partie d'un élément amphiatlantique arctico-alpin (carte No 1). Ce taxon se trouve dans la chaîne cantabrique, les Pyrénées, dans toute la chaîne alpine, les Apennins, les Alpes Dinariques, les Balkans, les Tatras et les Carpathes orientales. Nous le retrouvons ensuite dans le Caucase, en Ecosse, dans toutes les Alpes de Scandinavie (HULTEN 1950), en Islande, le long des côtes sud-est et sud-ouest du Groenland et sur la côte est du Labrador.

Nous n'avons pu retrouver *G. nivalis* dans le Jura, mais il fut signalé encore en 1958 et 1959 au Chasseral par KRÄHENBÜHL (1970), et „Flora der Schweiz“ (1972) l'indique également au Mt Tendre et au Reculet, ce que nous avons vérifié sur des échantillons d'herbier datant malheureusement tous du siècle dernier.

MEUSEL (1978) porte sur sa carte 3 localités appartenant au Massif central, indication qui semble bien être erronée, puisque ni ROUX & FOUCAUD (1908), ni FOURNIER (1961), ni GUINOCHET & DE VILMORIN (1975) ne signalent cette espèce dans



Carte 1. *G. nivalis*

le centre de la France. Pour sa part, CHASSAGNE (1957), dans sa flore d'Auvergne, reprend les indications d'auteurs anciens (DELARBE 1800) en précisant que l'espèce n'a pas été retrouvée et qu'elle a sans doute disparu.

Dans ses commentaires, MEUSEL (op. cit.) voit dans l'extrême légèreté des graines de *G. nivalis* (env. 15  $\mu$ g) une cause probable de sa grande dispersion géographique, à moins que cela ne soit dû à un hypothétique pont nord-atlantique au Pliocène, en particulier pour les populations islandaises, groenlandaises et canadiennes (Théorie de DAHL 1958 in MEUSEL 1978).

## 5. *Gentiana utriculosa* LINNÉ

Species plantarum Ed. 1, p. 229 (1753)

Principale synonymie: *Ericoila utriculosa* BORKHAUSEN, in Römer Arch. I p. 27 (1796). — *Hippion utriculosum* F. W. SCHMIDT, in Römer Arch. I p. 10 (1796). — *Gentiana bucovinensis* HERBICH, Select. pl. Gal. et Bucov. n. 16 (1836) ?

La seconde espèce annuelle ou bisannuelle de la section *Cyclostigma* présente, presque toujours, des caractères distinctifs très marqués par rapport aux autres espèces, à tel point que LINNÉ lui-même semble avoir hésité sur la position à lui donner. Ce n'est finalement que dans la 4<sup>e</sup> édition du Species Plantarum (LINNÉ 1797) qu'elle sera totalement incorporée au groupe de *G. verna*.

La description originale (LINNÉ 1753) indique: „*Gentiana* corollis quinquefidis hypocrateriformibus, calyceibus inflatis plicatis“ (op. cit. p. 229). LINNÉ, pour sa description, se réfère à des dénominations plus anciennes, en particulier celle de BAUHIN (1623) (*Gentiana utriculis ventricosis* p. 188), et il indique que la plante croît dans les Alpes suisses et italiennes. Elle est cependant la plante la moins typiquement alpine de toute la section et nous n'en avons fait qu'une étude relativement sommaire.

### 5.1. Observations cytologiques

Jusqu'à présent, *G. utriculosa* L. a été relativement peu étudié du point de vue cytologique, puisque seul FAVARGER (1952) a compté  $n = 11$  sur un individu en provenance du Torrione (Tessin).

Pour notre part, nous avons étudié 5 populations suisses et italiennes (Tabl. 1). A chaque fois, le nombre chromosomique  $2n = 22$  a pu être mis en évidence.

Toutefois, la fixation que nous avons faite au Dürrenstein, dans le nord de l'Italie, a montré un phénomène que nous n'avons jamais constaté dans une autre population de toute la section. Dans un des ovules fixés, nous avons trouvé quelques mitoses somatiques avec 33 chromosomes, soit un nombre tripl oïde (fig. 1/2). Il s'agit très certainement d'un cas isolé de non réduction de l'un des gamètes, puisque tous les autres boutons floraux de la même fixation présentaient le nombre chromosomique normal,  $2n = 22$  (plusieurs individus avaient été fixés). D'ailleurs, nous n'avons pas pu retrouver le témoin de cet individu triploïde, car, même une étude de la viabilité du pollen des plantes récoltées au moment de la fixation n'a pas permis la constatation de différences notables qui auraient signalé la présence d'un individu triploïde. De même, la taille de nos échantillons ne permet pas d'en désigner un comme pouvant être porteur de cette anomalie.

Comme chez la majorité des espèces de la section, la morphologie des chromosomes se caractérise par son homogénéité. Leur taille varie entre 2,5 et 4  $\mu\text{m}$ ; ils ont une constriction médiane à submédiane, et il est pratiquement impossible de les apparier d'une manière satisfaisante (Planche XXIV). Dans 3 populations, nous constatons la présence d'une paire de chromosomes à satellite, au maximum.

### 5.2. Morphologie (fig. 10/40)

Thérophyte de 5–25 cm (fortement accrescent lors de la fructification), sans rejets stériles. Tige plus ou moins ramifiée, pluriflore (rarement uniflore chez des individus chétifs). Feuilles radicales en rosette, longues de 6–10 mm, obovales, obtuses, rapidement flétries à l'anthesis. Feuilles caulinaires généralement plus petites, lancéolées parfois aiguës. Fleurs brièvement pédonculées, plus grandes que chez *G. nivalis*; calice elliptique, fortement renflé à ailes atteignant 2–4 mm de largeur, long de 10 à 20 mm, dont moins de la moitié pour les dents; corolle à tube ne dépassant que peu le calice, lobes lancéolés-elliptiques aigus de 5–8 mm, bleu ciel (souvent verdâtres à la face inférieure). Graines noirâtres, fortement ornementées, longues de 1 mm environ. Floraison entre mai et août.

Comme pour les autres espèces, de nombreuses formes et variétés ont été décrites différant principalement par la taille, l'importance de la ramification ou la couleur des fleurs. Mais il s'agit une fois encore de modifications morphologiques dues aux conditions de croissance de la plante ou à des mutations localisées, raisons pour lesquelles nous n'en tiendrons pas compte ici.

### 5.3. Ecologie

*G. utriculosa* L. est l'espèce de la section *Cylostigma* qui présente le caractère le moins franchement alpin. Il croît généralement entre 700 et 2000 m, avec un centre de gravité plutôt subalpin, mais il a été trouvé à 100 m d'altitude déjà dans la plaine du Rhin près de Mannheim en Allemagne (Selon MEUSEL 1978 il aurait d'ailleurs disparu de cette dernière région) et également à 2800 m dans le massif de la Vanoise en France.

LANDOLT (1977) le place aux côtés de *G. bavarica* et *G. rostandi* parmi les plantes préférant les sols humides à très humides, mais capables de supporter une assez grande amplitude saisonnière en ce qui concerne la teneur en eau du sol. Il semble affectionner plutôt le calcaire ou, pour le moins, des sols neutres à légèrement basiques (indicateur d'alcalinité). Il se situe également parmi les indicateurs d'humus et de sols pauvres en oxygène.

Du point de vue purement phytosociologique, *G. utriculosa* est une plante qui occupe des biotopes assez variés selon l'altitude, et il n'est jamais fréquent. Dans ses stations les plus basses, il semble se confiner dans des prairies humides et marécageuses, alors qu'avec l'altitude, il se retrouve dans des endroits un peu tourbeux, humides, mais également dans des pelouses plus mésophiles et des éboulis calcaires. OBERDORFER (1970) le signale comme localement caractéristique de l'Orchio-Schoenetum et du Primulo-Schoenetum. Il se rencontre également dans le Molinion, le Mesobromion et même le Seslerion dans ses stations les plus élevées.

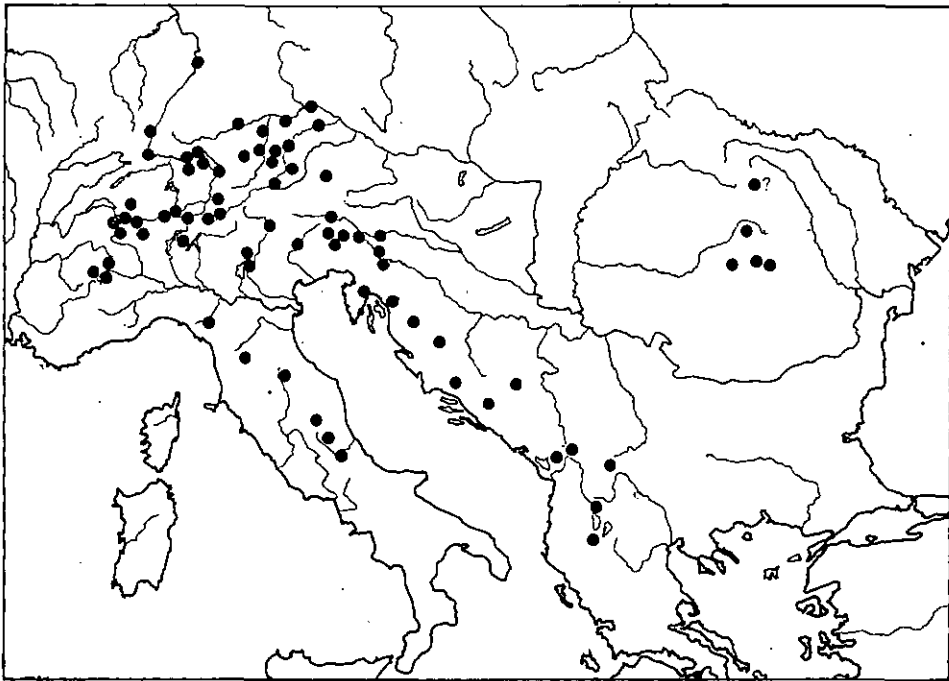
Pour notre part, nous l'avons trouvé au Dürrenstein dans un petit pierrier à 2100 m en compagnie de *Gentiana terglouensis*, *Leontopodium alpinum*, *Lotus alpinus*, *Trisetum alpestre*, etc.

A la Grigna, il se trouvait sur de petites buttes herbeuses avec *Carex baldensis*, *Carex humilis*, *Sesleria coerulea*, *Erica carnea*, *Helianthemum grandiflorum*, *Centaurea rhaetica*, etc.

#### 5.4. Chorologie

La lecture de la carte no 2, ainsi que de celle de MEUSEL (1978) montre que nous avons affaire ici à une espèce dont le centre de gravité est nettement situé au sud-est de l'Europe. On constate qu'elle présente une aire de distribution à peu près continue de l'Albanie et du sud de la Yougoslavie jusqu'en Savoie en longeant plutôt la bordure sud des Alpes. Plus au nord, nous la retrouvons principalement en Bavière et dans le Tyrol, ainsi que dans toute une série de localités longeant le Rhin d'une part, le Danube d'autre part. Elle possède également deux grandes portions disjointes de son aire dans les Apennins et dans les Carpathes de Transylvanie.

„Flora Europaea“ (1972) et „Flora of the USSR“ (1967) signalent *G. utriculosa* dans les Carpathes de Bucovine, à cheval sur l'Ukraine et la Roumanie, où il a porté le nom de *G. bucovinensis* HERBICH (voir synonymie à la page 639). MEUSEL (op. cit.) met pourtant ces indications en doute, signalant que l'auteur de cette espèce (HERBICH 1836) ne donne pas d'indications précises de provenance. En revanche, le même auteur (HERBICH 1859) indique dans un travail postérieur: „Auf subalpinen Wiesen bei Kirli-



Carte 2. *G. utriculosa*



Fig. 1. 1 *G. nivalis*. Val Ferret: Mitose somatique d'ovaire (earyogramme). — 2 *G. utriculosa*. Dürrenstein: Mitose somatique d'ovaire (individu triploïde). — 3 *G. schleicheri*. Wiener Schneeberg: Mitose somatique d'ovaire. — 4 *G. schleicheri* Mongioie: Mitose de racine. — 5 *G. schleicheri*. Puigmal I: Mitose de racine. — 6 *G. schleicheri*. Pannossière: Méiose de la microsporogénèse. Anaphase I avec chromosome B (→). — 7 *G. schleicheri*: Mongioie: Mitose somatique d'ovaire avec chromosome B (→)

baba auf den Bergen Futurika und Jedul" (op. cit. p. 215) et sa description de la plante „... caule stricto ramoso angulato, calyce alatoangulato . . .“ correspond bien à *G. utriculosa*, ce qu'admettent les auteurs de „Flora of the USSR“ (1967) dans leur synonymie. Pour notre part, nous avons trouvé dans l'herbier de Vienne (W 6231) un échantillon récolté par Woloszczak près de Jedul et déterminé comme *G. bucovinensis* HERBICH. Il s'agit d'une plante très développée (18 cm de haut), très ramifiée, portant une quinzaine de fleurs assez grandes (jusqu'à 25 mm de longueur), mais à calice présentant toutes les caractéristiques de *G. nivalis*, c'est-à-dire non renflé, à ailes pratiquement inexistantes et à dents atteignant la moitié de la longueur du tube. Woloszczak indique d'ailleurs au bas de son étiquette: „Ist bloss größere Form der *G. nivalis*“, opinion à laquelle nous nous rallions sans hésitation. Nous nous bornerons donc à conserver le nom de *G. bucovinensis* HERBICH dans notre synonymie, mais en portant la Bucovine sur notre carte avec un point d'interrogation.

### 6. *Gentiana pumila* JACQUIN

Enum. stirp. Vindob. pp. 41 et 215 (1762)

Principale synonymie: *Ericoila pumila* BORKH., in Römer Arch. I p. 27 (1796). — *Hippion pumilum* F. W. SCHMIDT, in Römer Arch. I p. 10 (1796). — *Gentiana imbricata* WILK. non FROELICH, in Nym. Consp. p. 499 (1878). — *Gentiana verna* L. var. *pumila* ARCANGELI, Fl. Ital. p. 473 pr. p. (1882).

C'est à l'époque de LINNÉ que JACQUIN (1762) décrit cette petite gentiane: „*Gentiana corolla quinquefida, infundibuliformi; caulibus unifloris; foliis lanceolato-linearibus*“ (op. cit. p. 41). Il signale d'ailleurs que ni LINNÉ, ni HALLER, ni DE L'ÉCLUSE ne semblaient connaître cette espèce à feuilles étroites qu'il dit être „*frequens in summis jugis Schneeberg*“ (op. cit. p. 41). Étant donné que le principal problème posé par ce taxon, à savoir sa présence ou son absence de la partie occidentale de la chaîne alpine, peut se résoudre rapidement par la cytologie, nous ne consacrerons que peu de lignes à cette espèce.

#### 6.1. Observations cytologiques

Deux auteurs, avant nous, ont déjà mis en évidence la faible valence chromosomique de *G. pumila*. Aussi bien FAVARGER (1965), sur une plante du Schneeberg, que LOVKA et coll. (1972), sur un individu de Slovénie, ont trouvé  $2n = 20$ . Ce nombre est, de loin, le plus bas de toutes les espèces vivaces de la section *Cyclostigma*.

Au cours d'un voyage en Autriche, nous avons retrouvé cette petite plante sur le Wiener Schneeberg, où elle est relativement abondante. Nous avons ainsi pu confirmer sans difficultés le nombre chromosomique de  $n = 10$  ou  $2n = 20$ , tant sur des mitoses polliniques que sur des divisions somatiques d'ovaires et de racines (fig. 1/3).

On peut remarquer ici que LÖVE & LÖVE (1975), selon leur théorie qui veut que la section *Cyclostigma* (= genre *Calathiana* Delarbre) ait  $x = 7$  comme nombre de base unique, pensent que le comptage de FAVARGER (1965) provient peut-être d'un individu hybride à  $2n = 21$ . Il s'agit là d'une hypothèse purement gratuite que nos propres observations, ainsi que celles de LOVKA et coll. (1972) infirment indubitablement. (En 1975, LÖVE & LÖVE semblent d'ailleurs oublier les nombres chromosomiques rapportés par LOVKA, travail auquel ils ont pourtant participé!).

Les chromosomes, variant entre 2 et 5  $\mu\text{m}$ , ont généralement une constriction sub-médiane à subterminale et, sur deux plaques équatoriales d'ovaires traités, nous, avons pu observer respectivement 1 et 2 satellites (fig. 1/5).

## 6.2. Morphologie (fig. 10/41)

Chaméphyte de 4—8 (—12) cm, gazonnant, à rejets stériles atteignant 5 cm. Tige simple et courte. Feuilles radicales en rosette; 1—3 paires de feuilles caulinaires; toutes les feuilles de taille sensiblement égale (10  $\times$  2—3 mm), étroitement linéaires à faiblement lancéolées, aiguës ou acuminiées, à marge parcheminée, légèrement, mais nettement papilleuse. Fleur solitaire, terminale; calice cylindrique-campanulé, faiblement ailé, long de 10—15 mm, dont la moitié pour les dents très étroitement lancéolées; corolle bleu ciel à tube 1 $\frac{1}{2}$ —2 fois plus long que le calice, lobes ovales-lancéolés, aigus, de 6—10 mm. Graines petites (< 1 mm), brun clair, à testa fortement réticulée et à crêtes ondulées. Floraison entre juin et août.

## 6.3. Ecologie.

*Gentiana pumila* est signalé, dans la bibliographie, comme plante de pelouses pierreuses et humides ou de combes à neige. C'est un taxon strictement inféodé au calcaire ainsi que le montre sa distribution. On le rencontre généralement entre 1800 et 2400 m, et même jusqu'à près de 3000 m (Hochkönig au sud de Salzburg).

Au Wiener Schneeberg, par exemple, nous l'avons trouvé dans un *Caricetum firmae* assez pur, à tendance mésophile, en compagnie de *Carex firma*, *Carex atrata*, *Dryas octopetala*, *Saxifraga caesia*, *Saxifraga moschata*, *Saxifraga aizoon*, *Oxytropis montana* subsp. *jacquinii*, *Helianthemum alpestre*, *Pedicularis verticillata*, *Chamaeorchis alpina*, *Potentilla clusiana*, *Arenaria ciliata* subsp. *bernensis*, *Dianthus alpinus*, *Myosotis alpestris*, *Pinguicula* sp., *Loiseleuria procumbens*, *Galium anisophyllum*, *Armeria alpina*, etc.

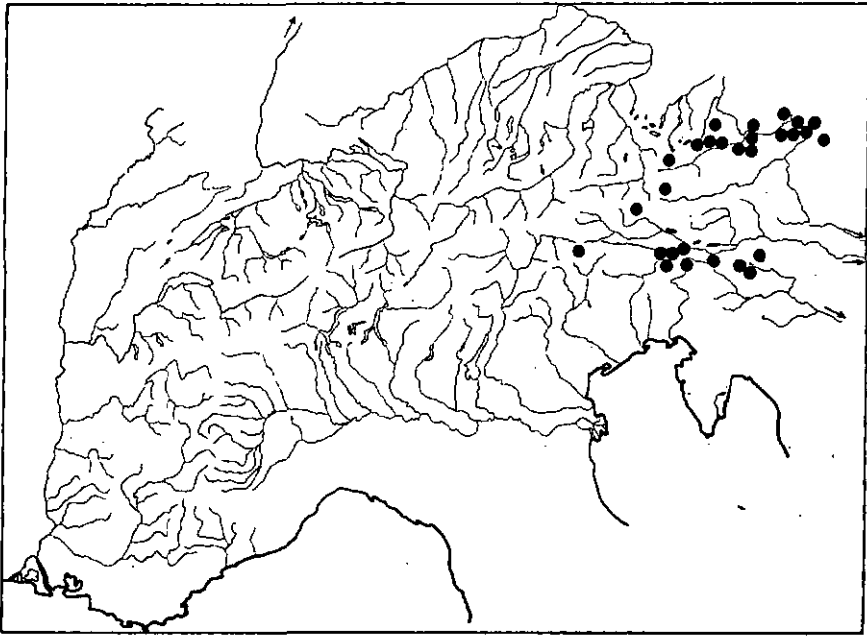
## 6.4. Chorologie

La carte no 3, ainsi que celles de MERXMÜLLER (1952 p. 25) et de MEUSEL (1978) indiquent indubitablement que *G. pumila* JACQ. est un taxon endémique des Alpes calcaires orientales. On le rencontre en effet dans les Alpes de Basse et de Haute Autriche en Styrie, Carinthie, Carniole, Slovénie et dans les Alpes Vénitiques.

SOLTOKOVIC (1901) l'indique également dans les Abruzzes et dans le Piémont, mais nous n'avons pas pu retrouver l'origine de ces affirmations. Il doit s'agir certainement d'une confusion avec certaines formes à feuilles étroites de *G. verna*.

A ce propos, il convient de relever une autre confusion qui a longtemps laissé croire à la présence de *G. pumila* JACQ. dans les Alpes occidentales et même aux Pyrénées. VILLARS (1787) déjà, reprenait la description de JACQUIN et signalait la plante au Lautaret et au mont de Lans (voir également la synonymie de *G. rostanii* p. 661).

Par la suite, cette indication fut reprise dans de nombreuses flores, par exemple celle de COSTE (1901) qui situe la plante dans les Pyrénées centrales et aragonaises, le Dauphiné, les Alpes-Maritimes, les Alpes, les Apennins et les Carpathes. ROUY & FOUCAUD (1908) font du taxon des Alpes occidentales une variété *villarsiana* ROUY et FOUCAUD, qu'ils subordonnent à *G. verna*. FOURNIER (1961 et 1977) revient à *G. pumila*

Carte 3. *G. pumila*

JACQ. avec une sous-espèce *eu-pumila* (JACQ.) P. F. dans le sud-est de l'Europe et une sous-espèce *delphinensis* (BEAUVERD) P. F. à l'ouest, position reprise par les auteurs de „Flora Europaea“ (1972).

Enfin KUNZ (1963, in GUINOCHET & DE VILMORIN 1975), conservant l'épithète *delphinensis* (BEAUVERD) KUNZ, subordonne ce taxon à *G. verna* à titre de sous-espèce. Cela représente, à notre avis, la solution la meilleure, ainsi que le montrent très bien nos études chromosomiques. En effet, le nombre  $n = 10$ , particulier au *G. pumila* JACQ. ne se rencontre que dans les Alpes calcaires orientales, et c'est exclusivement à cette région qu'il faut limiter la distribution de ce taxon (voir également p. 677).

### 7. *Gentiana schleicheri* (VACCARI) H. KUNZ

Ber. Schweiz. Bot. Ges. 49 p. 57 (1939)

Principale synonymie: *Gentiana imbricata* FROELICH, Gent. Diss. p. 74 (1796) pr.p. — *Gentiana verna* L. var. *imbricata* FROEL. form. b. *Schleicheri* VACCARI, in Bull. Murith. 36 p. 242 (1911). — *Gentiana verna* L. var. *terglouensis* HACQ. f. *Schleicheriana* VACCARI, in Nuov. giorn. bot. ital. 24, 4 p. 230 (1917). — *Gentiana bavarica* L. var. *terglouensis* (HACQ.) FOURNIER, 4 Fl. Fr. p. 858 (1946). — *Gentiana terglouensis* HACQ. subsp. *schleicheri* (VACCARI) TUTIN, in Bot. Journ. Linn. Soc. 64, 1 p. 378 (1971).

La reconnaissance de *G. schleicheri* en tant que taxon différent de *G. terglouensis* est un fait relativement récent, puisqu'elle remonte au début du XXe siècle. Comme nous le signalons à propos de cette dernière espèce (voir p. 653), une certaine confusion régna longtemps de par l'ambiguïté du binôme *G. imbricata* FROEL.

Lorsque SOLTOKOVIC (1901), à la suite de FRITSCH (1899), reprit la dénomination *G. terglouensis* HAQ., elle étendit l'aire de répartition de l'espèce aux Alpes occidentales, certainement à cause de déterminations erronées d'échantillons d'herbiers. VACCARI (1911) vérifia à nouveau les herbiers et, surtout, se rendit sur le terrain. Il trouva le taxon occidental plus grand dans toutes ses parties et décida de le séparer de son homologue oriental en adoptant la nomenclature suivante :

„*G. verna* var. *imbricata* FROEL. s. lato GAISEB., KOCH, REICH. fil. et auct. plur. form. a) *genuina* mihi = *G. imbricata* FROEL. et auct. fere omn. s. stricto. Feuilles lancéolées (5-7 de long. × 2-3 mm de long (sic!)). Plante ordinairement petite, 3-4 cent. de haut. Propre aux Alpes orientales.

„form. b. *Schleicheri* mihi = *G. imbricata* SCHL. p. p., VACCARI apud. FIORI, PAOLETTI p. p., PAMPANINI, BEAUVERD, SCHRÖTER p. p. non al. Feuilles un peu plus grandes et plus largement lancéolées que dans la forma *genuina* (2½-5 mm de long. (sic!) × 5-8 mm de long). Plante un peu plus robuste et plus grande dans toutes ses parties. Sauf ces dimensions, elle est toutefois absolument la même que la précédente. Propre aux Alpes occidentales“ (op. cit. p. 242).

On constate qu'il accorde peu d'importance à ces deux taxons, puisqu'il n'en fait que de simples formes. Il cite également le binôme *G. imbricata* SCHL. repris dans DE CANDOLLE (1815), ce qui introduit une nouvelle confusion à propos de laquelle nous parlerons dans le chapitre consacré à *G. bavarica* (voir p. 658).

VACCARI reviendra par la suite sur le même sujet (1917), mais avec une nomenclature légèrement modifiée, puisqu'il parle maintenant de *G. verna* var. *Terglouensis* HAQ. f. *Schleicheriana* mihi. Il conserve une fois encore le statut de forme à ce taxon.

KUNZ (1939) consacre un petit article à la plante des Alpes occidentales. Après avoir comparé en détail les morphologies respectives des deux taxons signalés par VACCARI (1911), il conclut : „Ich möchte mit diesen etwas müssigen Erwägungen die Übersetzung zum Ausdruck bringen, dass f. *Schleicheri* der gleiche systematische Rang eignet wie der ostalpinen *G. terglouensis*, der *G. brachyphylla*, *G. Favratii* und *G. verna* . . . jedenfalls möchte ich einstweilen und nicht zuletzt aus praktischen Motiven vorschlagen, die westliche Pflanze auf dieselbe Stufe mit der *G. terglouensis* aus den süd-tiroler Dolomiten zu stellen und sie *G. Schleicheri* (VACCARI) H. KUNZ comb. nov. zu nennen“ (op. cit. p. 160).

Cette opinion fut acceptée par certains auteurs (HESS, LANDOLT & HIRZEL 1972, GUINOCHET & DE VILMORIN 1975), alors que d'autres revenaient en arrière et accordaient aux deux taxons un statut de sous-espèces (TUTIN 1971, 1972, ZANOHERI 1976).

Nos observations et en particulier les études cytologiques que nous avons partiellement publiées déjà (CRÉLEROT & MÜLLER 1974, MÜLLER 1974b), montrent que KUNZ (1939) ne s'était pas trompé en proposant, pour les deux taxons, un statut d'espèces à part entière, ainsi que nous le verrons plus loin.

## 7.1. Observations cytologiques

Lorsque notre travail a débuté, le nombre chromosomique de *G. schleicheri* était encore inconnu. En 1974, nous avons publié nos premiers résultats avec JEAN-LUC CRÉLEROT. Sur la base de 5 populations, nous avons trouvé, dans tous les cas,  $2n = 30$  (CRÉLEROT & MÜLLER 1974), avec parfois la présence d'un chromosome surnuméraire dont nous reparlerons.

Le nombre chromosomique  $2n = 30$  a été retrouvé dans tous nos comptages, effectués le plus souvent sur des mitoses somatiques d'ovaire (Planche XXIV) ou de racine (fig. 1/4) ayant subi un prétraitement à l' $\alpha$ -monobromonaphtalène.

Les chromosomes sont de taille moyenne (entre 2 et 3,5  $\mu\text{m}$ ) et ont une constriction généralement médiane à submédiane. Dans quelques cas, la présence d'une paire de chromosomes à satellites a été mise en évidence (fig. 1/5). Une comparaison avec *G. terglouensis* (p. 654) montre que les chromosomes de cette dernière espèce sont, en règle générale, assez nettement plus petits que ceux de *G. schleicheri*.

Un certain nombre de populations, pourtant, ont montré une instabilité du caryotype, phénomène rare dans le cadre de la section *Cyclostigma*. On retrouve cette instabilité, moins fréquemment semble-t-il, chez le taxon le plus voisin de *G. schleicheri*, à savoir *G. terglouensis* (voir p. 653). Ces diverses observations méritent d'être détaillées:

Sur la population en provenance du glacier de Pannossière, CRÉLEROT (in CRÉLEROT & MÜLLER 1974) avait déjà mis en évidence la présence d'un chromosome surnuméraire dans des anaphases hétérotypiques de la microsporogénèse. Ce chromosome reste le plus souvent au centre de la cellule et ne migre pas vers les pôles (fig. 1/6). D'autres cellules-mères de la même anthère avaient, en revanche, une méiose tout à fait normale avec 15 bivalents.

Dans le même travail (op. cit.), nous avons également signalé le cas de la plante du Mongioie où certaines mitoses somatiques d'ovaire montraient 30 chromosomes de taille normale et 1 nettement plus petit, peut-être un chromosome B (fig. 1/7).

Ce phénomène s'est encore accentué dans les différentes populations pyrénéennes qui, à notre connaissance, n'ont d'ailleurs jamais été signalées. Pourtant, ainsi que nous le montrons dans un travail récent (MÜLLER 1980), elles appartiennent incontestablement (tant par la morphologie que par l'écologie et la cytologie) à cette espèce que l'on considérait à tort comme endémique ouest-alpine.

Nous avons tout d'abord étudié des mitoses polliniques sur du matériel en provenance du Puigmal et nous avons pu observer, côte à côte, des plaques métaphasiques à 15 et à 16 chromosomes, avec toutefois une majorité pour le premier nombre. Sur des méristèmes radiculaires fixés au jardin botanique et traités à l' $\alpha$ -monobromonaphtalène, nous avons ensuite rencontré, plus régulièrement, des nombres de  $2n = 31$  ou même 33 chromosomes, bien que le nombre de  $2n = 30$  ne fût jamais absent. Sur les meilleures images de plaques métaphasiques issues de la population „Puigmal II“, nous avons pu observer 30 chromosomes à constriction médiane à submédiane, dont deux présentaient toujours une constriction secondaire très nette et un satellite. Un chromosome surnuméraire était, dans la plupart des cas, bien visible, mais il avait la particularité de ne laisser apparaître aucun centromère, ce dernier étant soit absent, soit tout à fait terminal (fig. 2/8).

Ce phénomène s'est encore accentué dans la population „Puigmal III“ où, à côté de figures mitotiques à 30 et 31 chromosomes, nous avons trouvé une série de plaques métaphasiques présentant non pas 1, mais 3 chromosomes surnuméraires. Ils avaient une morphologie tout à fait comparable, caractérisée par l'absence d'un centromère visible. Les autres chromosomes étaient identiques à ceux de la population II et nous avons, à chaque fois, retrouvé la paire à satellite (fig. 2/9).

Nous ne pensons pas, pour l'instant, que ces observations soient de nature à remettre en question le nombre  $2n = 30$  que nous admettons pour *G. schleicheri*, car tous

les individus étudiés, sans exception, possèdent des cellules à 30 chromosomes. Cela nous amène à considérer ces variations comme étant le fait de chromosomes B, puisque le nombre chromosomique varie à l'intérieur d'un même individu. Nous sommes obligé d'écarter, pour l'instant du moins, la dysploidie pour expliquer ces irrégularités. Il y a pourtant de fortes chances que des cas de dysploidie se soient une fois produits, car c'est, à notre avis, la seule façon de comprendre les divers nombres chromosomiques, stables et très voisins, qui apparaissent dans la section *Cyclostigma*.

Il est cependant curieux de constater que l'instabilité chromosomique est surtout l'apanage de deux taxons très voisins, *G. schleicheri* et *G. terglouensis*; cependant elle n'a peut-être pas tout à fait la même signification chez ces deux espèces.

Chez *G. terglouensis*, le nombre  $2n = 40$  nous apparaît comme relictuel, car c'est de lui que dérive vraisemblablement le nombre courant de l'espèce,  $2n = 38$  (voir p. 654). Il y a donc hésitation, dans quelques cas seulement, entre  $n = 19$  et  $n = 20$ , c'est-à-dire entre un nombre probablement récent ( $n = 19$ ), mais stabilisé à l'heure actuelle, et le nombre ancestral de ce taxon ( $n = 20$ ), nombre maintenant en voie de disparition.

*G. schleicheri* présente un cas inverse, puisque le nombre chromosomique le plus stable et le plus fréquent est  $2n = 30$ , nombre probablement hexaploïde avec pour base  $x = 5$ , que nous considérons comme le plus primitif à l'intérieur de la section *Cyclostigma* (voir p. 703). L'instabilité se marque alors par une augmentation de la valence chromosomique et pourrait éventuellement conduire à l'apparition, dans quelques milliers ou millions d'années, d'un nouveau nombre chromosomique supérieur à  $2n = 30$  et dérivé de ce dernier.

L'étude cytologique de ces deux taxons très voisins nous permet de faire une double constatation qui ne manque pas d'intérêt dans le cadre de l'ensemble de la section :

Premièrement, la variation posséderait tantôt un caractère relictuel (*G. terglouensis*), tantôt un caractère progressif (*G. schleicheri*), montrant une évolution relativement récente et non encore terminée de la section *Cyclostigma*.

Deuxièmement, nous assistons d'une part à une diminution du nombre chromosomique (*G. terglouensis*), alors que, d'autre part, la tendance est à l'augmentation (*G. schleicheri*). Nous avons donc, chez les gentianes de la section *Cyclostigma*, la possibilité d'une dysploidie aussi bien ascendante que descendante; ce qui nous semble d'un impact phylogénétique certain, ainsi que nous le verrons plus loin.

## 7.2. Morphologie (fig. 10/42)

Chasméphyte de 3—7 cm, densément gazonnant à rejets stériles courts. Tige uniflore presque nulle. Feuilles imbriquées, non en rosette, ovales-lancéolées, aiguës, à extrémité redressée en „pointe de ski“ (3—6 × 5—10 mm), à marge parcheminée et fortement papilleuse. Calice cylindrique atteignant 2 cm, ailé, dents courtes (2—4 mm); corolle bleue assez claire, 20—25 mm de diamètre à tube dépassant le calice de  $\frac{1}{2}$  à  $\frac{1}{3}$ . Graines brun très foncé à noires (1—1,5 mm); testa assez fortement réticulée. Floraison de juin à août.

Les lignes qui précèdent montrent que *G. schleicheri* se distingue assez nettement des autres espèces de la section. Il est surtout intéressant de comparer sa morphologie à celle de *G. terglouensis*, car on peut alors se rendre compte que les différences sont

suffisamment importantes pour justifier la séparation de ces deux taxons, en dehors des considérations cytologiques ou chorologiques.

Comme l'avait très justement fait remarquer VACCARI (1911), *G. schleicheri* apparaît comme plus robuste dans toutes ses parties. Les feuilles sont plus grandes, moins densément imbriquées et un peu moins papilleuses. Elles ont ce port en „pointe de ski“ que KUNZ (1940) avait très bien observé, et qui constitue un peu la signature de ce taxon à l'état frais tout au moins. Le calice est plus important par rapport au tube de la corolle, il possède des angles à ailes mieux marquées, mais, en revanche, des dents relativement plus courtes. Les graines, enfin, sont plus grandes, d'un brun beaucoup plus foncé, et présentent une ornementation de la testa plus prononcée.

### 7.3. Ecologie

*G. schleicheri* croît à l'étage alpin, le plus souvent entre 2000 et 2700 m, mais peut atteindre et même dépasser 3000 m (Unterrotthorn, Valais), ou descendre jusque vers 1600 m (Canigou, Pyrénées-Orientales). Il s'agit d'une plante des milieux ouverts qui ne supporte les pelouses qu'à la condition que le sol ne soit pas trop riche en humus et le recouvrement pas trop important. Elle semble avoir une prédilection particulière pour les schistes sur lesquels on la rencontre le plus généralement.

*G. schleicheri* possède une écologie très voisine de celle que nous verrons pour *G. terglouensis*. Il semble cependant être moins strict en ce qui concerne la nature de la roche-mère, phénomène qui ressort aussi bien de nos observations personnelles que des travaux de phytosociologie signalant ce taxon. C'est le cas, en particulier, de ceux de RICHARD (1975). Cet auteur considère l'espèce comme caractéristique de l'alliance du *Drabion hoppeanae* au sens de ZOLLITSCH (1967/1968), bien que ce dernier n'en parle pas dans son travail, consacré surtout aux Alpes orientales. Dans son article, RICHARD (op. cit.) signale *G. schleicheri* dans deux associations, en précisant qu'il s'agit avant tout d'une espèce liée aux schistes. Tout d'abord, dans ce qu'il nomme *Artemisio-Saxifragetum muscoidis*, *G. schleicheri* se rencontre aussi bien dans la sous-association sur schistes calcaires en compagnie d'*Artemisia mutellina*, que dans celle sur schistes lustrés argileux avec *A. genepi*. Ensuite, l'espèce se rencontre dans l'Elynetum, mais on peut alors la considérer comme indicatrice d'un stade pionnier, car elle est condamnée à disparaître dès que le recouvrement devient plus important.

Pour notre part, nous avons trouvé *G. schleicheri* dans des associations pouvant se rattacher au *Drabion hoppeanae* ou à l'Oxytropido-Elynetum, mais également dans des milieux plus franchement acides, où l'espèce serait plutôt indicatrice d'un stade pionnier du *Curvuletum*.

Voici, à titre d'exemple, deux relevés que nous avons effectués près de Zermatt en Valais, à peu de distance l'un de l'autre :

a) Unterrotthorn sur Zermatt: Schistes lustrés sur une faible pente orientée à l'est (5%) et à une altitude de 3100 m. Le relevé porte sur une surface de 25 m<sup>2</sup> et le recouvrement est de 20% seulement: 1.3 *Silene exscapa*, 1.2 *Poa alpina*, 1.2 *Saxifraga oppositifolia*, +.2 *Gentiana schleicheri*, +.2 *Minuartia sedoides*, +.2 *Salix herbacea*, +.2 *Phyteuma globularifolium*, + *Artemisia genepi*, + *Draba fladnizensis*, + *Draba hoppeana*, + *Festuca halleri*, + *Arenaria ciliata*, + *Euphrasia minima*, + *Oxytropis gaudini*, + *Tanacetum alpinum*, (+) *Linaria alpina*.

b) Unterrotthorn sur Zermatt: Pelouse encore ouverte sur schistes lustrés. La pente (20%) est orientée à l'est, l'altitude est de 3080 m et le recouvrement d'environ 70%. Le

relevé porte sur une surface de 25 m<sup>2</sup>: 3.3 *Carex curvula* subsp. *curvula*, 2.3 *Festuca varia*, 1.3 *Silene exscapa*, +.2 *Gentiana verna*, +.2 *Arenaria ciliata*, +.2 *Minuartia verna*, +.2 *Salix herbacea*, + *Gentiana schleicheri*, + *Saxifraga exarata*, + *Potentilla frigida*, + *Artemisia genepei*, + *Phytocuma globulariifolium*, + *Taraxacum alpinum*, + *Polygonum viviparum*, + *Draba hoppeana*, + *Tanacetum alpinum*, + *Euphrasia alpina*, + *Poa alpina*, r *Sedum atratum*, r *Ligusticum mutellinoïdes*, r *Erigeron uniflorus*.

Ainsi que nous l'avons signalé dans les pages qui précèdent, nous avons retrouvé *G. schleicheri* dans les Pyrénées orientales. La présence de cette espèce y était restée totalement inconnue jusqu'à aujourd'hui, du moins d'après les informations dont nous disposons. Dans cette chaîne de montagnes, son écologie est tout à fait comparable à ce que nous avons observé dans les Alpes et ce taxon semble également inféodé aux schistes métamorphiques. Tout au plus nous est-il apparu avec une tendance un peu plus acidophile.

Il n'existe bien sûr pas d'étude phytosociologique à son sujet, mais SERVE (1972) donne une série de relevés, en particulier dans ce qu'il nomme „groupement à *Festuca supina*, *Silene acaulis* et *Salix retusa*“ (op. cit. p. 114) d'une part, et „groupement à *Festuca supina* sur coulées à éléments fins“ (op. cit. p. 267) où le *G. verna* que l'on trouve a de fortes chances d'être, en fait, *G. schleicheri*.

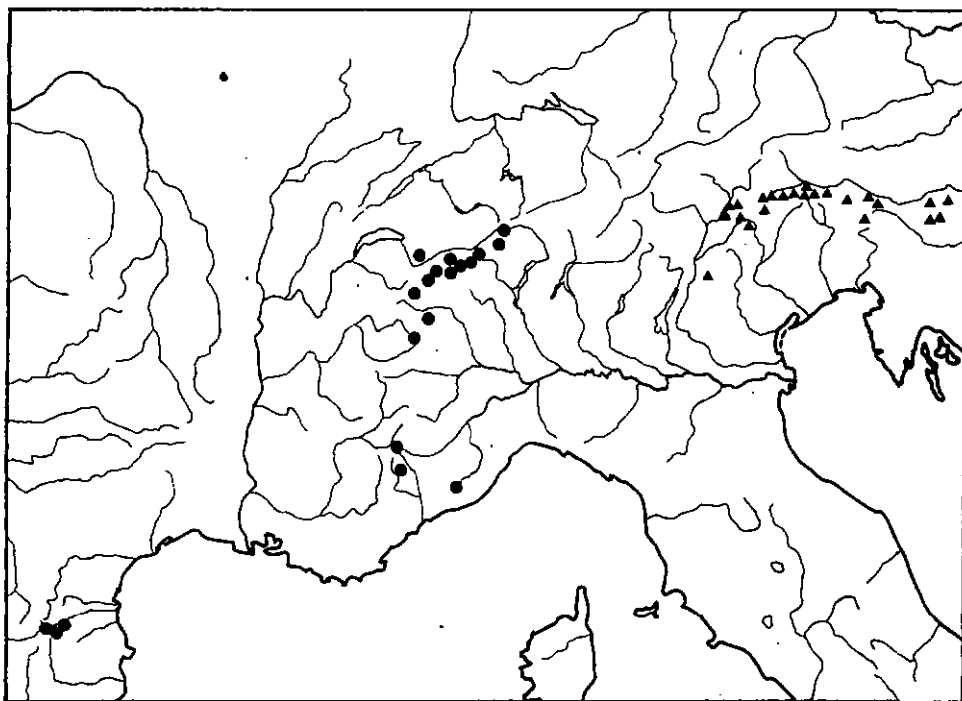
De notre côté, nous avons trouvé cette plante au Puigmal dans des pelouses écorchées, très ouvertes, toujours sur schistes métamorphisés, à partir de 2600 m. Le recouvrement n'excède jamais 50% et *G. schleicheri* pousse le plus souvent en compagnie des espèces suivantes: *Festuca supina*, *Silene acaulis*, *Minuartia sedoides*, *Arenaria grandiflora*, *Carex curvula* subsp. *curvula*, *Androsace carnea*, *Erigeron aragonensis*, *Gentiana alpina*, *Jasione humilis*, *Myosotis alpestris*, *Potentilla crantzii*, *Helictotrichon montanum*, *Ranunculus parnassifolius*, etc.

Sur un sommet voisin, le Cambre d'Aze, nous avons effectué un relevé, à nouveau sur schistes métamorphiques, sur une pente d'environ 25% et à 2530 m d'altitude. Le recouvrement était également très faible (environ 30%) et la surface concernée ne dépassait pas 5 m<sup>2</sup>: 1.3 *Globularia nana*, 1.2 *Koeleria vallesiana* subsp. *intermedia*, 1.2 *Helictotrichon montanum*, 1.2 *Astragalus australis*, 1.2 *Oxytropis halleri*, +.2 *Gentiana schleicheri*, +.2 *Poa alpina*, +.2 *Silene acaulis*, +.2 *Sempervivum arachnoideum*, + *Sedum annuum*, + *Alchemilla alpina*, + *Minuartia verna*, + *Antennaria dioica*, + *Draba aizoides*, + *Thymus serpyllum*, + *Artemisia laxa*.

Il convient de signaler, pour terminer, que *G. verna*, considéré jusqu'à présent comme la seule espèce vivace de la section *Cyclostigma* croissant dans ces montagnes, se trouve effectivement dans des milieux fort proches, mais un peu plus fermés. C'est toujours lui que l'on rencontre dans la pelouse proprement dite et, lorsqu'il passe dans les zones relativement ouvertes, il se cantonne au voisinage des touffes de *Carex curvula* ou d'*Helictotrichon montanum*, c'est-à-dire là où le „micro-recouvrement“ est sensiblement plus important.

#### 7.4. Chorologie

Avant nos voyages dans les Pyrénées (MÜLLER, 1980), nous avons toujours considéré *G. schleicheri* comme une espèce endémique des Alpes centrales et méridionales. C'est également ce qu'admettent tous les auteurs modernes, ainsi que le montre la carte de MEUSEL (1978). On trouve effectivement ce taxon à partir du Binnental en Valais jusqu'au Mongioie dans les Alpes ligures, en passant par les Alpes pennines, savoyardes, graies, cottiennes, du Dauphiné, de Maurienne et maritimes (carte no 4).



Carte 4. ● *G. schleicheri*; ▲ *G. terglouensis*

Depuis sa découverte dans les Pyrénées, nous sommes obligé d'infirmer la notion d'endémique alpin, puisque nous avons vu *G. schleicheri* au Puigmal et au Cambre d'Aze. En consultant les herbiers, en particulier celui de Munich, nous avons retrouvé 4 individus de *G. schleicheri* au milieu d'une planche de *G. verna* typiques, le tout classé sous ce dernier binôme (M 197/647, *G. verna* L. Pyrénées orientales. Col de la Descargue östlich des Mont Canigou, oberhalb Corsavy, Mattenhänge bei 1600–1750 m 5. 6. 1967. Leg. H. ROESSLER no 5588).

On constate (carte no 4) que *G. schleicheri* et *G. terglouensis* ont des aires de répartition totalement distinctes. Par conséquent, les deux espèces peuvent être considérées comme des taxons pseudo-vicariants<sup>1)</sup>, tout en ayant sensiblement les mêmes exigences écologiques, encore que *G. terglouensis* soit plus fréquemment lié au calcaire.

### 8. *Gentiana terglouensis* HACQUET

Pl. alp. carn. p. 15 (1782)

Principale synonymie: *Hippion pusillum* F. W. SCHMIDT, in Roemer Arch. I p. 17 (1796). — *Gentiana imbricata* FROELICH, Gont. Diss. p. 74 (1796) pr. p. — *Gentiana aestiva* ROEM. et SCHULT. var. b SCHULTES, Syst. veg. VI p. 156 (1820). — *Gentiana verna* L. var. *imbricata* (FROEL.) ARCANGELI, Fl. Ital. p. 473 (1882). — *Gentiana verna* L. var. *Tergloviensis* (HACQ.) FIORI, Fl. Ital. II p. 225 (1925–1929).

<sup>1)</sup> La notion de vicariance adoptée ici est prise dans son sens le plus strict, défini par LÖVE (1954), c'est-à-dire que les deux taxons ne peuvent pas être des vicariants vrais, ayant des nombres chromosomiques différents.



Fig. 2. 8 *G. schleicheri*. Puigmal II: Mitose de racine avec 1 chromosome surnuméraire (→). — 9 *G. schleicheri*. Puigmal III: Mitose de racine avec 3 chromosomes surnuméraires (→). — 10 *G. terglouensis*. Kerschbaumeralp: Méiose de la microsporogénèse. Métaphase I. — 11 *G. terglouensis*. Hochobir: 2e mitose pollinique. — 12 *G. terglouensis*. Polinigg: Mitose de racine — 13 *G. terglouensis*. Kerschbaumeralp: Méiose de la microsporogénèse. Métaphase I. — 14 *G. terglouensis*. Hochobir: Mitose pollinique avec 1 chromosome surnuméraire plus petit (→)

Bien que défini pour la première fois à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle déjà, le binôme *G. terglouensis* sera victime de nombreuses confusions et restera ignoré jusqu'au début du XX<sup>e</sup> siècle.

C'est en 1782 que HACQUET décrit un taxon en provenance du Mt Terglou (Yougoslavie) de manière très précise, mais son travail ne semble pas avoir rencontré d'écho parmi les botanistes de l'époque. Quatorze ans plus tard, FROELICH (1796) fera une nouvelle description de ce taxon, sous le nom de *G. imbricata* FROEL., sans citer la publication de HACQUET qu'il ne devait pas connaître. Du fait de sa plus grande notoriété, le travail de FROELICH servira de base à l'étude des gentianes, et c'est le nom qu'il propose pour cette espèce qui sera retenu par tous les auteurs du XIX<sup>e</sup> siècle.

Selon SOLTOKOVIC (1901), FRITSCH (1899) semble être le premier à avoir reconnu le binôme de HACQUET comme seul nom valide, en fonction de la règle de priorité, puisque même KUSNEZOW (1894) emploie encore le nom de *G. imbricata* FROEL. La préférence donnée depuis lors à la dénomination *G. terglouensis* est heureuse pour deux raisons principales :

— Le nom se réfère à une plante des Alpes orientales qui mérite d'être isolée au sein de la section *Cyclostigma* en raison surtout de son nombre chromosomique particulier (voir plus loin).

— La conservation du binôme *G. imbricata* FROEL. a été, durant tout le XIX<sup>e</sup> siècle, une source de confusions, en particulier avec le var. *imbricata* SCHLEICHER non FROELICH de *G. bavarica* (voir *G. bavarica* subsp. *subacaulis*, p. 658).

### 8.1. Observations cytologiques

*G. terglouensis* est l'espèce de la section *Cyclostigma* qui présente le nombre chromosomique le plus élevé. C'est sans doute pour cette raison qu'elle offre un peu plus de difficultés que les autres à l'étude cytologique. Jusqu'à présent, un seul auteur en a fait une étude succincte en obtenant des résultats approximatifs. En 1964, FAVARGER & HUYNH<sup>1)</sup> communiquaient le nombre  $2n =$  circa 42 dans les „IOPB Chromosome number reports II“ pour un individu de la Rossalpe (Italie). L'année suivante, FAVARGER (1965) donnait davantage de précisions et indiquait  $n = 20$  pour une métaphase homéotypique de la microsporogénèse et  $2n =$  environ 40 pour des mitoses somatiques de boutons floraux, toujours de la même provenance.

Dans le cadre de notre travail, nous avons eu l'occasion d'étudier 6 populations venant de 5 localités différentes. Il ne nous a pas été possible de confirmer le nombre publié par FAVARGER, car nous avons trouvé, le plus souvent,  $n = 19$ , tant sur des méiotes de la microsporogénèse (fig. 2/10) que sur des mitoses polliniques (fig. 2/11), et  $2n = 38$  sur des mitoses somatiques d'ovaires et des mitoses de racines (fig. 2/12). Dans ces deux derniers cas, les chromosomes, déjà de petite taille, ont tendance à se rassembler en amas, ce qui rend la numération d'autant plus difficile qu'ils sont plus nombreux.

Dans les figures méiotiques, nous avons pu observer quelques cas d'asynédèse partielle avec, par exemple, 11 bivalents et 16 univalents dans une métaphase hétéro-

<sup>1)</sup> L'attribution de ce nombre aux deux auteurs repose sur une erreur des rédacteurs des „IOPB Chromosome number reports“, car FAVARGER seul est responsable des comptages publiés à cette place sur des plantes des Alpes.

typique (fig. 2/13). Ces particularités expliquent certainement l'imprécision de la numération de FAVARGER (1964, 1965), ainsi que le nombre  $n = 20$  qu'il a cruvé. Cela d'autant plus que, sur une des populations du Hochobir, nous avons pu observer des mitoses polliniques montrant incontestablement 19 et 20 chromosomes (fig. 2/11 et 2/14) dans la même anthère. Dans le second cas, toutefois, le 12<sup>e</sup> chromosome, d'une taille nettement plus petite que celle des autres (fig. 2/14) pourrait éventuellement s'interpréter comme un chromosome B.

Les chromosomes sont généralement de petite taille, entre 1.5 et 3  $\mu\text{m}$  (moyenne 2  $\mu\text{m}$ ). Ils ont une constriction médiane à submédiane. Dans de rares cas, nous avons pu mettre en évidence la présence de satellites (1 à 3). Les quelques plaques métaphasiques où les constriction étaient bien visibles ne nous ont pas permis d'établir un caryotype, d'autant plus que ce dernier paraît être très homogène.

D'après l'ensemble de nos observations, nous sommes obligé d'admettre que le nombre chromosomique de *G. terglouensis* est de  $2n = 38$ . Cela ne signifie certainement pas qu'il existe un nombre de base  $x = 19$  au sein de la section *Cyclostigma*. Il est beaucoup plus vraisemblable que 38 dérive de 40 par dysploïdie avec perte de chromatine, ce qui n'entraîne pas nécessairement des suites fâcheuses chez une plante dont le génôme est probablement octoploïde.

Cette hypothèse nous conduit donc à admettre pour cette espèce un nombre de base  $x = 5$  beaucoup mieux compatible avec celui d'autres espèces de la section, ainsi que nous le verrons dans les considérations générales (voir p. 703).

## 8.2. Morphologie (fig. 10/43)

Chaméphyte de 3–6 cm, gazonnant, à rejets stériles courts ( $1/2$ –2 cm). Tige très courte, uniflore. Feuilles densément imbriquées, de taille toutes sensiblement égale (3–6  $\times$  2–4 mm), ovales-lancéolées, très aiguës, à marge parcheminée et fortement papilleuse. Calice étroitement cylindrique, long d'environ 1 cm, à angles à peine carénés, dents courtes (3 mm) triangulaires et à bords papilleux; corolle bleue assez claire, d'un diamètre d'environ 2 cm, à lobes elliptiques aigus ou obtus et à tube 2 fois plus long que le calice. Graines brun clair, ne dépassant pas 1 mm, à testa réticulée, mais faiblement ornementée. Floraison en juillet et août.

Les lignes qui précèdent montrent que ce taxon peut difficilement être confondu avec d'autres espèces de la section. Il diffère de *G. brachyphylla* par ses feuilles densément imbriquées, plus fortement papilleuses et par l'absence de rosette. La présence de papilles, ainsi que les feuilles franchement aiguës et la forme du calice permettent de le distinguer de *G. bavarica* subsp. *subacaulis*, alors que la taille générale de la plante dans toutes ses parties, la forme du calice et le rapport de la longueur de ce dernier à celle du tube de la corolle le séparent nettement de *G. schleicheri* avec lequel il fut pourtant longtemps confondu sous le nom général de *G. imbricata* FROEL.

## 8.3. Ecologie

La plupart des flores ne donnent que des indications écologiques très vagues pour *G. terglouensis*: „Par place sur les pelouses herbeuses et pierreuses, avec une préférence pour les sols calcaires“ (HEGI 1927) ou „Lieux herbeux, caillouteux et rocheux“

(ZANGHERI 1976). L'espèce ne figure pas dans la liste de „valeurs écologiques“ d'ELLENBERG (1974) et, à plus forte raison, dans celle de LANDOLT (1977) qui s'applique à la flore suisse.

Seuls les auteurs qui se sont intéressés tout spécialement aux Alpes orientales signalent cette espèce en tant que caractéristique stricte du Caricetum firmæ. C'est le cas, en particulier, de SCHARFETTER (1938) et, surtout, d'AICHINGER (1933). Ce dernier la place aussi bien dans l'association typique (Firmetum typicum) que dans son faciès à *Dryas octopetala*. Voici d'ailleurs les espèces caractéristiques qu'il signale pour cette association: *Carex firma*, *Gentiana clusii*, *Helianthemum alpestre*, *Sesleria sphaerocephala*, *Phyteuma sieberi*, *Saussurea pygmaea*, *Chamaeorchis alpina*, *Saxifraga caesia*, *Pedicularis rosea*, *Gentiana froelichii*, *Gentiana terglouensis*, *Crepis jacquini*.

*G. terglouensis* est incontestablement une plante de l'étage alpin, descendant rarement à l'étage subalpin supérieur. Les divers échantillons d'herbier que nous avons examinés nous permettent de le situer entre 2000 et 2700 m d'altitude, avec un minimum au Gärtnerkofel (Autriche) à 1600 m et un maximum vers 3000 m à la Marmolada (Italie).

L'étude de sa distribution par rapport à la géologie des Alpes, ainsi que nos observations et celles de SCHARFETTER et d'AICHINGER, montrent que *G. terglouensis* est strictement inféodé au calcaire et à la dolomie. Pourtant HAYEK (in AICHINGER 1933) préconise la séparation des populations poussant sur dolomie sous l'ancien biotope de *G. imbricata* FROEL. Cela nous paraît tout à fait injustifié, ainsi que le montrent nos études cytologiques, puisque le nombre chromosomique très particulier de  $2n = 38$  se retrouve aussi bien dans le Tyrol méridional que dans les Karawanken.

Personnellement, nous n'avons rencontré *G. terglouensis* que dans quelques stations où il était d'ailleurs toujours rare. Au Hochobir, par exemple, nous l'avons trouvé dans un éboulis calcaire consolidé, très ouvert (recouvrement inférieur à 60%), avec une pente d'environ 10%, une orientation nord et une altitude de 2130 m. Il croissait en compagnie de *Carex firma* (dominant), *Dryas octopetala*, *Poa alpina*, *Arenaria ciliata*, *Phyteuma sieberi*, *Minuartia verna*, *Rhododendron hirsutum*, *Sesleria sphaerocephala*, *Helianthemum alpestre*, *Saxifraga aizoon*, *Anthyllis vulneraria*, *Saxifraga moschata*, etc. Il s'agit là d'une association représentant bien le Caricetum firmæ.

Au Polinigg, en revanche, *G. terglouensis* se trouvait dans les endroits les mieux consolidés d'un éboulis calcaire en forte pente (90%), à une altitude de 2120 m. Ses stations avaient toujours un recouvrement extrêmement faible et il était accompagné d'une mosaïque de plantes de pelouses écorchées, de pierriers et, même, de rochers calcaires comme, par exemple, *Elyna myosuroides*, *Potentilla caulescens*, *Saxifraga paniculata*, *Oxytropis montana*, *Gypsophila repens*, *Cerastium latifolium*, *Thlaspi rotundifolium*, *Minuartia sedoides*, *Campanula scheuchzeri*, *Polygonum alpinum*, etc.

#### 8.4. Chorologie

*G. terglouensis* est une espèce strictement endémique des Alpes austro-orientales (voir carte no 4 et MEUSEL 1978). Son aire de répartition est plus ou moins continue, des Karawanken au Tyrol italien, en passant par la Carinthie, le nord des Alpes Juliennes, la Carniole et le Tyrol oriental. Il a sa limite occidentale au niveau du Trentin-Haut-Adige (Marmolada) et manque totalement aux Alpes Rhétiques, par exemple.

Nous ne retrouvons *G. schleicheri*, taxon que l'on peut qualifier de pseudo-vicariant de *G. terglouensis*, qu'à partir du Haut-Valais et plus à l'ouest, c'est-à-dire après une aune d'environ 300 km à vol d'oiseau (voir carte no 4 et p. 650).

La confusion qui a longtemps régné entre ces deux espèces explique les indications erronées de nombreux auteurs qui signalent *G. terglouensis* en Valais, au Tessin, au Val d'Aoste (HEOI 1927), ou encore dans les Alpes maritimes italiennes (SOLTOKOVIO 1901).

### 9. *Gentiana bavarica* L.

Species Plantarum, Ed. I, p. 229 (1753)

Principale synonymie: *Ericala Bavarica* DOX, Syst. of gard. and bot. IV, p. 191 (1837). — *Ericoila Bavarica* BORKH., in Römer Arch. I, p. 27 (1796). — *Hippion Bavaricum* F. W. SCHMIDT, Fl. Boëm. p. 21 (1793). — *Gentiana elongata* HAENK., in JACQ. coll. II p. 88 (1788). — *Gentiana prostrata* WAHLENBG., Veg. Helv., p. 47 (1813) pr. p.

Parmi les espèces vivaces de la section *Cyclostigma*, *G. bavarica* est certainement, avec *G. rostanii*, l'espèce qui pose le moins de problèmes du point de vue de son identification. Comme nous le verrons par la suite, elle diffère de toutes les autres par une série de caractères bien nets et facilement reconnaissables. La description originale remonte à LINNÉ (1753) et par la suite, plusieurs auteurs décrivent des variétés comme, par exemple, var. *elongata* E. STEIGER, var. *intermedia* E. STEIGER, var. *subacaulis* SCHLEICHER, etc. Nous discuterons plus loin de l'importance qu'il faut leur donner.

#### 9.1. Observations cytologiques

Du point de vue cytologique, cette espèce n'a été étudiée, jusqu'à présent, que par deux auteurs. MATTICK (in TISCHLER 1950) a compté  $2n = 28$  sur une plante en provenance du Tyrol, alors que FAVARGER (1965) a trouvé  $n = 15$  sur un exemplaire des Grisons.

Dans le cadre de nos propres recherches, nous avons étudié 18 populations originaires des Alpes suisses et 1 en provenance de la Hochschwab en Autriche. Dans tous les cas, nous avons pu confirmer, sans aucun doute possible, le résultat de FAVARGER et toutes nos plantes ont  $n = 15$ . La moitié des comptages a été effectuée sur des mitoses polliniques, le reste porte essentiellement sur des mitoses somatiques de racines et d'ovules soumis à un prétraitement à l' $\alpha$ -monobromonaphtalène. Dans un cas seulement, nous avons pu observer une méiose de la microsporogénèse, tout à fait régulière et, en particulier, de magnifiques anaphases II avec 4 fois 15 chromosomes absolument incontestables (fig. 4/16).

Sur le plan de la morphologie chromosomique, on peut noter, parfois, la présence d'une paire assez nettement plus grande que les autres (Mt d'Or, Alpe d'Isenau, fig. 4/17), sans qu'elle puisse être mise en évidence de façon constante, et la présence plus ou moins régulière de satellites (jusqu'à 4 sur certaines plaques somatiques). La taille des chromosomes est le plus souvent voisine de  $3 \mu\text{m}$  avec une constriction médiane ou submédiane qui n'est d'ailleurs visible que sur les meilleures plaques métaphasiques issues du méristème radulaire.

Toutes nos observations apportent une preuve suffisante de la stabilité du nombre chromosomique  $n = 15$  pour *G. bavarica*, quelle que soit la sous-espèce considérée. Nous n'avons, en effet, pu constater aucune différence cytologique entre les subsp. *bavarica* et *subacaulis*, la séparation se situant plutôt, comme nous le verrons plus loin, au niveau morphologique et, surtout, écologique.

## 9.2. Morphologie (fig. 10/44 et 10/45)

Chaméphyte assez fortement gazonnant, à pousses stériles densément feuillées, courtes ( $1/2$ –2 cm) et à tiges fertiles uniflorea hautes de 4–12(–20) cm. Feuilles très nombreuses, ne formant pas de rosette, obtuses, arrondies à obovales, les inférieures parfois un peu plus petites, 1 à 2 fois plus longues que larges (long. de 5–15 mm), sans bord translucide et papilleux; 3 à 4 paires nettement caulinaires, les autres en colonnade plus ou moins dense. Calice très souvent partiellement violacé, long de 10–15 mm dont 5–6 mm pour les dents aiguës et sans bordure parcheminée, à sinus arrondis, dépassant la moitié du tube de la corolle et à ailes bien marquées; corolle atteignant 25 mm de long et 20 mm de diamètre, bleu très profond pouvant aller jusqu'au violet, lobes obtus (7–13 × 3–6 mm); 5 étamines (HEGI, 1966, en indique 4 par erreur); ovaire nettement stipité, à style bifide et souvent déjà divisé à l'anthèse, stigmates irrégulièrement lobés et assez longuement papilleux. Graines brun clair à fauve, à peine inférieures à 1 mm, à testa alvéolée, faiblement ornementée. Floraison de juillet à septembre.

De cette description, il est intéressant de faire ressortir quelques caractères particulièrement importants. Les indications ci-dessous valent également pour *G. rostanii*, dont nous verrons les caractères distinctifs par la suite.

Tout d'abord, ce sont certainement les deux espèces de la section ayant le plus fort degré de sociabilité et la plus forte tendance à former des gazons. Toutes deux se caractérisent par l'absence de rosette, cette dernière étant remplacée par une colonnade de feuilles, toujours obtuses et plus ou moins densément imbriquées. Le nombre de paires nettement caulinaires, toujours supérieur à 3, est également un caractère important.

D'autre part, la marge des feuilles, généralement très lisse et non papilleuse, permet de séparer facilement ces deux espèces des autres. Enfin, la présence d'un ovaire très nettement stipité et la forte propension des styles à se séparer avant la fructification complètent le tableau et contribuent à isoler encore plus nettement ces deux espèces.

Malgré la présence de ces caractères distinctifs très clairs, *G. bavarica* peut, suivant les conditions, faire montre d'une variabilité morphologique assez étendue, principalement en ce qui concerne la longueur de la tige et la forme des feuilles. Cela a conduit les auteurs à décrire une foule de variétés et de formes. Nous ne pouvons ici les citer toutes et, laissant de côté celles qui portent sur une modification de la couleur de la fleur, nous indiquerons, avec HEGI (1966), les var. *alpestris* BR.-BL., var. *elongata* E. STEIGER et var. *intermedia* E. STEIGER qui correspondent plus ou moins à un gradient altitudinal de la répartition de la plante, cette dernière ayant naturellement tendance à être plus élancée dans ses stations les plus basses. Pour FIORI (1925–1929), toutes ces variétés correspondent à ce qu'il appelle le var. *typica*.

Dans les localités les plus élevées et avec une écologie différente, le *G. bavarica* prend un habitus encore plus dense, à feuilles presque rondes, atteignant rarement 1 cm de longueur et à tige très courte, souvent cachée par les feuilles. Il s'agit de la variété le plus souvent désignée par le qualificatif *subcaulis* SCHLEICHER. C'est le seul taxon infraspécifique de *G. bavarica* que nous conservons, car, contrairement aux autres variétés (*alpestris*, *elongata*, etc.), il ne représente pas un simple accommodat, mais un véritable écotype, conservant parfaitement ses caractères distinctifs en culture à Neuchâtel.

Pour bien le démarquer de toutes les variétés décrites, nous proposons de l'élever au rang de sous-espèce en adoptant la nomenclature suivante :

*Gentiana bavarica* L. subsp. *bavarica*

= var. *typica* FLORI = var. *alpestris* BR. - BL. = var. *elongata* E. STEIGER = var. *intermesia* E. STEIGER.

*Gentiana bavarica* L. subsp. *subacaulis* (SCHL.) G. MÜLLER comb. nov.

Basionyme: *Gentiana bavarica* L. var. *subacaulis* SCHLEICHER, Cat. pl. Helv. Ed. IV p. 18 (1821).

= *Gentiana bavarica* L. var. *subacaulis* GAUDIN, Fl. Helv. 2, p. 284 (1828) = *Gentiana bavarica* L. var. *rotundifolia* KOCH. Syn. p. 563 (1837) = *Gentiana prostrata* WAHLENB. var. *subacaulis* WAHLENB., Tentamen p. 48 (1813) = *Gentiana prostrata* HAENK. var. *subacaulis* CUSTER, Phan. Gew. Rheint. p. 109 (1821) = *Gentiana rotundifolia* HOPPE, in REICHENBACH Fl. germ. exc. p. 425 (1830-1832) = *Gentiana imbricata* SCHLEICHER, in DE CANDOLLE Fl. Fr. VI p. 427 (1815). A propos de ce dernier binôme, DE CANDOLLE se réfère certainement à un exsiccatum mal déterminé par SCHLEICHER qui devait penser à *G. imbricata* FROEL.)

### 9.3. Ecologie

Comme nous l'avons indiqué plus haut, il convient de distinguer l'écologie du subsp. *bavarica* de celle du subsp. *subacaulis*, cette distinction étant d'ailleurs la base principale de la séparation de ces deux taxons.

*G. bavarica* subsp. *bavarica* est une plante que l'on peut considérer comme indicatrice d'humidité. On la trouvera en effet toujours dans des stations où la présence de l'eau est plus ou moins constante comme, par exemple, les combes à neige, les groupements fontinaux, les bords de ruisseaux ou les pelouses alpines à sol longtemps enneigé et humide.

Elle semble marquer une préférence pour les substrats calcaires à réaction voisine de la neutralité, mais parfois à légère tendance acide. LANDOLT (1977), par exemple, lui donne le coefficient de réaction 3 correspondant à des pH de 4,5 à 7,5. C'est une plante typiquement de l'étage alpin et on la rencontre généralement entre 1800 et 2400 m, avec quelques incursions jusqu'aux environs de 1500 m vers le bas et 2600 m vers le haut, ce qui explique qu'elle soit classée, tant par LANDOLT (op. cit.) que par ELLENBERG (1974) comme espèce de pleine lumière et de la zone de gel.

Du point de vue phytosociologique, nous donnerons tout d'abord 3 relevés pris dans différentes stations occupées par le subsp. *bavarica* :

- Pra Marin près de Chandolin dans le Val d'Anniviers en Valais; pelouse très humide où coulent un ruisseau et un bisse; altitude 2080 m, orientation SW, pente 40% et recouvrement 90%: 2.2 *Carex davalliana*, 2.2 *Carex panicea*, 2.2 *Pinguicula vulgaris*, 2.2 *Potentilla erecta*, 1.2 *Carex frigida*, 1.1 *Juncus articulatus*, 1.1 *Tofieldia calyculata*, 1.1 *Eriophorum latifolium*, +.2 *Carex flava*, +.2 *Juncus alpinus*, + *Carex paniculata*, + *Gentiana bavarica* subsp. *bavarica*, + *Scabiosa lucida*, + *Orchis latifolia*, + *Bellidiastrum michelii*, + *Selaginella selaginoides*, + *Equisetum palustre*, + *Viola biflora*, + *Galium boreale*, +° *Calluna vulgaris*.

- Au-dessus de Plan des Eaux dans la région du Vanil Noir (Fribourg); combe à neige; altitude 2230 m, orientation N, pente 40% et recouvrement 95%: 4.4 *Salix retusa*, 2.2 *Soldanella alpina*, 1.2 *Gentiana bavarica* subsp. *bavarica*, 1.2 *Ranunculus alpestris*, 1.2 *Homogyne alpina*, 1.2 *Polygonum viviparum*, 1.2 *Ligusticum mutellina*, 1.2 *Sesleria coerulea*, 1.1

*Androsace obtusifolia*, +.2 *Salix reticulata*, +.2 *Alchemilla vulgaris*, +.2 *Carex sempervirens*, +.2 *Festuca violacea*, +.2 *Alchemilla conjuncta*, +.2 *Silene acaulis*, + *Hutchinsia alpina*, + *Gentiana brachyphylla*, + *Leontodon hispidus*, + *Ranunculus montanus*, + *Myosotis alpestris*, + *Veronica alpina*, + *Pedicularis verticillata*, + *Plantago atrata*, + *Phleum hirsutum*, + *Poa alpina*, + *Selaginella selaginoides*, + *Salix herbacea*, + *Luzula spicata*.

— Creux de Combe au pied du Vanil Noir; pelouse à taux d'humidité assez élevé; altitude 2340 m, orientation N, pente 60% et recouvrement 100%: 3.3 *Leontodon hispidus*, 2.3 *Festuca violacea*, 2.2 *Ligusticum mutellina*, 2.2 *Homogyne alpina*, 2.2 *Alchemilla vulgaris*, 1.3 *Carex sempervirens*, 1.3 *Salix retusa*, 1.2 *Poa alpina*, 1.2 *Anthoxanthum alpinum*, 1.2 *Bellidiastrum michelii*, 1.2 *Trollius europaeus*, 1.2 *Gentiana bavarica* subsp. *bavarica*, 1.2 *Alchemilla conjuncta*, 1.2 *Trifolium badium*, 1.1 *Ranunculus montanus*, 1.1 *Polygonum viviparum*, 1.1 *Veronica alpina*, 1.1 *Myosotis alpestris*, 1.1 *Soldanella alpina*, 1.1 *Plantago atrata*, +.2 *Trifolium thalii*, + *Pulsatilla alpina*, + *Primula elatior*, + *Anthyllis alpestris*, + *Ranunculus alpestris*, + *Campanula scheuchzeri*, + *Scabiosa lucida*, + *Gentiana verna*, + *Geranium silvaticum*.

Sur le plan phytosociologique, tant OBERDORFER (1970), que ELLENBERG (1978) indiquent *G. bavarica* subsp. *bavarica* comme caractéristique de l'alliance de l'Arabidion coeruleae, c'est-à-dire des associations de combes à neige sur calcaire, en compagnie de *Arabis coerulea*, *Carex parviflora* (= *C. nigra*), *Gnaphalium hoppeanum*, *Potentilla brauneana*, *Ranunculus alpestris*, *Rumex nivalis*, *Salix reticulata*, *Salix retusa* et *Saxifraga androsacea*. A ce point de vue, le deuxième relevé est le plus caractéristique, car il correspond certainement à un Salicetum-retuso-reticulatae. OBERDORFER (op. cit.) indique même le subsp. *bavarica* comme caractéristique de l'association du Rumici-Arabidetum, ce que nous ne sommes pas en mesure de vérifier, n'étant pas phytosociologue.

De plus, il est évident que l'on va rencontrer l'espèce en tant que compagne dans d'autres ordres ou alliances comme, par exemple, les Montio-Cardaminetalia, ce qui est le cas du premier relevé qui correspond à une association du Caricion davallianae, ou dans le Poion alpinae, comme dans le troisième relevé. GUINOCHET & DE VILMORIN (1975) l'indiquent encore dans le Nardion, ce qui nous paraît nettement moins fréquent.

Il ne semble pas que *G. bavarica* subsp. *subacaulis* soit une simple forme d'altitude bien qu'il ait son optimum dans des stations plus élevées que le subsp. *bavarica* (fig. 3). On rencontre effectivement ce taxon le plus souvent à partir de 2500 m, mais il peut parfois descendre jusqu'aux environs de 2000 m.

Il est en revanche beaucoup plus intéressant de constater que le subsp. *subacaulis* possède une écologie nettement différente de celle du type. Il marque en effet une préférence nette pour les sols bruts, siliceux et, en particulier, pour les éboulis plus ou moins consolidés à blocs relativement gros, là où un peu de terre a pu s'accumuler. Nous l'avons trouvé, par exemple, sur des schistes cristalline et sur des gneiss, dans la région du Grand-St-Bernard, en compagnie de *Ranunculus glacialis*, *Androsace alpina*, *Androsace glacialis*, *Tanacetum alpinum*, *Salix herbacea*, *Sibbaldia procumbens*, *Cardamine resedifolia*, *Rumex scutatus*, etc.

La plupart des auteurs considèrent cette sous-espèce comme caractéristique de l'alliance de l'Androsacion alpinae (OBERDORFER 1970, GUINOCHET & DE VILMORIN 1975) et même de l'association de l'Androsacetum alpinae, en compagnie justement de *Androsace alpina* (ZOLLITSCH 1967/1968).

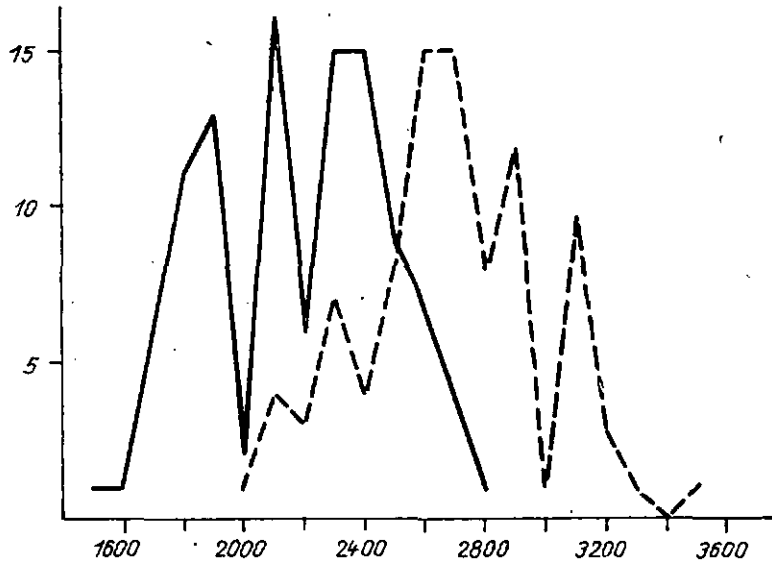


Fig. 3. Répartition altitudinale

— *G. bavarica* subsp. *bavarica* (107 échant.); - - - *G. bavarica* subsp. *subacaulis* (93 échant.); Abscisse: altitude, ordonnée: fréquence

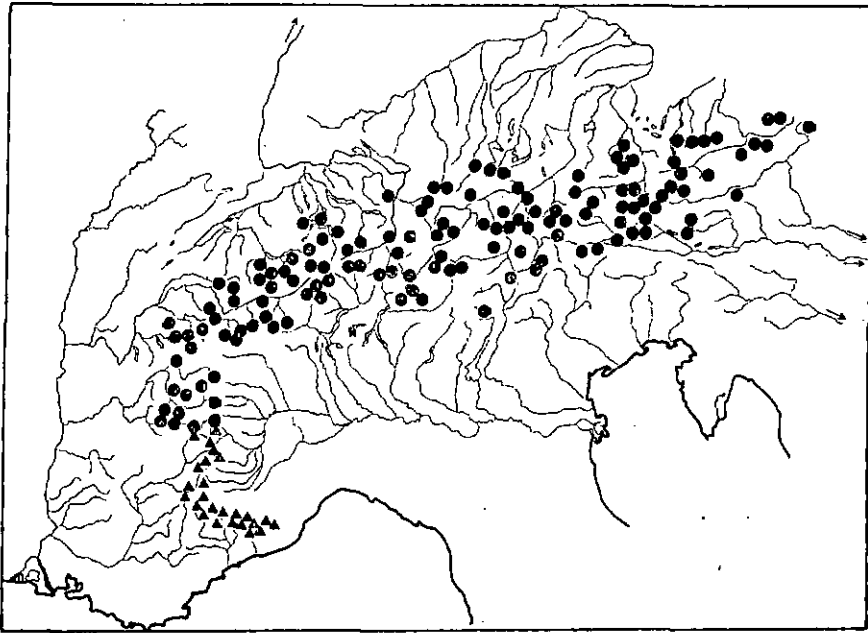
Cette différence écologique, de même que les caractères morphologiques relativement bien marqués, justifient à notre avis le rang subspécifique que nous proposons pour ces deux taxons.

#### 9.4. Chorologie

*Gentiana bavarica* est une espèce alpine au sens le plus strict (carte no 5). On le rencontre à partir des Alpes du Dauphiné et des Alpes Graies au sud-ouest jusque dans les Alpes de Basse-Autriche et de Styrie à l'est. Les localités les plus austro-occidentales sont le Lautaret et le Montgenèvre, et la limite orientale est la Raxalpe (SOLTOKOVIC 1901), puisqu'il n'atteint pas le Wiener Schneeberg. S'il se trouve pratiquement tout le long de la bordure nord de la chaîne alpine, il est en revanche beaucoup plus rare sur la marge méridionale de cette même chaîne et manque, par exemple, aux Alpes Bergamasques, aux Alpes du Trentin, aux Alpes Juliennes et aux Karawanken.

SOLTOKOVIC (1901), FIORI (1925—1929) et HEGI (1966) signalent également la présence de *G. bavarica* dans la chaîne apennine, ce qui n'est plus le cas dans les flores italiennes récentes (ZANONERI 1976). Nous n'avons pas retrouvé d'exemplaires d'herbier permettant de l'attester d'une manière absolue, les rares échantillons que nous avons vus en provenance de cette région pouvaient en effet être rattachés soit à *G. verna*, soit à *G. orbicularis*.

Pour terminer, il convient de préciser que, si nous n'avons pas différencié les deux sous-espèces du point de vue chorologique (carte no 5), cela provient du fait que leurs répartitions respectives reposent uniquement sur des bases écologiques et altitudinales et que leurs aires globales se superposent assez exactement.

Carte 5. ● *G. bavarica*; ▲ *G. rostanii*

### 10. *Gentiana rostanii* REUTER ex VERLOT

Cat. Pl. vasc. Dauph. p. 242 (1872)

La synonymie de *G. rostanii* est assez difficile à définir pour trois raisons principales :

a) Ce taxon fut généralement mal reconnu et confondu avec d'autres et, plus spécialement, avec la forme à feuilles étroites de *G. verna* (subsp. *delphinensis*). C'est le cas en particulier du binôme *G. pumila* JACQ. qui est signalé dans les Alpes Maritimes par GRISEBACH, Gen. et Spec. Gent. p. 266 (1839), VILLARS, Hist. pl. Dauph. II p. 527 (1807), REICHENBACH, Fl. germ. exc. p. 425 (1830—1832), NYMAN, Consp. p. 499 (1878—1882).

b) Plusieurs auteurs subordonnèrent *G. rostanii* soit à *G. verna*, soit, le plus souvent, à *G. bavarica*. Ce sont, par exemple: LAMARCK et DE CANDOLLE, Fl. Fr. III p. 665 (1815), CARIOT et ST. LAGER, Bot. descr. p. 588 (1897), COSTE, Fl. Fr. II p. 565 (1901), ROUY et FOUCAUD, Fl. Fr. X p. 256 (1908), FIORI, Fl. It. II p. 256 (1925—1929), FOURNIER, 4 Fl. Fr. p. 858 (1961).

c) Enfin, *G. rostanii* est parfois simplement considéré comme synonyme de *G. bavarica*. C'est le cas dans l'„Index Kewensis“ II p. 1015 (1893).

*Gentiana rostanii* est une espèce que l'on peut placer dans le voisinage immédiat de *G. bavarica*, tant par sa morphologie que par son écologie, sa chorologie et son nombre chromosomique. Pour diverses raisons, nous préférons nous rallier à KUNZ (1970) et à „Flora Europaea“ (1972) et le considérer comme une espèce à part entière.

D'un point de vue purement nomenclatural, ce taxon est souvent attribué à REUTER, mais il nous a été impossible de retrouver une description originale de cet auteur. La première mention en est faite par VERLOT (1872) qui, dans son catalogue, indique ce qui suit (p. 242): „Nous ignorons si M. REUTER a décrit cette espèce. Voici quelques caractères qui serviront à la distinguer du *G. bavarica* L. avec laquelle elle a été con-

fondue: 1. Feuilles ovales-lancéolées, atténuées aux deux extrémités, non obovales spatulées. 2. Dents du calice égalant le tube de la corolle et non égalant seulement les deux tiers. 3. Capsules atténuées aux deux bouts et non oblongues atténuées à la base seulement. Conformément au Code de nomenclature (1978), il faut donc citer, comme auteur de cette espèce, soit VERLOT seul, soit indiquer REUTER ex VERLOT, puisque ce dernier l'attribue lui-même à REUTER. C'est cette seconde solution que nous choisissons à la suite des auteurs de „Flora Europaea“ (1972).

### 10.1. Observations cytologiques

Le nombre chromosomique de *G. rostanii* a été déterminé pour la première fois par FAVARGER (1969a, 1969c) sur du matériel en provenance de la Pointe de Saume dans le Queyras (France). Cet auteur a trouvé  $2n = 30$ , et c'est le seul comptage effectué jusqu'à présent avec celui que nous avons déjà publié (MÜLLER 1974a, 1974b).

Nous avons pu étudier 4 populations de France et d'Italie. En observant surtout des mitoses polliniques et des mitoses somatiques de racines, nous sommes en mesure de confirmer le nombre  $n = 15$  qui est un des arguments permettant le rapprochement de cette espèce avec *G. bavarica*.

La morphologie des chromosomes ne présente pas de différence sensible par rapport à *G. bavarica*, sauf peut-être que nous n'avons jamais observé de satellites (fig. 4/18).

### 10.2. Morphologie (fig. 10/46)

Chaméphyte plus ou moins gazonnant de 5–15 (–20) cm, à nombreux rejets stériles atteignant 3 cm. Feuilles radicales nombreuses, non en rosette, linéaires obtuses, longues de 5–20 mm, à marge lisse, non papilleuse. 3–4 paires de feuilles caulinaires à peu près semblables aux radicales, très espacées. Calice cylindrique évasé, généralement violacé, long de 15–20 mm, dont  $1/3 - 1/2$  pour les dents, sinus arrondis, angles aîlés; corolle bleue, à tube dépassant à peine le calice; styles et stigmates souvent séparés à l'anthèse déjà. Graines brun foncé de 1 mm, testa alvéolée à ornementation prononcée. Floraison de juillet à septembre.

En comparant cette description et celle de *G. bavarica*, force est de constater que les différences sont assez minimes, tout en restant très nettes. Ce sont surtout les caractères foliaires et ceux du calice qui permettent de distinguer les deux espèces, mais nous pensons que leur constance, de même que des considérations chorologiques, comme nous le verrons par la suite, est suffisante pour justifier le maintien de ces deux taxons en tant qu'entités spécifiques. A l'image de KUNZ (1970), nous n'avons jamais rencontré d'individus intermédiaires entre *G. bavarica* et *G. rostanii*, et la détermination de ces deux taxons ne pose pas de problèmes.

Sur le plan morphologique, *G. rostanii* semble être un peu moins variable que *G. bavarica*, mais nous rencontrons tout de même des différences de taille assez importantes selon le milieu dans lequel pousse la plante. KUNZ (op. cit.) signale même quelques individus provenant des stations les plus sèches et qui ne dépassent pas 4 cm de hauteur, rappelant en cela le subsp. *subacaulis* de *G. bavarica*, sans toutefois cette constance qui justifierait une séparation d'avec le type.

### 10.3. Ecologie

Une fois encore, la comparaison avec *G. bavarica* s'impose ici, en particulier avec le subsp. *bavarica*. Il est évident que *G. rostanii* possède une écologie très proche de ce dernier, bien que, semble-t-il, d'une amplitude moins large. En effet, alors que *G. bavarica* est une espèce des combes à neige et des bords de ruisseaux, *G. rostanii* est limité aux groupements les plus humides en bordures des cours d'eau de montagne ou dans des prairies très mouillées.

On peut rencontrer cette gentiane, qui est relativement rare, entre 1700 et 2500 m, en compagnie, par exemple, de *Parnassia palustris*, *Tofieldia calyculata*, *Primula farinosa*, *Pinguicula leptoceras*, *Trichophorum* spp., *Eriophorum* spp. et d'une flore bryologique souvent importante.

D'ailleurs, cela ressort nettement des indications phytosociologiques que donnent GUINOCHET & DE VILMORIN (1975). S'ils placent *G. bavarica* subsp. *bavarica*, entre autre, dans les Montio-Cardaminetalia, ils mettent *G. rostanii* dans une alliance plus précise de ce même ordre, le Cratoneurion commutati qui correspond, selon ELLENBERG (1978), aux associations des tufs calcaires.

### 10.4. Chorologie

La distribution géographique de *G. rostanii* est très restreinte et, par là-même, très intéressante. Il s'agit en effet d'une espèce endémique du sud-ouest de l'arc alpin, limitée aux Alpes Cottiennes, aux Alpes Maritimes et descendant jusqu'aux Alpes Ligures, contrairement à ce qu'indique MEUSEL (1978) qui ne la signale que dans les Alpes Maritimes.

En consultant la carte no 5 et en comparant l'aire de répartition de *G. rostanii* et celle de *G. bavarica*, on constate que l'on a affaire ici à un couple d'espèces vicariantes qui se remplacent dans des biotopes similaires selon un axe nord-sud, la limite passant à la hauteur des cols du Lautaret et de Montgenèvre où les deux espèces semblent coexister à peu de distance, sans que l'on connaisse de formes intermédiaires.

Certes, à la suite du travail de SOLTOKOVIC (1901), nous rencontrons, dans certaines flores, des indications concernant la présence de *G. rostanii* dans les Pyrénées ou en Valais et au Tessin. Mais il ne nous a pas été possible de le démontrer, les rares échantillons que nous avons vus en provenance de ces régions étant manifestement mal déterminés (confusions avec *G. bavarica* ou avec des formes élançées de *G. verna*). KUNZ (1940) a d'ailleurs relevé les erreurs de détermination qui ont fait croire à la présence de *G. rostanii* en Valais et au Tessin.

Nous pensons donc qu'il faut exclure la présence de *G. rostanii* REUTER ex VERLOT hors de son aire restreinte des Alpes austro-occidentales.

## 11. *Gentiana orbicularis* SCHUR

Enum. plant. transsilv. p. 458 (1866)

Principale synonymie: *Gentiana Favratii* RITTNER, in Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 22, p. 198 (1887). — *Gentiana brachyphylla* VILL. b. *acaulis* GAUDIN, Fl. Helv. 2, p. 283 (1828). — *Gentiana brachyphylla* VILL. var. *subacaulis* GREMLI, Exc. fl. f. d. Schweiz,

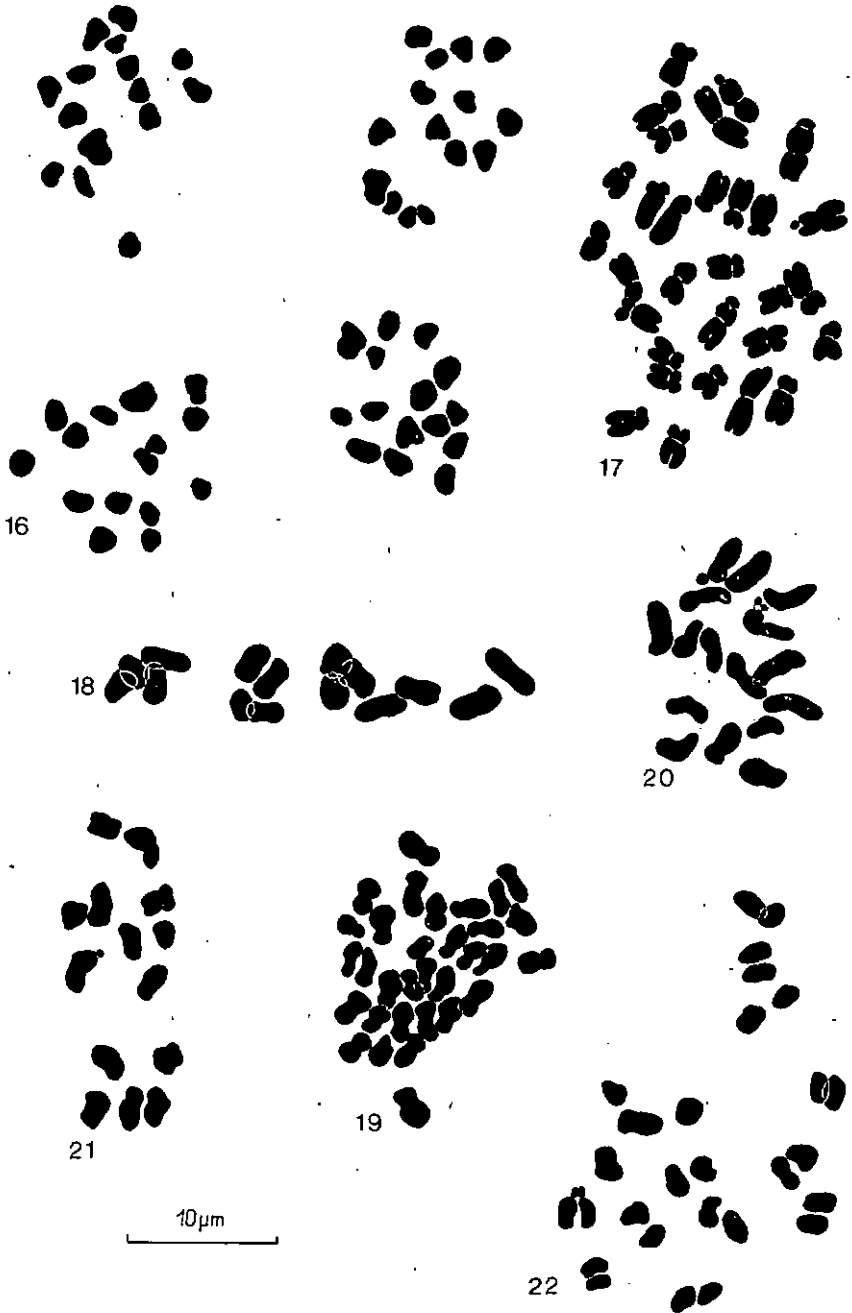


Fig. 4. 16 *G. bavarica* subsp. *subacaulis*. Tochenhorn: Méiose de la microsporogénèse. Anaphase II. — 17 *G. bavarica* subsp. *bavarica*. Alpe d'Isenau: Mitose de racine. — 18 *G. rostarii*, Val Germanasea: Prali: Mitose pollinique. — 19 *G. orbicularis*. Heiligenblut: Mitose somatique d'ovaire. — 20 *G. orbicularis*. Val Schlattain: Mitose pollinique. — 21 *G. brachyphylla*. Arolta: Mitose pollinique. 22. *G. brachyphylla*. Jakobshorn: Méiose de la mégasporogénèse: diacinèse

6. Aufl., p. 310 (1889). — *Gentiana brachyphylla* VILL. subsp. *favratii* (RITTENER) TUTIN, in Bot. Journ. Linn. Soc 64, 1, p. 378 (1971). — *Gentiana verna* L. var. *Hinterhuberi* SCHULTZ, in SAUTER Fl. Salzburg, 2. Aufl., p. 73 (1879). — *Gentiana verna* L. var. *tenoreana* VACCARI, in Nuov. giorn. bot. ital. n. s. 24, 4, p. 226 (1917). — *Gentiana verna* L. g. *vexans* MASSAL., in Fiori Fl. Ital. 2, p. 255 (1925–1929) — *Gentiana verna* L. h. *Favrati* RITTENER, in Fiori Fl. Ital. 2, p. 255 (1925–1929).

En préambule à l'étude de *G. orbicularis*, séparé assez tardivement des autres espèces de la section *Cyclostigma*, il est indispensable de faire un bref rappel historique :

Sous le nom de *G. brachyphylla* VILL. b. *acaulis*, GAUDIN (1828) semble être le premier à mentionner ce taxon dans les Alpes vaudoises et valaisannes. SCHUR (1852) fera ensuite mention d'un *G. orbicularis* dans une première liste de plantes de Transylvanie et en donnera une description complète dans sa flore de cette région (SCHUR 1866). Vingt ans plus tard, RITTENER (1887) décrira un taxon fort semblable, provenant des Alpes vaudoises en Suisse, sous le nom de *G. Favрати*.

Une discussion s'ouvrira alors entre les différents botanistes s'occupant de la section *Cyclostigma*: *G. orbicularis* SCHUR et *G. Favрати* RITTENER sont-ils un seul et même taxon, auquel cas le binôme de RITTENER devrait normalement tomber en synonymie, ou bien s'agit-il de deux taxons distincts et les deux noms doivent alors être conservés ? Voici les points de vue adoptés par quelques-uns des principaux auteurs :

— KUSNEZOW (1894) ne conserve aucun des deux noms, mais considère tout de même les taxons comme différents, puisqu'il place *G. Favрати* RITTENER comme synonyme de *G. verna* L. var. *obtusifolia* BOISS. qui est une variété orientale de la gentiane printanière, alors que *G. orbicularis* SCHUR devient synonyme de *G. bavarica* L. var. *imbricata* SCHL., qui correspond à notre subsp. *subacaulis*.

— SOLTOKOVIC (1901) se prononce pour l'identité des deux taxons sous le nom de *G. Favрати* RITTENER et place *G. orbicularis* en synonymie. Dans ses considérations phylogénétiques, elle situe cette espèce au voisinage immédiat de *G. bavarica* et *G. rostanii*, ce qui nous paraît être une erreur, ainsi que nous le verrons ultérieurement.

— COSTE (1901) et PETITMENGIN (1905, 1906) considèrent assez curieusement *G. Favрати* comme un hybride entre *G. bavarica* et *G. verna*, point de vue totalement infirmé aujourd'hui et qui ne sera d'ailleurs plus repris.

— RONNIOER (1926) consacre tout un article à ce problème et, après une revue très complète de la bibliographie et une étude morphologique poussée (d'après les herbiers), il se prononce pour l'identité des deux taxons et conclut : „Zur Benennung wäre jedoch der Name *Gentiana orbicularis* SCHUR zu verwenden“ (op. cit. p. 261).

Dès lors, tous les floristes considèrent les deux espèces comme identiques, mais ne sont pas d'accord sur le nom qu'il convient de donner à ce taxon unique. HEGER (1927), TUTIN (1971, 1972) et ZANGHERI (1976), par exemple, conservent le qualificatif *favratii* RITTENER, les deux derniers auteurs le subordonnant encore à *G. brachyphylla* VILL. HESS, LANDOLT & IRZEL (1972), ainsi que GUINOCHET & DE VILMORIN (1975) le considèrent comme une espèce à part entière sous le nom de *G. orbicularis* SCHUR.

Lors d'une première approche (MÜLLER 1974a), nous avons conservé le binôme *G. favratii* RITTENER, sans nous prononcer sur l'identité des deux taxons. Nous comptions en effet sur un voyage en Roumanie pour nous faire une opinion définitive, preuves cytologiques à l'appui. Malheureusement, nous n'avons pas retrouvé, dans la nature, la plante décrite par SCHUR, mais uniquement les exsiccata conservés dans les herbiers

de Cluj. (Selon NYARADY 1967, cette plante semble avoir disparu de son „locus classicus“ dans les monts Fagaras!).

C'est donc sur la seule base de ces échantillons (la récolte la plus récente date de 30 ans) que nous avons pu constater qu'il était pratiquement impossible de distinguer, de façon sûre et irréfutable, les témoins en provenance des Carpathes de ceux natifs des Alpes ou des Abruzzes. La dénomination *G. orbicularis* SCHUR étant tout à fait valide, c'est elle qu'il faut adopter, jusqu'à preuve du contraire, pour désigner ce taxon dans l'ensemble de son aire, aussi bien en Europe orientale qu'occidentale. Nous ne désespérons d'ailleurs pas de faire un jour l'étude cytologique de la plante de Roumanie, ce qui permettrait de confirmer, ou, peut-être, d'infirmer notre point de vue.

### 11.1 Observations cytologiques

Lorsque nous avons commencé notre étude, le nombre chromosomique de *G. orbicularis*, s'il avait déjà fait l'objet de quelques travaux, était loin d'être connu avec certitude. A trois reprises, en effet, FAVARGER a publié les résultats de comptages irréguliers:  $2n = 28 - 30$  (FAVARGER & HUYNH 1964),  $2n =$  environ 30 (FAVARGER 1965) et  $2n = 28, 28-29, 32$ , ainsi que des méioses à 15 bivalents + 2 univalents (FAVARGER 1969 a). Dans ce dernier travail, il interprète ces différences comme pouvant provenir d'une éventuelle „instabilité caryologique qui semble liée à la présence fréquente de chromosomes surnuméraires“ (op. cit. p. 24).

Lors d'une première approche cytologique, nous avons étudié 5 populations de France, de Suisse et d'Italie (MÜLLER 1974 a, 1974 b) et trouvé, à chaque fois,  $n = 16$  ou  $2n = 32$  d'une manière incontestable, bien que nous ayons éprouvé passablement de difficultés à trouver des plaques métaphasiques exemptes de superpositions et de problèmes d'interprétation. Nous pensons que c'est là l'origine des hésitations de FAVARGER, *G. orbicularis* étant incontestablement l'espèce de la section dont les chromosomes ont la plus forte tendance à s'agglomérer. Nous n'avons, en effet, jamais trouvé de chromosomes surnuméraires chez ce taxon et, pour chaque population étudiée, toutes les figures mitotiques ou, plus rarement, méiotiques qui ne présentaient pas d'ambiguïtés ont montré 32 ou 16 chromosomes.

Pour terminer ce rappel des résultats antérieurs, il nous faut encore signaler les nombres  $n = 14 + 3B$  et  $15 + 1B$  publiés par KÜPFER (1968) sous le binôme *G. favrati*. La plante étudiée provenait de la Sierra Nevada dans le sud de l'Espagne. L'examen des exsiccata de l'auteur nous a montré qu'il s'agissait, en fait, d'un taxon relativement mal connu décrit par SOLTOKOVIC (1901) sous le nom de *G. nevadensis*, puis par BRIQUET (1931) sous celui de *G. sierrae* et dont nous reparlerons plus loin.

Dans le cadre de ce travail, notre étude a porté sur 18 populations d'Autriche, de France, de Suisse et d'Italie (tabl. 1). Dans chaque cas, nous avons pu trouver un certain nombre de plaques métaphasiques dont les chromosomes étaient suffisamment distincts pour ne causer aucune difficulté d'interprétation. Cela nous permet de confirmer le nombre  $n = 16$ , caractéristique de ce taxon dans toute l'étendue de son aire alpine et apennine.

Au point de vue morphologique, les chromosomes de *G. orbicularis* ont tous une constriction médiane à submédiane et leur taille varie dans des proportions assez aibles. Sur une métaphase de mitose somatique dans l'ovaire (fig. 4/19), ils atteignent

1,7 à 2,9  $\mu\text{m}$ , et présentent la répartition suivante: 6 chromosomes ont une taille inférieure à 2,4  $\mu\text{m}$ , 6 également, supérieure à 2,6  $\mu\text{m}$ . Les 20 autres se situent donc entre 2,4 et 2,6  $\mu\text{m}$  ce qui montre bien la difficulté d'établir un caryotype. Dans certains cas, nous avons pu observer la présence de satellites (jusqu'à 2 en phase haploïde), en particulier dans des mitoses polliniques où les chromosomes étaient d'ailleurs sensiblement plus grands (fig. 4/20). La seule méiose de la microsporogénèse que nous avons eu la chance d'observer était tout à fait régulière avec 16 bivalents au stade diacynèse.

### 11.2. Morphologie (fig. 11/47)

Hémicryptophyte haut de 35–60 mm (–80 mm lors de la fructification), faiblement gazonnant, à rejets stériles courts (5–20 mm), densément feuillés. Feuilles radicales plus ou moins en rosette surmontant souvent les feuilles sèches de l'année précédente, luisantes, obovales à suborbiculaires (7–12  $\times$  4–7 mm) obtuses ou faiblement aiguës, à marge largement translucide et papilleuse presque jusqu'à la base. 1–3 paires de feuilles caulinaires à peine plus petites. Tige non ramifiée de longueur variable (0–30 mm). Calice légèrement renflé, long de 14–19 mm dont 1/4 pour les dents triangulaires aiguës et à marge papilleuse, angles étroitement ailés; corolle d'un bleu intense, à tube dépassant le calice de 1/3 à 1/4, lobes obtus, suborbiculaires (8–10  $\times$  6–9 mm) se recouvrant souvent par leurs bords. Graines d'un brun franc, longues de (0.8–) 0.9–1.3 (–14) mm (Planche XXV) dont la testa est ornée d'alvéoles, dépassant 100  $\mu\text{m}$  de longueur sur 50–60  $\mu\text{m}$  de largeur, séparées par des murs hauts de 2–4  $\mu\text{m}$  et larges de 5–6  $\mu\text{m}$  et de diverticules intra-alvéolaires, parfois ramifiés, toujours bien visibles et pouvant traverser complètement l'alvéole (Planche XXVI). Floraison de juillet à août.

*G. orbicularis* se distingue des autres espèces par une série de caractères qui ne sont pas toujours nettement tranchés au niveau des individus pris isolément, mais sont hautement significatifs au niveau des populations. S'il n'y a généralement pas de problèmes de détermination par rapport à *G. bavarica* qui possède des feuilles imbriquées, non en rosette et à bords non papilleux, ou par rapport à *G. schleicheri* dont les feuilles sont également imbriquées, non en rosette et, surtout, franchement aiguës, il n'en va pas de même avec *G. brachyphylla* ou *G. verna*.

Le tableau 2 présente quelques-uns des caractères biométriques les plus significatifs permettant de différencier ces trois espèces. Nous constatons que, entre *G. orbicularis* et *G. verna*, la distinction repose essentiellement sur la forme des lobes de la corolle (A, C), sur celle des feuilles radicales (E), qui sont d'ailleurs plus obtuses chez le premier taxon que chez le second. La différence de taille entre les feuilles radicales et caulinaires apparaît également comme significative (F). Avec *G. brachyphylla*, ce sont le calice (B, D) et les lobes de la corolle (A, C) qui sont déterminants (voir également p. 673).

Un caractère différentiel supplémentaire n'a pas été reporté dans le tableau, mais à la figure 5. Il s'agit de la taille des graines qui sont très significativement plus grandes chez *G. orbicularis* que chez *G. verna* (les graines de *G. brachyphylla* sont sensiblement de même grandeur que celles de *G. verna*).

### 11.3. Ecologie

*G. orbicularis* est une plante typique de l'étage alpin et de la pleine lumière. On la rencontre entre 2000 et 2700 m et elle ne descend qu'à la faveur de stations très ouver-

Tableau 2

Comparaisons biométriques de divers organes entre *G. orbicularis*, *G. verna* et *G. brachyphylla*

	<i>orbicularis</i> n = 33		<i>verna</i> n = 152		t	<i>brachyphylla</i> n = 48		t
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	$\bar{x}$		$\bar{x}$	s	
A	7.5	1.25	4.8	1.40	8.8	4.1	0.85	12.5
B	16.3	2.16	14.9	3.25	2.3	11.2	2.08	10.5
C	0.801	0.104	0.546	0.104	11.1	0.559	0.092	9.3
D	0.746	0.074	0.698	0.084	3.0	0.538	0.055	14.4
E	0.557	0.101	0.428	0.101	6.5	0.691	0.146	3.0
F	0.915	0.250	0.709	0.175	4.6	0.783	0.125	2.0

A: Largeur des lobes de la corolle

B: Longueur du calice

C: Rapport largeur/longueur des lobes de la corolle

D: Rapport longueur du calice/longueur du tube de la corolle

E: Rapport largeur/longueur de la plus grande feuille radicale

F: Rapport longueur de la dernière feuille caulinaire/longueur de la plus grande feuille radicale

n: nombre d'échantillons de chaque espèce pris en considération

 $\bar{x}$ : moyenne des mesures

s: écart-type estimé

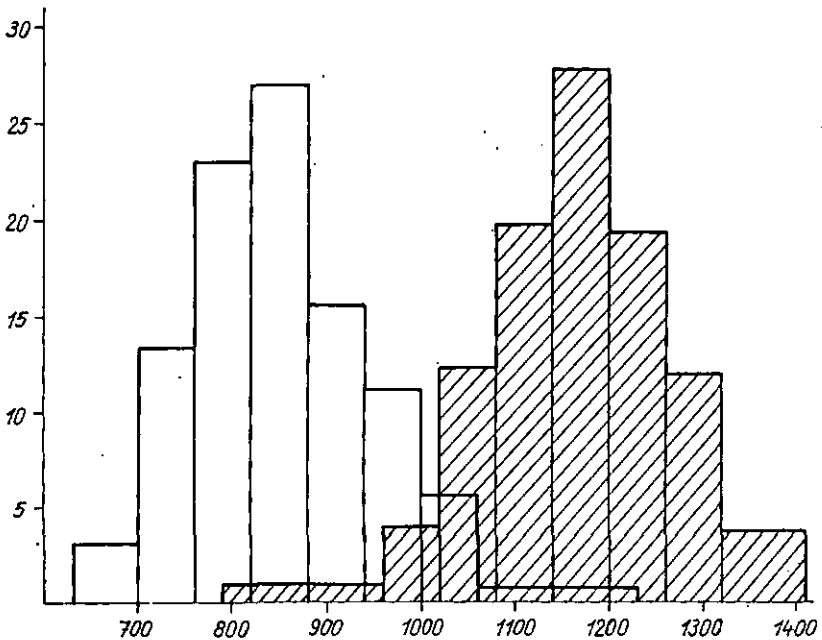
t: test de Student pour chaque moyenne par rapport à celle de *G. orbicularis*

Fig. 5. Longueurs comparées des graines de *G. orbicularis* (hachuré) et de *G. verna* (350 graines de diverses provenances pour chaque taxon). Histogramme de fréquence. Abscisse: Longueur en  $\mu\text{m}$ ; ordonnée: Densité de fréquence

tes où elle peut, exceptionnellement, croître à 1000 m déjà (Ramsau bei Berchtesgaden, in Herbario MERXMÜLLER, M.). Elle monte également jusque vers 3000 m, par exemple dans la région de Sainnaun (MERXMÜLLER 13766, M.). Il s'agit d'une plante de gazons pierreux, éventuellement de fentes de rocher, sur sol frais, calcaire, à humus peu abondant, parfois légèrement argileux. LANDOLT (1977) la considère comme indicatrice d'alcalinité (pH aux environs de 7 ou supérieur), indicatrice nette de lumière, de sols perméables, riches en squelette, très bien aérés et à teneur moyenne en humus.

Voici, à titre d'exemple, 3 relevés de végétation effectués à peu de distance l'un de l'autre près du sommet du Vanil Noir (Vaud-Fribourg):

a) Fentes de rochers calcaires, sur une faible couche de terre végétale, à une altitude de 2360 m. Le recouvrement n'excède pas 10% sur une surface d'environ 2 m<sup>2</sup>: +.3 *Androsace helvetica*, +.2 *Saxifraga oppositifolia*, +.2 *Saxifraga moschata*, +.2 *Saxifraga aizoon*, + *Gentiana orbicularis*, + *Draba aizoides*, + *Festuca pumila*.

RICHARD, BOURGNON & STRUB (1977) rattachent ce groupement à l'Androsacetum helveticae et *G. orbicularis* est certainement la seule espèce de la section *Cyclostigma* à supporter de tels milieux.

b) Vires dans une paroi verticale, calcaire, orientée au NW, mais avec davantage d'humus. L'altitude est de 2350 m et le recouvrement de 40%: 1.2 *Festuca pumila*, 1.2 *Saxifraga oppositifolia*, 1.1 *Veronica aphylla*, +.2 *Saxifraga aizoon*, +.2 *Campanula cochlearifolia*, +.2 *Helianthemum alpestre*, +.2 *Salix retusa*, +.2 *Petrocallis pyrenaica*, + *Gentiana orbicularis*, + *Galium anisophyllum*, + *Erigeron alpinus*, + *Ligusticum mutellinoides*, + *Pedicularis verticillata*, + *Myosotis alpestris*, + *Draba aizoides*, + *Festuca grex ovina*, + *Polygonum viviparum*, +° *Oxytropis jacquini*, +° *Sesleria coerulea*, +° *Hedysarum hedysaroides*, r *Hutchinsia alpina*.

Cette station représente un stade pionnier tendant vers le Drabo-Seslerion.

c) Vires herbues très sèches, orientées au S-SE, à 2360 m d'altitude. La pente est extrêmement forte (env. 150%) et le recouvrement moyen varie entre 50 et 70%: 2.2 *Festuca pumila*, 2.2 *Oxytropis jacquini*, 1.2 *Elyna myosuroides*, 1.2 *Poa alpina*, 1.2 *Festuca grex ovina*, 1.2 *Astragalus australis*, 1.2 *Anthyllis alpestris*, 1.2 *Saxifraga aizoon*, 1.2 *Helianthemum alpestre*, 1.2 *Galium anisophyllum*, 1.2 *Aster alpinus*, 1.1 *Ranunculus montanus*, +.2 *Gentiana orbicularis*, +.2 *Sesleria coerulea*, +.2 *Saxifraga oppositifolia*, +.2 *Saxifraga moschata*, +.2 *Minuartia verna*, +.2 *Helianthemum grandiflorum*, +.2 *Agrostis alpina*, +.2 *Thymus serpyllum*, + *Gentiana clusii*, + *Gentiana nivalis*, + *Gentianella campestris*, + *Erigeron alpinus*, + *Draba aizoides*, + *Bupleurum ranunculoides*, + *Myosotis alpestris*, + *Polygonum viviparum*, + *Euphrasia minima*, + *Pedicularis verticillata*, (+) *Primula auricula*, (+) *Veronica fruticans*.

La forte présence de *Oxytropis jacquini* nous pousse à rapprocher ce groupement du Seslerio-Caricetum sempervirentis, dont cette espèce est caractéristique (RICHARD, BOURGNON & STRUB 1977), cela malgré l'absence de *Carex sempervirens*. Il convient tout de même de noter une tendance vers l'Elynion, en particulier à cause de la relative abondance de *Elyna myosuroides*.

Si nous nous référons maintenant aux travaux d'autres phytosociologues, il convient tout d'abord de considérer l'importante contribution de ZOLLITSCH (1967/68, 1968) qui a étudié avec précision les groupements des schistes calcaires dans les Alpes. Sur la base de ces observations, ZOLLITSCH considère *G. orbicularis* comme faisant partie du cortège des espèces caractéristiques de l'ordre des Drabetalia et de l'alliance du Drabion hoppeanae, en compagnie de *Doronicum glaciale*, *Artemisia genepi*, *Draba flad-*

*nizensis*, *Saxifraga rudolphiana*, *Draba hoppeana*, *Pedicularis asplenifolia*, *Sesleria ovata*, *Phyteuma globulariaefolium*, *Crepis rhaetica* et, plus faiblement, *Salix serpyllifolia*. Ce point de vue fut également adopté par ELLENBERG (1978).

GUINOCHET & DE VILMORIN (1975) pour leur part, placent cette espèce dans les *Thalaspitalia rotundifolia*, dans le *Seslerion varia*, etc.

Au vu de ce qui précède, nous pouvons considérer *G. orbicularis* comme une espèce caractéristique de la végétation couverte sur schistes calcaires (*Drabion hoppeana*), mais elle peut passer, d'une part, dans des milieux franchement rocheux du type *Androsacetum helveticae* et, d'autre part, dans des pelouses un peu plus fermées appartenant à la classe des *Elyno-Seslerietea*.

#### 11.4. Chorologie

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, *G. orbicularis* est un taxon dont la reconnaissance fut assez tardive et dont la détermination peut parfois poser certains problèmes. Cela explique sans doute pourquoi la consultation de diverses flores met en évidence de multiples hésitations quant à la distribution de cette espèce.

KUSNEZOW (1894) admet deux taxons et donne la distribution suivante: Pour *G. verna* var. *obtusifolia* BOISS. (synonyme, selon lui, de *G. Favratii* RITTENER), Espagne (Sierra Nevada), Alpes, Asie Mineure, Caucase, Perse: pour *G. bavarica* var. *imbricata* SCHL. (dont *G. orbicularis* SCHUR lui paraît être le synonyme), Apennins, Alpes et Carpathes.

SOLTOKOVIC (1901), qui ne prend plus qu'un seul taxon en considération, le situe dans les Alpes, de la Styrie à la France, dans les Pyrénées, les Abruzzes et les Alpes de Transylvanie.

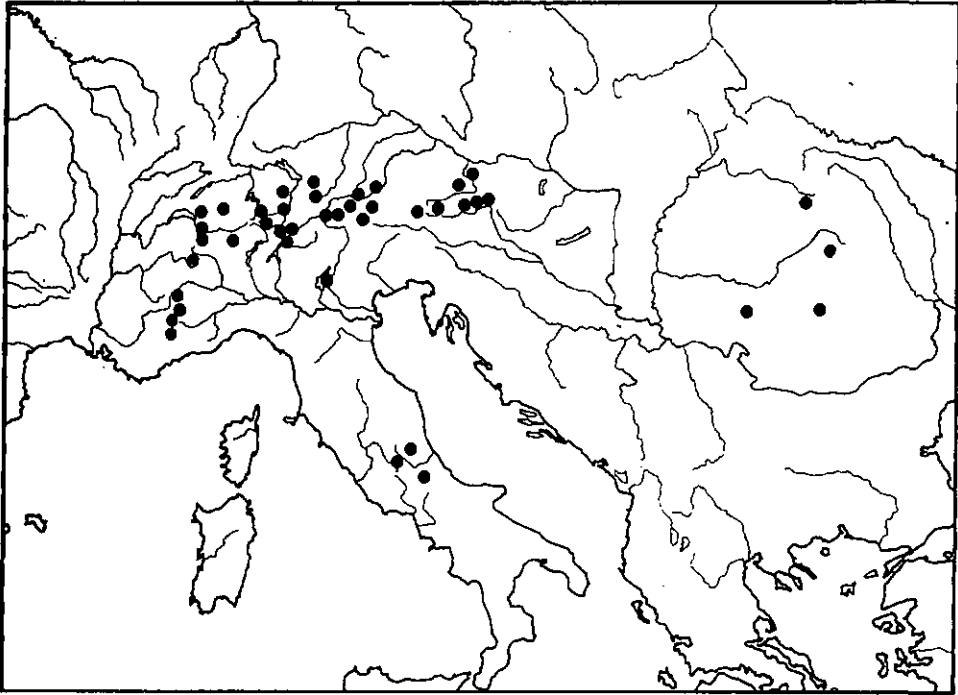
Par la suite, les auteurs donneront des indications chorologiques correspondant plus ou moins à l'une ou à l'autre des opinions ci-dessus. FIORI (1925—1929) restera proche de KUSNEZOW en plaçant *G. verna* var. *favratii* dans les Alpes, en Espagne, dans le Caucase, en Asie Mineure et en Perse, alors qu'il signale un var. *vezans* dans les Alpes et les Abruzzes. Il était, jusqu'à une époque très récente, le dernier auteur à avoir admis la présence de *G. orbicularis* hors des limites de l'Europe. Seul PRITCHARD (1978) rattache certains taxons du sud de l'Anatolie à cette espèce, mais de telles indications nous paraissent sujettes à caution et nous nous permettons de ne pas en tenir compte, jusqu'à plus ample information.

Les autres floristes ont tous considéré *G. orbicularis* comme endémique européen. „Flora Europaea“ (1972) le signale dans les Alpes et les Carpathes: „Flora der Schweiz“ (1972), en Sierra Nevada, dans les Pyrénées, les Alpes, les Apennins, les Tatras et en Transylvanie: la „Flore de Roumanie“ (Flora Republicii Populare Romine 1961), dans les Pyrénées, les Alpes et les Carpathes.

MEUSEL (1978), semble limiter l'aire de répartition de *G. orbicularis* aux Alpes, Apennins et Carpathes, et c'est également la position que nous avons été amené à prendre, sur la base de nos observations cytologiques et morphologiques. La section *Cyclostigma* est représentée dans la Sierra Nevada espagnole par un taxon à  $2n = 30$  chromosomes, différent de *G. orbicularis*. Nos divers voyages dans les Pyrénées nous ont permis de rapporter des échantillons à feuilles assez largement ovales, mais qu'il nous faut tout de même rattacher à *G. verna*, en particulier à cause de leur nombre chromosomique de  $2n = 28$ . Nous n'avons trouvé mention des Tatras que dans „Flora

der Schweiz" (1972), mais les comptages effectués dans cette région par SKALINSKA (1951) parlent également en faveur de la seule présence de *G. verna*, ce qui semble également être l'avis de DOSTAL (1954), auteur d'une flore de la Tchécoslovaquie.

En accord avec „Flora Europaea“, nous considérons pour l'instant *G. orbicularis* comme un taxon endémique centre et est-européen. Il présente une aire de répartition disjointe avec 3 centres de gravité, dans les Alpes, les Abruzzes et les Carpathes (carte no 6),



Carte 6. *G. orbicularis*

## 12. *Gentiana brachyphylla* VILLARS

Prosp. hist. pl. Dauph. p. 23 (1779)

Principale synonymie: *Ericala verna* var. d. *brachyphylla*, DON, Syst. of gard. and bot. IV, p. 190 (1837). — *Gentiana brachyphylla* VILL. subsp. *brachyphylla*, Flora Europaea III, p. 62 (1972). — *Gentiana verna* BERTOLONI, Fl. Ital. III, p. 988 (1837). — *Gentiana verna* L. var. *brachyphylla*, GRISEBACH, Gen. et spec. Gent., p. 263 (1839).

Bien que dessinée tant par J. BAUHIN que par BARRELIER, ce taxon semble avoir échappé à LINNÉ et c'est VILLARS (1779, 1787) qui en donnera la première description. *G. brachyphylla* restera cependant ignoré de la majorité des botanistes jusqu'à la fin du XVIIIe siècle et il n'a pas été inclus dans la 4e édition du Species Plantarum (LINNÉ 1797). Ce n'est qu'au XIXe qu'il fut enfin admis, tout d'abord en tant que variété de *G. verna* (GRISEBACH 1839), opinion qui fut reprise, entre autres, par KUSNEZOW

(1894), COSTE (1901), FIORI (1925—1929) et FOURNIER (1938). En 1901, pourtant, SOLTOKOVIC a considéré ce taxon comme une bonne espèce, au même titre que *G. verna*; elle fut suivie en cela par la majorité des floristes récents, dont les auteurs de „Flora Europaea“ (1972).

Nous sommes d'avis que *G. brachyphylla* mérite tout à fait ce statut spécifique, car il diffère, en général, assez nettement de *G. verna*, tant par la morphologie que par l'écologie. Le nombre chromosomique est cependant le même chez les deux taxons, entre lesquels il existe parfois des formes intermédiaires, probablement d'origine hybridogène (voir p. 700).

### 12.1. Observations cytologiques

Au début de notre travail, le nombre chromosomique de *G. brachyphylla* avait déjà été déterminé par deux auteurs. MATTICK (in TISCHLER 1950) a trouvé  $n = 12$  sur du matériel tyrolien. La technique des coupes microtomiques utilisée alors explique peut-être ce comptage manifestement erroné, ainsi que l'ont montré toutes les observations ultérieures. FAVARGER a dénombré 14 chromosomes sur des mitoses polliniques d'une plante récoltée au Simplon (FAVARGER & HUYNH 1964, FAVARGER 1965). Nous avons également trouvé le même nombre lors de nos recherches préliminaires (MÜLLER 1974a, 1974b) et, enfin, LÖVE & LÖVE (1975) ont publié  $2n = 28$  pour une population pyrénéenne, alors que SCHOLTE (1977) confirmait une fois encore ce résultat sur une plante originaire du massif de la Bernina, dans les Grisons.

Notre étude a porté sur 12 populations en provenance de France, de Suisse et d'Autriche. Le nombre  $n = 14$  a été compté essentiellement sur des mitoses polliniques (fig. 4/21) et, dans un cas, sur une mitose haploïde du sac embryonnaire. C'est également sur les organes femelles de la fleur que nous avons pu observer la méiose dans des cellules-mères des macrospores aux stades diacynèse (fig. 4/22) et anaphase I surtout.  $2n = 28$  a été trouvé dans des mitoses somatiques de l'ovaire ou du connectif des étamines et, beaucoup plus rarement, dans le méristème radicaire. Cela explique peut-être que nous n'ayons jamais vu de plaques métaphasiques permettant de déterminer la position du centromère pour tous les chromosomes. La taille de ceux-ci varie entre 2 et  $3,5 \mu\text{m}$  avec toutefois une majorité de petits chromosomes ( $19 < 2,5 \mu\text{m} : 9 > 2,5 \mu\text{m}$ ). Sur de nombreuses plaques équatoriales, nous avons pu mettre en évidence la présence de satellites, généralement au nombre d'un par garniture haploïde.

### 12.2. Morphologie (fig. 11/48)

Hémicryptophyte faiblement gazonnant de 25—45 mm, à rejets stériles très courts (jusqu'à 10 mm). Feuilles radicales en rosette étalée sur le sol, mates, rhomboïdales ( $5-11 \times 4-7$  mm), brièvement acuminiés, à marge papilleuse seulement dans les 2/3 supérieurs. 1—2 paires de feuilles caulinaires à peine plus petites. Calice cylindrique, court (9—13 mm, dont 1/4 pour les dents), non ailé; corolle à tube étroit, plus de  $2 \times$  plus long que le calice, à lobes bleus ovoïdes, obtus. Graines brun foncé, longues de 0.7—1 mm (Planche XXV), dont la testa est fortement ornementée, à alvéoles longues, en moyenne, de  $80 \mu\text{m}$ , larges de  $37 \mu\text{m}$  et séparées par des murs atteignant

Tableau 3

Comparaisons biométriques de divers organes entre *G. brachyphylla*,  
*G. verna* et *G. orbicularis*

	<i>brachyphylla</i>		<i>verna</i>			<i>orbicularis</i>		
	n = 48		n = 152			n = 33		
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	t	$\bar{x}$	s	t
A	11.2	2.08	14.9	3.25	7.3	16.3	2.16	10.5
B	4.1	0.85	4.8	1.40	2.7	7.5	1.25	12.5
C	8.1	2.42	12.6	3.82	4.6	10.3	2.36	3.0
D	6.1	0.99	8.4	1.83	5.0	9.2	2.16	5.4
E	0.538	0.055	0.698	0.084	12.4	0.746	0.074	14.4
F	0.559	0.092	0.541	0.104	0.9	0.801	0.104	9.3
G	0.691	0.146	0.428	0.101	8.9	0.557	0.101	3.0

A: Longueur du calice

B: Largeur des lobes de la corolle

C: Longueur de la plus grande feuille radicale

D: Longueur de la dernière feuille caulinaire

E: Rapport longueur du calice/longueur du tube de la corolle

F: Rapport largeur/longueur des lobes de la corolle

G: Rapport largeur/longueur de la plus grande feuille radicale

n: nombre d'échantillons de chaque espèce pris en considération

 $\bar{x}$ : moyenne des mesures

s: écart-type estimé

t: test de Student pour chaque moyenne par rapport à celle de *G. brachyphylla*

9  $\mu\text{m}$  de haut et 5.5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur, et à diverticules intra-alvéolaires peu marqués (Planche XXVI). Floraison de juillet à août.

*G. brachyphylla*, dans son habitus le plus typique, ne pose pas de problèmes de détermination et se distingue facilement des autres espèces de la section *Cyclostigma*. C'est principalement avec *G. verna* et *G. orbicularis* que les confusions sont les plus fréquentes. Le tableau 3 indique quelques-unes des différences biométriques les plus importantes entre ces 3 taxons. On en tire les constatations suivantes:

— La longueur du calice (A), surtout, et le rapport de cette dernière à celle du tube de la corolle (E) sont très certainement les différences les plus significatives, tant avec *G. verna* qu'avec *G. orbicularis*.

— Entre *G. brachyphylla* et *G. orbicularis*, la forme des lobes de la corolle, exprimée par le rapport de leur largeur à leur longueur (F), est également importante. (Ainsi que nous le signalons dans un autre chapitre (tabl. 2 p. 668), cette distinction vaut aussi entre *G. verna* et *G. orbicularis*).

— Entre *G. brachyphylla* et *G. verna*, la deuxième différence la plus significative se trouve au niveau de la plus grande feuille radicale et, surtout, du rapport de sa largeur à sa longueur (G).

Avec les autres espèces, la distinction est plus facile. Le rapport de la longueur du calice à celle du tube de la corolle sépare encore *G. brachyphylla* de *G. schleicheri* et de *G. bavarica*: la présence d'une rosette et la faible imbrication des feuilles radicales le distinguent de *G. terglouensis*, etc.

Tout n'est malheureusement pas toujours aussi net et tranché! Il existe incontestablement des formes intermédiaires, en particulier entre *G. brachyphylla* et *G. verna*. Certaines de ces formes sont plus ou moins compatibles avec le gradient de variation individuel propre à chaque taxon, mais d'autres sont très certainement des hybrides possédant des feuilles du type *verna* avec un calice court et non ailé, ou l'inverse. Un tel taxon a été décrit par HAYEK (1906) sous le nom de  $\times G. ambigua$  ainsi que nous le verrons dans un chapitre ultérieur (voir p. 700).

### 12.3. Ecologie

*G. brachyphylla* est une plante strictement inféodée à l'étage alpin. Elle a besoin du froid et de la forte lumière caractéristiques de ces hautes altitudes. C'est entre 2000 et 3000 m qu'elle se rencontre le plus fréquemment (sur la base des herbiers examinés, nous obtenons une moyenne de 2400 m environ). Il lui arrive parfois de descendre un peu et elle a été récoltée, par exemple, à 1650 m dans les Radstädter Tauern en Autriche (GZU Czegka). A l'opposé, elle est capable de se développer et de fleurir à des altitudes bien supérieures et elle fait très certainement partie des espèces de phanérogames se disputant, dans les Alpes, le record d'altitude. JACCARD (1895) cite une observation de WOLF concernant la présence de cette plante sur l'épaule du Cervin à 4200 m.

Sur le plan écologique, *G. brachyphylla* semble marquer une préférence pour les sols moyennement humifères et relativement pauvres en substances nutritives (LANDOLT, 1977, le considère comme indicateur de sols maigres). Il ne semble pas apprécier le contact direct avec le calcaire et croît généralement sur des sols dont la réaction est plutôt acide (entre 3,5 et 5,5, toujours selon LANDOLT). Il se trouve parfois en compagnie de plantes typiquement calcicoles, mais la zone superficielle dans laquelle ses racines se développent est plus ou moins lessivée et le calcaire n'intervient que dans les couches plus profondes. C'est le cas, par exemple, au Pic Chaussy (Vaud) où, à une altitude de 2330 m, nous avons trouvé les espèces suivantes sur une pelouse écorchée: *Gentiana brachyphylla*, *Carex sempervirens*, *Sesleria coerulea*, *Salix retusa*, *Ranunculus montanus*, *Polygonum viviparum*, *Gentiana verna*, *Athamantha cretensis*, *Ranunculus alpester*, *Erigeron alpinus*, *Lotus corniculatus*, *Carex humilis*, *Coeloglossum viride*, *Selaginella selaginoides*, etc.

Du point de vue phytosociologique, les auteurs spécialisés placent *G. brachyphylla* dans l'Oxytropido-Elynon d'une part, c'est-à-dire dans les milieux plus ou moins neutrophiles ou basophiles, mais où il ne paraît pas être en contact direct avec le substrat calcaire. D'autre part, *G. brachyphylla* est également cité dans le Caricetum curvulac, groupement colonisant les pelouses alpines sur silice ou sur terrains acides, et c'est là notre avis, le type de station le plus fréquent pour ce taxon.

Voici, à titre d'exemple, deux relevés de végétation que nous considérons comme bien représentatifs des milieux affectionnés par *G. brachyphylla*:

a) Davos: Jakobshorn. Pelouse sur orthogneiss, orientée au SW. Le recouvrement est proche de 100% et la surface relevée est de 10 m<sup>2</sup>. Altitude: 2620 m: 3.2 *Carex curvula*, 2.2 *Poa alpina*, 2.3 *Salix serpyllifolia*, 2.1 *Hieracium pilosella*, 2.1 *Leontodon helveticus*, 1.2 *Pulsatilla vernalis*, 1.2 *Antennaria carpatica*, 1.2 *Veronica bellidioides*, 1.2 *Sesleria di-*

*sticha*, 1.2 *Festuca ovina*, 1.2 *Juncus trifidus*, 1.1 *Hieracium alpinum*, 1.1 *Luzula lutea*, +.2 *Minuartia sedoides*, +.2 *Antennaria dioica*, +.2 *Silene caespita*, +.2 *Silene rupestris*, + *Gentiana brachyphylla*, + *Sedum alpestre*, + *Senecio carniolicus*, + *Gentiana acaulis*, + *Arnica montana*, + *Cardamine resedifolia*, + *Chrysanthemum alpinum*, + *Euphrasia minima*, + *Polygonum viviparum*, + *Avena versicolor*, + *Ligusticum mutellinoides*, + *Vaccinium uliginosum*.

b) Zermatt: Unterrothorn. Pelouse écorchée sur schistes métamorphiques à 3050 m. La pente, orientée au SE, est de 50% et le recouvrement de 70%: 3.3 *Carex curvula*, 2.2 *Gentiana brachyphylla*, 2.2 *Ranunculus pyrenaeus*, 2.2 *Draba aizoides*, 1.2 *Gentiana verna*, 1.2 *Sieversia montana*, 1.2 *Sempervivum montanum*, +. 2 *Sempervivum arachnoideum*, + *Sempervivum arachnoideum* × *montanum*, +.2 *Minuartia sedoides*, +.2 *Androsace carnea* +.2 *Silene caespita*, +.2 *Thymus serpyllum*, + *Ligusticum mutellinoides*, + *Lotus alpinus*, + *Artemisia glacialis*, + *Poa alpina*, + *Potentilla frigida*, + *Galium pumilum*, + *Luzula spicata*, + *Anthyllis grex vulneraria*, + *Senecio incanus*, + *Achillea nana*, + *Pulsatilla vernalis*.

Il convient de signaler que, dans la région de l'Unterrothorn en particulier, la présence de *G. brachyphylla* semble conditionnée par un degré de recouvrement supérieur à 50 ou 60%. Dès que le milieu devient plus ouvert, en effet, il est remplacé par *G. schleicheri* (voir p. 649).

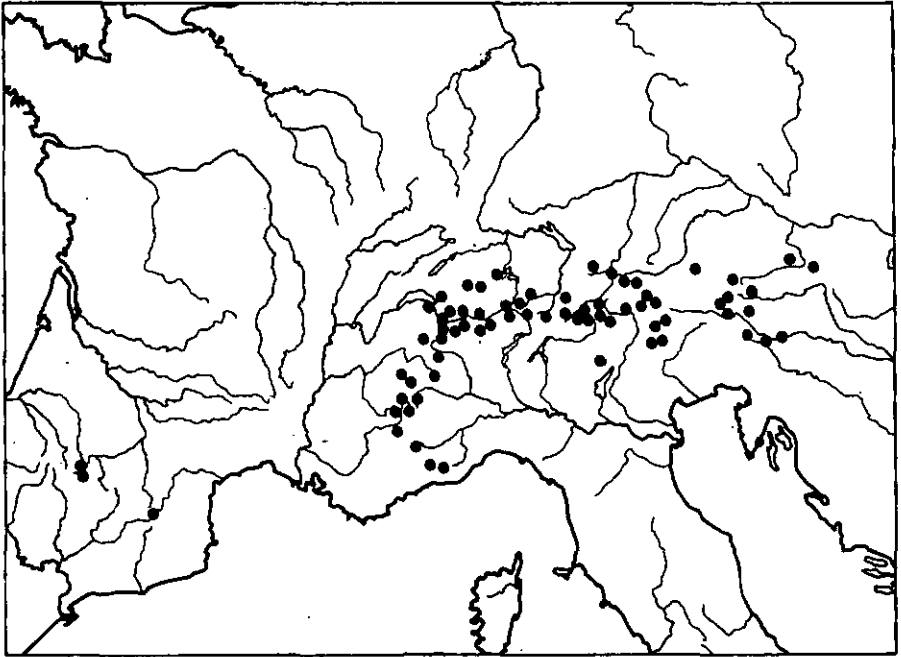
#### 12. 4. Chorologie

La distribution géographique de *G. brachyphylla* n'est pas encore clairement établie pour tous les floristes. Cela peut s'expliquer par les possibilités d'hybridation de ce taxon avec *G. verna* et par la variabilité morphologique considérable de cette dernière espèce, qui rendent parfois la détermination assez difficile. De ce fait, une confusion a régné entre les deux espèces, de même qu'avec *G. orbicularis*.

MEUSEL (1978) porte sur sa carte une aire recouvrant une grande partie des Pyrénées, tout en indiquant que, selon LE BRUN (in litt. 1965), ces indications sont incertaines. Lors d'un voyage dans les Pyrénées centrales et orientales, nous avons rencontré cette espèce, à une seule reprise. Sa présence est, à notre avis, incontestable au Puigmal (Pyrénées orientales) où elle croît en compagnie de *G. verna* et de *G. schleicheri*, cette dernière espèce se limitant toutefois aux milieux les plus ouverts. Nous avons trouvé un échantillon de *G. brachyphylla* dans les herbiers de Munich (MERXMÜLLER & ZOLLITSCH 27107, Pic du Midi de Bigorre) et un autre dans ceux de Lausanne (VETTER 18. 7. 1833, Port de Vénasque).

GUINEA (1953) et RIVAS-MARTINEZ, IZCO & COSTA (1971) signalent *G. brachyphylla* dans la chaîne Cantabrique, aux Picos de Europa et à la Peña Ubiña, indications qui sont reprises sur la carte de MEUSEL (op. cit.). RIVAS-MARTINEZ et al. (op. cit. p. 110) donnent bien une description morphologique et écologique du taxon qui se rapproche de *G. brachyphylla*, mais la consultation des échantillons d'herbier ramenés de cette même région par KÜPPER (NEU/K 1378, NEU/K 1373) nous a montré qu'il s'agit vraisemblablement de formes de *G. verna* à feuilles courtes, telles qu'on les retrouve dans les Pyrénées. Il nous semble donc préférable de laisser provisoirement en suspens le problème de *G. brachyphylla* dans la chaîne Cantabrique.

Ainsi que nous le montrons dans un autre chapitre (voir p. 690), l'indication de „Flora Europaea“ (1972) concernant la présence de *G. brachyphylla* en Sierra Nevada

Carte 7. *G. brachyphylla*

est erronée, car il s'agit là d'un autre taxon, *G. sierrae* Briquet, différent par sa morphologie et, surtout, par son nombre chromosomique ( $2n = 30$ ).

Nous considérons donc *G. brachyphylla* comme une espèce alpine-pyrénéenne, avec une aire de répartition continue dans les Alpes, s'étendant de la Styrie autrichienne aux Alpes maritimes françaises, le long des chaînes centrales et australes et avec quelques localités incontestables dans les Pyrénées, dans l'état actuel de nos connaissances tout au moins. Il semble plus rare sur la bordure septentrionale des Alpes et manque totalement aux chaînes externes tel le Jura, ainsi qu'au Massif Central, aux Apennins, etc. (carte no 7).

### 13. *Gentiana verna* LINNÉ

Species Plantarum Ed. 1, p. 288 (1753)

Principale synonymie: Face à l'abondance des synonymes de *G. verna*, allant de paire avec le polymorphisme et la vaste aire de répartition de l'espèce, nous nous permettons de renvoyer le lecteur au travail de SOLTROKOVIC (1901) qui en cite exactement 76. Nous nous contenterons donc de ne signaler ici que les synonymes les plus importants:

a) *Gentiana verna* L. subsp. *verna* = *Ericala aestiva* DON, Syst. of gard. and bot. IV p. 190 (1837) pr. p. — *Ericala verna* DON, Syst. of gard. and bot. IV p. 190 (1837) pr. p. — *Ericoila verna* BORKHAUSEN, in Roemer Arch. I p. 27 (1796). — *Hippion aestivum* F. W. SCHMIDT, in Roemer Arch. I p. 16 (1796). — *Hippion elongatum* F. W. SCHMIDT, in Roemer Arch. I p. 19 (1796). — *Hippion vernum* F. W. SCHMIDT, in Römer Arch. I p. 20 (1796). — *Gentiana verna* L. b. *vulgaris* KITTEL, Deutschl. Fl. II p. 345 (1844). — *Gentiana verna*

L. a. *typica* FIORI, Fl. Ital. II p. 255 (1925—1929) — *Gentiana verna* L. b. *elongata* (HAECKE) FIORI, Fl. Ital. II p. 255 (1925—1929).

b) *Gentiana verna* L. subsp. *delphinensis* (BVRD) H. KUNZ, in Le Monde des Plantes 339 p. 2 (1963) = *Gentiana pumila* VILL. non JACQ., Hist. pl. Dauph. 2 p. 527 (1787). — *Gentiana verna* L. var. *Villarsiana* ROUY, Fl. Fr. 10 p. 264 (1908). — *Gentiana delphinensis* BEAUVERD, in Bull. Soc. bot. Genève 27 p. 105 (1937).

*G. verna* représente, aux yeux de tous, le type des espèces vivaces de la section *Cyclostigma*, à cause, certainement, de sa fréquence et de sa très large répartition en Europe. Mais c'est également l'espèce la plus polymorphe de la section, ce qui fut et reste une cause de confusions nombreuses. Si la description originale est attribuée à LINNÉ (1753), cette plante était déjà connue des botanistes plus anciens: DE L'ECLUSE (1604) semble être le premier à avoir utilisé l'épithète de *verna* et RÉNÉALM (1611) en donne une illustration fort ressemblante.

Au cours de ces deux derniers siècles, *G. verna* apparaît dans la bibliographie avec une acception plus ou moins large et le problème sera de définir ses limites par rapport à celles des taxons voisins: GRISEBACH (1843) subordonne à *G. verna* un var. *brachyphylla* (= *G. brachyphylla*) et un var. *alata* regroupant aussi bien les formes les mieux développées des Alpes que les taxons orientaux de la section. KUSNEZOW (1894) subdivise *G. verna* en 6 variétés qui sont actuellement, pour la plupart, séparées de cette espèce. FIORI (1925—1929) ne reconnaît plus que deux espèces vivaces dans la section *Cyclostigma*, chacune comprenant plusieurs taxons infraspécifiques: *G. bavarica*, 3 et *G. verna*, 9. HEGI (1927) va à nouveau séparer toutes ces espèces, mais signale, en revanche, une quantité de variétés et de formes correspondant soit à des extrêmes de la variabilité de la plante, soit à des modifications de la couleur de la fleur. Toutes ces formes et variétés représentent, généralement, des cas isolés et nous n'avons pu mettre en évidence aucune relation nette entre leur présence et des facteurs écologiques ou chorologiques précis. Nous avons donc jugé préférable de les abandonner, afin de ne pas surcharger la nomenclature.

Cette optique nous paraît d'ailleurs être celle qui a été adoptée par les floristes modernes. Les auteurs de „Flora Europaea“ (1972) ne subordonnent que deux taxons à *G. verna* (*pontica* et *tergestina* sur lesquels nous revenons dans d'autres chapitres) et KUNZ (in GUINOCHET & DE VILMORIN 1975) le subdivise en un subsp. *verna* et un subsp. *delphinensis*.

Ainsi que nous le verrons plus loin, c'est ce dernier point de vue que nous avons finalement adopté. Le subsp. *delphinensis* nous est apparu comme le seul taxon infraspécifique de *G. verna* qui possède une signification autre que simplement morphologique et ponctuelle. Il semble en effet constant et limité à des régions bien définies: le sud-ouest de l'arc alpin et les Pyrénées centrales et orientales. La première mention de cette plante est d'ailleurs fort ancienne, puisque VILLARS (1787) déjà la signale, en la rapportant, par erreur, à *G. pumila* JACQ. (voir p. 644). Plus tard, BEAUVERD (1937) distinguera ce taxon sous le nom de *G. delphinensis*; FOURNIER (1938) en fera une sous-espèce de *G. pumila* JACQ. C'est finalement KUNZ (1963) qui, remarquant la présence de certaines formes de passage entre *G. verna* et *G. delphinensis* dans les localités où les deux plantes sont en contact, attribuera à ce dernier taxon le statut que nous adoptons, à savoir *G. verna* subsp. *delphinensis* (BVRD) (H. KUNZ), statut repris, en particulier, par GUINOCHET & DE VILMORIN (1975) et les auteurs du 4<sup>e</sup> supplément à la Flore de COSTE (1977).

## 13.1. Observations cytologiques

A cause de sa vaste répartition et de sa relative abondance, *G. verna* est, avec *G. nivalis*, l'espèce de la section *Cyclostigma* qui a été la plus étudiée du point de vue cytologique. Les premières déterminations de son nombre chromosomique,  $2n = 28$ , sont à mettre à l'actif de FAVARGER (1949a) qui travailla sur des plantes provenant du Jura neuchâtelois et de MATTICK (in TISCHLER 1950) sur des individus tyroliens. En 1950, SKALINSKA publia un premier comptage pour une population des Tatras où elle avait trouvé  $2n = 26$  chromosomes. Il s'agissait là, incontestablement, d'une erreur due à la technique des coupes microtomiques, erreur qu'elle rectifia d'ailleurs l'année suivante (SKALINSKA 1951) pour la même population. Le nombre  $2n = 28$  n'a, par la suite, plus été mis en doute et il se retrouve en Angleterre et en Irlande (ELKINGTON 1963), dans le Jura suisse et français, dans les Alpes françaises, suisses, italiennes et autrichiennes, dans les Abruzzes (MÜLLER 1974a, 1974b) et dans les Pyrénées (LÖVE & LÖVE 1975). Le subsp. *delphinensis* n'a fait l'objet que d'un seul comptage jusqu'à aujourd'hui, sur un individu provenant des Pyrénées orientales (LÖVE & LÖVE 1975). Il possède le même nombre chromosomique que le type.

Dans le cadre du présent travail, nous nous sommes attaché à élargir notre échantillonnage et nous avons pu démontrer ainsi la constance du nombre  $2n = 28$  dans la plus grande partie de l'aire de répartition de *G. verna*. Nous avons étudié, pour le type de l'espèce, 8 populations jurassiennes, 42 populations provenant de toute la chaîne des Alpes (France, Italie, Suisse, Allemagne et Autriche), 7 populations des Abruzzes, 1 du Massif central français, 12 des Pyrénées centrales et orientales, tant françaises qu'espagnoles et, enfin, 1 population originaire des Carpathes de Roumanie. Dans le cas du subsp. *delphinensis*, nos comptages ont porté sur 5 populations sud-ouest-alpines et 3 pyrénéennes (tabl. 1).

Environ 5% de nos observations seulement ont porté sur la méiose de la microsporogénèse, mais les métaphases I que nous avons eu la chance de voir montraient 14 bivalents absolument incontestables (fig. 7/25). Dans 25% des cas, nous avons compté le nombre chromosomique haploïde sur des mitoses polliniques. Cependant, la majorité de nos comptages a été effectuée sur des divisions somatiques d'ovaires (46%), de racines (15%, fig. 7/26) ou de jeunes radicules provenant de germinations (9%, fig. 7/27). La morphologie des chromosomes ne mérite pas de grands commentaires. Leur taille varie généralement entre  $(1,4 - )2 - 3(-4) \mu\text{m}$  et la présence de satellites a été constatée de manière non constante et sans qu'il y ait de relation avec la provenance de la plante étudiée. Le seul phénomène particulier que nous avons observé est la présence, dans les cellules radiculaires d'une plante du col de Fêtre (Alpes de Haute-Provence) d'une paire de chromosomes possédant 2 constriction délimitant 3 portions de taille sensiblement égale (fig. 7/26). Cette gentiane se rattache, morphologiquement au subsp. *delphinensis*, mais le phénomène observé ne semble pas en rapport avec sa position taxonomique.

Toutes nos tentatives d'établissement d'un caryogramme se sont révélées inutiles, car les différences morphologiques entre les chromosomes sont très faibles et la formation des paires est pratiquement impossible, d'autant plus que le nombre de satellites visibles est souvent impair (fig. 7/28). En adoptant la terminologie sur la position du centromère mise au point par LEVAN, FREDGA & SANDBERG (1964) et reprise par KÜPFER (1974), nous avons classé les chromosomes de 16 plaques métaphasiques so-

matiques provenant de 11 populations. Ces auteurs ont défini 6 classes en fonction du rapport  $R = \text{longueur du bras long} / \text{longueur du bras court}$ :

Classes		Centromère
M	$1 \leq R < 1,05$	médian
m	$1,05 \leq R < 1,7$	situé dans la région médiane
sm	$1,7 \leq R < 3,0$	submédian
st	$3,0 \leq R < 7,0$	subterminal
t	$7,0 \leq R < 39$	situé dans la région terminale
T	$39 \leq R < \infty$	terminal

Le tableau 4 montre les résultats obtenus. On y constate tout d'abord qu'il n'y a aucun cas de chromosomes à centromère terminal ou situé dans la région terminale. Les chromosomes à constriction franchement médiane, de même que ceux à constriction subterminale sont irrégulièrement représentés et en nombre généralement faible (23 M sur 448 chromosomes examinés et 28 st). La difficulté d'établir un caryogramme s'explique donc par la concentration des chromosomes dans les classes m (255 chromosomes) et sm (142 chromosomes), un cas extrême étant représenté par la plante de Roumanie (Puzdrele) où tous les chromosomes, sauf 2, sont situés dans la classe m (fig. 7/27). On remarque également qu'il est tout aussi impossible de mettre en évidence d'éventuelles modifications du caryogramme en fonction de la provenance, car les différences entre les diverses plantes ne semblent pas plus prononcées que celles qui apparaissent entre deux métaphases issues de la même plante.

Tableau 4  
Comparaison des caryotypes de diverses populations  
de *G. verna*

Provenance	M	m	sm	st	t	T	Satellites
Chasseral	1	17	10	0	0	0	1
Chasseral	1	17	4	6	0	0	2
Reculet	0	12	9	7	0	0	1
Col de Fêtre	0	14	9	5*	0	0	1
Col de la Lombarde	3	14	10	1	0	0	0
Chandolin	5	11	12	0	0	0	0
Chandolin	1	16	11	0	0	0	2
Cortine d'Ampezzo	1	18	6	3	0	0	2
Passo di Padon	1	19	8	0	0	0	0
Gran Sasso	3	17	8	0	0	0	1
Puig d'Alp	0	14	14	0	0	0	0
Peña de Oreol	0	10	15	3	0	0	1
Peña de Oreol	1	20	7	0	0	0	0
Peña de Oroel	1	15	10	2	0	0	0
Peña de Oroel	3	15	9	1	0	0	0
Puzdrele	2	26	0	0	0	0	0

\*) Nous avons placé dans cette classe les chromosomes présentant une double constriction en considérant l'une d'entre elles comme primaire. Les satellites, lorsqu'il y en avait, ont simplement été rajouté au bras dont ils dépendaient.

Définition des classes: voir le texte.

Les chromosomes du subsp. *delphinensis* ne présentent pas de différences notables par rapport à ceux du type, si l'on excepte le cas particulier de la plante du col de Fêtre dont nous avons déjà parlé (fig. 7/26).

Nous terminerons ce paragraphe en signalant deux faits troublants qui soulèvent des problèmes que nous ne sommes malheureusement pas en mesure de résoudre pour l'instant.

Il y a tout d'abord les gentianes de la péninsule balkanique et de Turquie, autrefois regroupées sous le nom de *G. tergestina*, mais qui, morphologiquement, sont plus proches de *G. verna* que de ce dernier taxon. Dans ses travaux très récents, PRITSCHARD (1977, 1978) les considère comme constituant une sous-espèce de *G. verna* (subsp. *balkanica*). Or quelques sondages cytologiques dont nous parlons dans un autre chapitre (p. 695) nous ont montré que ces plantes avaient  $2n = 30$  chromosomes. C'est la raison qui nous a poussé, pour l'instant du moins, à restreindre le binôme *G. verna* aux seuls taxons possédant la morphologie de cette espèce et le nombre chromosomique  $2n = 28$ .

D'autre part, lors d'un de nos derniers comptages, nous avons étudié une fixation faite sur une plante rapportée par PH. KÜFFER de la Peña Redonda, dans la chaîne Cantabrique. A notre grande surprise, nous avons trouvé des mitoses de racines à 30 chromosomes, sur plusieurs plaques métaphasiques absolument incontestables. Morphologiquement, le témoin que nous avons récolté au Jardin botanique ressemble à *G. verna* subsp. *delphinensis* par ses feuilles relativement étroites, mais l'absence de rosette bien nette n'est pas non plus sans rappeler le subsp. *balkanica* dont nous venons de parler. Nous ne sommes malheureusement pas encore en mesure de confirmer ou d'infirmer ce résultat tout à fait inattendu et nous le signalons donc sous toutes réserves.

### 13.2. Morphologie (fig. 11/48 et 11/50)

Hémicryptophyte ou chaméphyte faiblement gazonnant haut de 2,5–8 cm (– 25 cm lors de la fructification), à rejets stériles courts (1–2 cm), densément feuillés. Tige simple, rarement double ou triple. Feuilles radicales en rosette, les plus longues au milieu de celle-ci, elliptiques à lancéolées, aiguës ou faiblement obtuses (7–20 × 3,5–7 mm), à marge scarieuse, papilleuse. 1–3 paires de feuilles caulinaires aiguës, parfois spatulées, plus courtes. Calice cylindrique, étroitement ailé, long de 10–20 mm dont 1/5 à 1/3 pour les dents lancéolées, aiguës; corolle bleue (très rarement blanche ou violette) à tube de 1/4 à 1 3/4 fois plus long que le calice, à lobes aigus ou obtus (7–13 × 3–7 mm), séparés par un appendice bifide. Graines d'un brun assez foncé, elliptiques (0,6–0,9 mm de long), à testa alvéolée (Planche XXV); alvéoles longues de 60 µm environ, bordées de murs larges de 7 et hauts de 5 µm, à diverticules intra-alvéolaires rares et très peu marqués (Planche XXVI). Floraison de mars à juin, plus rarement en automne ou en début de l'hiver (selon FAVARGER (1949a, 1952), il s'agit alors d'une floraison anticipée des boutons normalement prévus pour l'année suivante.)

*G. verna* subsp. *delphinensis* (fig. 7/50) diffère essentiellement du type par ses feuilles radicales linéaires-lancéolées, plus étroites, dont la largeur (2,5–3,5 mm) ne dépasse que rarement le quart de la longueur. D'accord avec KUNZ (1963), nous pensons que ce taxon, relié parfois au type par une série d'intermédiaires, mérite le statut de sous-espèce en raison surtout de sa localisation géographique (voir chorologie).

*G. verna* est incontestablement l'espèce de la section *Cyclostigma* qui présente le degré de polymorphisme le plus élevé. Ce polymorphisme se manifeste aussi bien entre populations proches ou éloignées qu'à l'intérieur même des populations. Près de Zermatt, par exemple, nous avons récolté une vingtaine d'individus dans une population homogène recouvrant à peine 1 m<sup>2</sup>. Nous y avons observé des variations morphologiques parfois relativement importantes des organes. La tige varie du simple au quintuple pour des plantes en fleur, les feuilles radicales, tant en longueur qu'en largeur, varient d'un facteur de 2.3, les feuilles caulinaires du simple au double, le calice et la corolle d'un facteur de 1.5, etc. Dans une population récoltée au Cambre d'Aze à l'époque de la pleine maturité des fruits, nous avons mesuré la plus grande feuille radicale de 80 individus environ. Là également, la variation est importante, la longueur des feuilles allant de 8 à 19 mm (fig. 6), la largeur de 2,5 à 6,5 mm et le rapport longueur/largeur de 0,8 à 2.

Il est, de plus, extrêmement difficile de mettre en relation des types morphologiques précis avec des associations végétales ou avec la distribution géographique. A ce dernier point de vue, nous référons essentiellement à l'excellent travail d'ELKINGTON (1972) qui s'est attaché à l'étude de la variabilité de *G. verna*. En se basant sur la morphologie de 43 populations d'Irlande, d'Ecosse, des Alpes et des Pyrénées, il constate que les facteurs les plus significatifs sont le calice (longueur totale et longueur des dents) et les feuilles radicales (longueur et rapport longueur/largeur). En faisant, pour chaque population, la moyenne de 25 mesures, il s'aperçoit qu'il y a une corrélation entre ces moyennes, mais qu'il est en revanche relativement difficile de séparer de manière nette et absolue les populations des diverses provenances. Seules les popula-

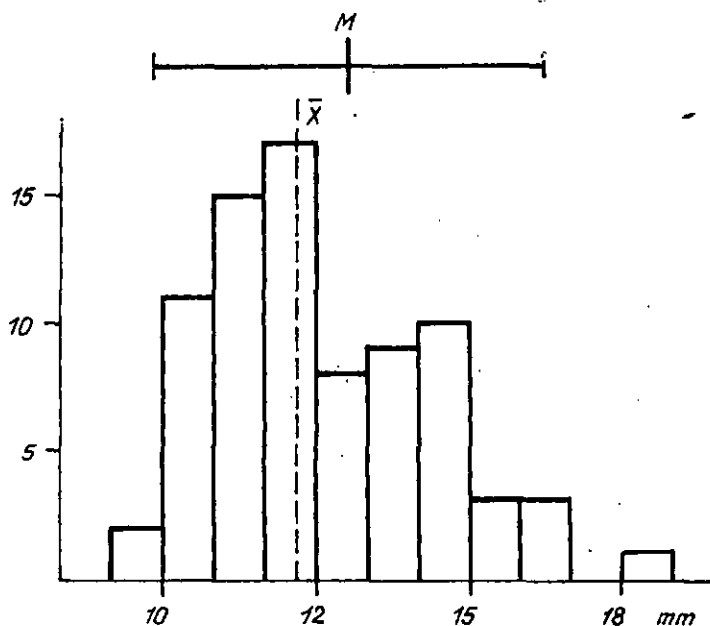


Fig. 6. Dispersion des mesures de longueur de la plus grande feuille radicale dans une population de *G. verna* (Cambre d'Aze). Abscisse: Longueur en mm. Ordonnée: Nombre de feuilles. de  $\bar{x}$  = moyenne de la population. M: Moyenne de l'ensemble de nos témoins de *G. verna*, augmentée et diminuée de l'écart-type

tions irlandaises semblent se distinguer, mais la différence n'est pourtant pas assez nette pour qu'ELKINGTON juge nécessaire d'en faire une sous-espèce ou même une variété. Il arrive en revanche à un résultat très intéressant en mettant en relation le rapport longueur/largeur des feuilles radicales et l'altitude à laquelle croît la plante. Il semble en effet qu'il y ait une corrélation étroite entre ces deux facteurs pour les plantes d'origine continentale, les feuilles devenant proportionnellement plus larges avec l'augmentation de l'altitude. Les plantes d'Angleterre et d'Irlande, de ce point de vue, ressemblent aux gentianes continentales des altitudes élevées. ELKINGTON explique cela par l'influence prépondérante des vents marins, rappelant ceux qui balayent les sommets alpins.

A la suite de ce travail et de nos propres observations, nous sommes d'avis qu'il est préférable de renoncer à la description et à la prise en considération de toutes les variétés et formes se trouvant dans la bibliographie, à l'exception du subsp. *delphinensis* qui nous paraît avoir une signification géographique en plus des différences morphologiques.

Les caractères permettant de distinguer *G. verna* des autres espèces de la section *Cyclostigma*, ont été signalés dans les chapitres consacrés à ces espèces.

### 13.3. Ecologie

Ainsi que nous l'avons indiqué, *G. verna* présente un haut degré de polymorphisme. Nous verrons également que son aire de répartition est très vaste et pas uniquement limitée aux étages alpins ou subalpins. Il n'est donc pas étonnant que son écologie se caractérise par une amplitude très grande et il nous est impossible de citer de manière précise et exhaustive, tous les milieux dans lesquels croît cette plante. Nous nous contenterons donc des données générales tirées de la bibliographie, auxquelles nous ajouterons quelques-unes de nos observations personnelles.

Pour illustrer le caractère euryoïque de *G. verna*, nous citerons tout d'abord HEGI (1927) qui, à la fin de la description morphologique de la gentiane printanière écrit: „Répandu et le plus souvent sociable en des lieux secs et humides, tourbeux: prairies, pâturages, landes, bas-marais, falaises, clairières, landes à arbrisseaux nains, lisières sèches, alluvions, forêts claires, sablières, charbonnières. De la plaine jusqu'à l'étage alpin. Sur calcaire et roche primitive.“ (op. cit. p. 2014). Ce court extrait montre bien l'impossibilité de caractériser rapidement l'écologie de *G. verna*.

Concernant tout d'abord les altitudes auxquelles croît notre plante, le relevé de toutes les indications que nous avons trouvées dans les herbiers et dans la bibliographie pour des échantillons originaires du continent nous fournit une altitude moyenne d'environ 1700 m, mais avec des extrêmes situés à 300 et à plus de 3500 m. Pour les populations britanniques ELKINGTON (1963) indique 400 à 830 m comme limites inférieures et supérieures, alors que la plante descend pratiquement au niveau de la mer en Irlande (de 6 m à 300 m selon le même auteur).

ELLENBERG (1974) et LANDOLT (1977) donnent des indications similaires et situent *G. verna* parmi les espèces „moyennes“, c'est-à-dire celles dont l'écologie est, le plus souvent, ample et variable. Il est évident que cette amplitude écologique se répercute sur les données phytosociologiques et le nombre d'associations végétales dans lesquelles *G. verna* apparaît en tant qu'espèce compagne est grand. C'est la raison pour laquelle les auteurs donnant des indications phytosociologiques pour ce taxon ne

descendent jamais au-dessous du niveau de l'alliance et restent, le plus souvent, à celui de l'ordre ou de la classe.

ELLENBERG (1978) cite *G. verna* parmi les espèces caractéristiques des *Seslerietalia variae* en compagnie des espèces suivantes: *Acinos alpinus*, *Alchemilla hoppeana*, *Anemone narcissiflora*, *Anthyllis alpestris*, *Arabis ciliata*, *Astragalus frigidus*, *Bupleurum ranunculoides*, *Euphrasia salisburgensis*, *Globularia cordifolia*, *Helianthemum grandiflorum*, *Hieracium bifidum*, *Leucanthemum maximum* (= *L. adustum*), *Nigritella nigra*, *Pedicularis rostrato-capitata*, *Pedicularis verticillata*, *Phyteuma orbiculare*, *Polygala alpestris*, *Potentilla crantzii*, *Pulsatilla alpina*, *Saxifraga moschata*, *Scabiosa lucida* et *Senecio doronicum*.

KUNZ (in GUINCHET & DE VILMORIN 1975) signale l'espèce dans les syntaxons suivants: *Seslerietalia variae* (caractéristique), *Mesobromion*, *Caricetalia davallianae*, *Molinion*, *Caricetalia curvulae*, etc.

Toutes ces indications ressortent également de l'excellent travail d'ELKINGTON (1963) avec, en plus, des données concernant la position phytosociologique de *G. verna* en Grande-Bretagne et en Irlande. Dans cette dernière île, il faut relever la présence de cette espèce sur des dunes stabilisées que BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952) rapportent à une sous-alliance du *Mesobromion erecti* en créant une association du *Campothecio-Asperuletum cynanchicae* dont *G. verna* est une caractéristique parmi d'autres et où il pousse en compagnie d'*Anacamptis pyramidalis*.

Il appartient au phytosociologue d'entreprendre une analyse plus fine des divers milieux où l'on peut rencontrer *G. verna* et nous nous contenterons, à titre d'exemples, de citer quelques-uns de nos relevés de végétation dans les diverses régions où nous avons récolté cette plante.

— Haut Jura occidental: Massif du Reculet. Croupe sur marno-calcaires à 1650 m d'altitude, recouvrement de 100%: 3.3. *Carex sempervirens*, 3.2. *Sesleria coerulea*, 2.2. *Selaginella selaginoides*, 2.2. *Dryas octapetala*, 1.2. *Gentiana verna*, 1.2. *Viola calcarata*, 1.2. *Alchemilla hoppeana*, 1.2. *Polygonum viviparum*, 1.2. *Festuca grex ovina*, 1.1. *Ranunculus grex montanus*, 1.1. *Soldanella alpina*, 1.1. *Bartsia alpina*, 1.1. *Hippocrepis comosa*, 1.1. *Potentilla aurea*, 1.1. *Plantago montana*, + *Luzula spicata*, + *Homogyne alpina*, + *Gentiana clusii*, + *Bellidiastrum michelii*, + *Galium pumilum*, + *Polygala amarella*, + *Anthyllis alpestris*, + *Leucanthemum adustum*, + *Antennaria dioica*, + *Ranunculus thora*, + *Salix retusa*, + *Globularia cordifolia*, + *Lotus corniculatus*, + *Poa alpina*, + *Trifolium montanum*, + *Carex ornithopoda*, + *Anthoxanthum odoratum*, r *Achillea millefolium*, r *Coelogyne viride*, r *Campanula rotundifolia*, r *Androsace villosa*, +° *Vaccinium myrtillus*. +° *Juniperus nana*, (+°) *Pinus montana*. Il s'agit là d'un exemple de *Seslerio-Caricetum sempervirentis*, association dans laquelle *G. verna* apparaît le plus souvent sur les sommets jurassiens.

— Nous retrouvons des stations du même type dans les Préalpes et les Alpes, par exemple au Vanil Noir (2300 m, exposition sud, pente très forte de 110%, recouvrement de 90%): 3.3. *Carex sempervirens*, 2.3. *Sesleria coerulea*, 2.3. *Festuca violacea*, 2.3. *Helianthemum grandiflorum*, 2.2. *Festuca grex ovina*, 1.2. *Galium anisophyllum*, 1.2. *Anthyllis vulneraria*, 1.1. *Carduus defloratus*, 1.1. *Myosotis alpestris*, 1.1. *Ranunculus grex montanus*, 1.1. *Bartsia alpina*, 1.1. *Polygonum viviparum*, +.2. *Phleum hirsutum*, +.2. *Phaca frigida*, +.2. *Saxifraga aizoon*, +.2. *Thymus serpyllum*, +.2. *Oxytropis jacquini*, +.2. *Arenaria moehringioides*, + *Gentiana verna*, + *Senecio capitatus*, + *Bupleurum ranunculoides*, + *Senecio doronicum*, + *Campanula scheuchzeri*, + *Pedicularis verticillata*, + *Phyteuma orbiculare*, + *Thecium alpinum*, + *Euphrasia minima*, + *Veronica fruticans*, + *Aster alpinus*, + *Festuca pumila*, r *Gentiana clusii*, r *Gymnadenia albida*, (+) *Pulsatilla alpina*, (+) *Scabiosa lucida*, (+) *Geranium silvaticum*.

— Une station tout à fait différente est celle qui a fait l'objet d'un relevé rapporté dans le chapitre consacré à *G. brachyphylla* (voir p. 675). Il a été effectué dans la région de Zermatt où les deux taxons cohabitent. Il s'agit là d'un milieu à sol beaucoup plus acide et l'association représentée est proche du Curvuletum.

— *G. verna* se trouve également dans des stations plus mésophiles, apparentées au Mesobromion. L'exemple qui suit est localisé au sud des Pyrénées, à la Peña de Oroel. Mais, à quelques espèces près, un tel relevé pourrait tout aussi bien avoir été fait en Suisse. Il s'agit d'une pelouse dense où les herbes sont assez hautes et ont un recouvrement de 100%. L'altitude est de 1650 m<sup>1</sup>): 3.2. *Bromus erectus*, 3.2. *Plantago media*, 3.2. *Helianthemum alpestre*, 2.2. *Festuca rubra*, 2.2. *Achillea millefolium*, 1.3. *Alchemilla plicatula*, 1.2. *Gentiana verna*, 1.2. *Carex humilis*, 1.2. *Trifolium montanum*, 1.1. *Primula veris*, 1.1. *Trifolium pratense*, + 3. *Lotus corniculatus*, + 2. *Galium verum*, + *Medicago suffruticosa*, + *Cerastium arvense*, + *Pimpinella saxifraga*, + *Euphrasia salisburgensis*, + *Lathyrus pratensis*, + *Centaurea jacea*, + *Leontodon hispidus*, + *Anthyllis montana*, + *Campanula rapunculoides*, + *Arabis tenuis*, + *Fragaria vesca*, + *Potentilla tabernaemontani*, + *Poa alpina*, r *Merendera pyrenaica*, (+) *Festuca scoparia*, (+) *Hieracium genistoides*, (+) *Carduus carlinefolius*, (+) *Globularia repens*, (+) *Dianthus monspessulanus*. Le *G. verna* qui pousse dans ces milieux plus riches en substances nutritives atteint un développement souvent plus grand. Cela a conduit MONTSERRAT-RECODER & VILLAR (1975) à le décrire sous la forme d'un var. *willkommiana*. Le fait que l'on peut retrouver de telles formes robustes partout où les conditions sont particulièrement favorables nous a amené à abandonner cette variété en compagnie de toutes celles dont nous parlons dans l'introduction du présent chapitre.

— Il serait possible de multiplier sur de nombreuses pages encore les exemples de stations où l'on rencontre *G. verna*. Nous nous contenterons d'un dernier cas représentatif d'un milieu beaucoup plus humide, du type combe à neige avec présence d'eau suintante. Nous nous trouvons toujours dans les Pyrénées, au Puerto de Lavasar (Huesca) à une altitude de 2260 m et le recouvrement est de 100%: 4.4. *Plantago alpina*, 3.3. *Festuca rubra*, 2.3. *Poa alpina*, 2.3. *Leontodon helveticus*, 2.2. *Parnassia palustris*, 2.2. *Juncus* aff. *pyrenaicus*, 1.1. *Gentiana verna*, 1.1. *Gentianella campestris*, 1.1. *Euphrasia minima*, + 2. *Carex* aff. *flacca*, + *Lotus alpinus*, + *Thalictrum alpinum*, r *Plantago media*.

Relevons pour conclure que c'est *G. verna* subsp. *verna* qui est représenté dans tous ces exemples. Si nous ne parlons pas ici du subsp. *delphinensis*, c'est simplement que son écologie ne présente pas de caractère particulier par rapport à celle du type.

### 13.4. Chorologie

Ainsi que nous l'avons signalé à plusieurs reprises déjà, *G. verna* est l'espèce vivace de la section *Cyclostigma* qui présente l'aire de répartition la plus vaste en Europe. Il semble d'ailleurs être limité à ce continent, du moins dans l'acception que nous lui donnons en l'état actuel de nos connaissances, c'est-à-dire en ne considérant que les formes à  $2n = 28$ . Nous excluons donc, pour des raisons que nous exposons dans un autre chapitre, les taxons turcs et balkaniques que PRITCHARD (1977) nomme *G. verna* subsp. *balcanica* et dont certains, en tous cas, ont  $2n = 30$  chromosomes. Cette restriction explique les différences existant entre notre carte de répartition (no 8) et celle publiée par MEUSEL (1978).

*G. verna* subsp. *verna*, au sens où nous le comprenons dans ce travail, est répandu tout le long de l'arc alpin, de la plaine où il est rare, jusque vers 3500 m d'altitude. Il se retrouve sur la chaîne du Jura, mais semble absent des Vosges et de la Forêt Noire. En Allemagne, en dehors de la Bavière où il est fréquent, on le rencontre plus rarement

<sup>1</sup>) Ce relevé a été effectué avec l'aide très précieuse du Dr. P. MONTSERRAT-RECODER de Jaca (Huesca, Espagne) que nous remercions ici.

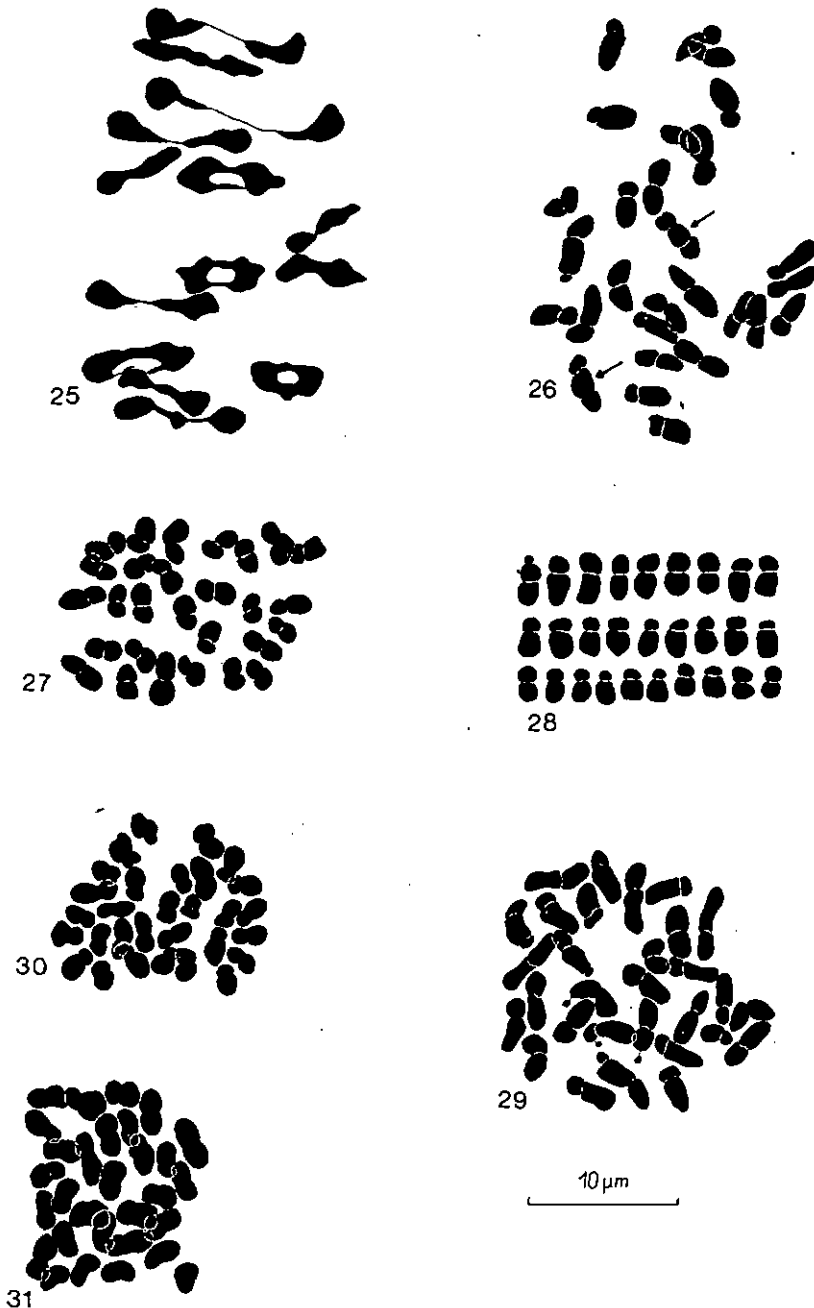
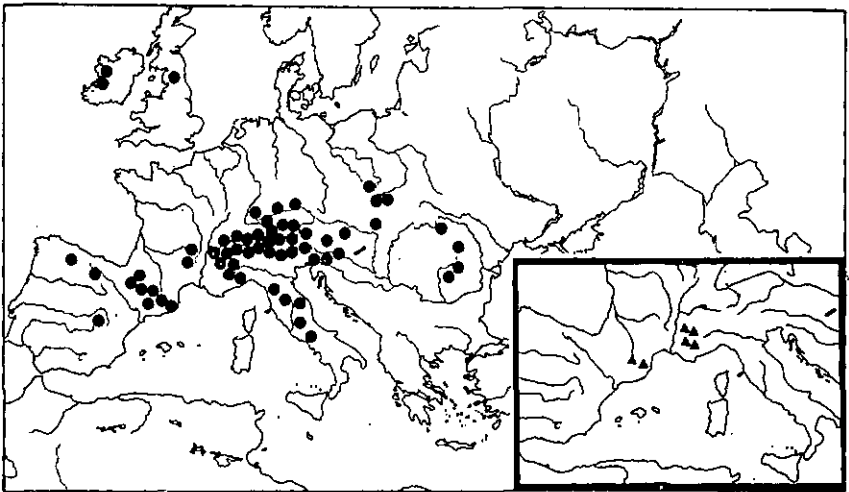


Fig. 7. 25 *G. verna* subsp. *verna*. Gran Sasso. Méiose de la microsporogénèse. Métaphase I. — 26 *G. verna* subsp. *delphinensis*. Col de Fêtre. Mitose de racine avec chromosomes à double constriction (→). — 27 *G. verna* subsp. *verna*. Puzdrele. Germination, mitose de radicule. — 28 *G. verna* subsp. *verna*. Peña de Oroel. Mitose somatique d'ovaire, caryogramme. — 29 *G. tergestina*. Cernitza. Mitose somatique d'ovaire. — 30 *G. sierrae*. Toubkal: Mitose somatique d'ovaire ( $\alpha$ MBN 3  $\frac{1}{2}$  h). — 31 *G. sierrae*. Sicra Nevada: Mitose somatique d'ovaire ( $\alpha$ MBN 2 h)

sur les plateaux situés à l'est du Rhin et le long du Danube. Plus à l'est, il va jusqu'aux Carpathes orientales, en passant par les massifs montagneux du nord-est de la Hongrie et de la Tchécoslovaquie et par les Tatras (= Carpathes occidentales). Au sud, *G. verna* est relativement abondant le long de la chaîne des Apennins jusque dans les Abruzzes et même dans les Apennins napolitains, selon MEUSEL (1978). En Yougoslavie, la présence de *G. verna* subsp. *verna* demande à être démontrée (voir p. 690). À l'ouest, il se retrouve isolé dans le Massif central, puis dans les Pyrénées où il est de nouveau assez fréquent. Il a été plus rarement signalé dans la chaîne Cantabrique, où se pose le problème que nous avons soulevé à propos des nombres chromosomiques et, plus au sud, dans quelques sierras du centre-est de l'Espagne. Au nord, enfin, *G. verna* se trouve à des altitudes beaucoup plus basses dans la partie septentrionale de l'Angleterre, à la limite de l'Ecosse, et à l'est de l'Irlande.

Au contraire de *G. nivalis*, autre espèce de la section *Cyclostigma* à avoir une aire de répartition très large, *G. verna* n'atteint pas la Scandinavie et encore moins l'Islande, le Groenland et le nord du continent américain.

*G. verna* subsp. *delphinensis* a une distribution beaucoup plus limitée et il est souvent en mélange avec le type. Sous sa forme caractéristique, nous ne l'avons rencontré, dans la nature ou en herbiers, que dans le sud-ouest de l'arc alpin, à partir de Grenoble environ, et dans les Pyrénées centrales et orientales, tant sur le versant français qu'espagnol (voir carte no 8).



Carte 8. ● *G. verna* ssp. *verna*; ▲ *G. verna* ssp. *delphinensis*

#### 14. *Gentiana tergestina* G. BECK

Annalen naturhist. Hofmus. Wien 2, 3 p. 130 (1887)

Principale synonymie: *Gentiana angulosa* RCHB., Fl. germ. exc. p. 426 (1830—1832) pr. p. — *Gentiana aestiva* KOCH nec ROEM. et SCHULT., Synops. Fl. Germ. Ed. 1, p. 489 (1837). — *Gentiana verna* ARCANGELI, Fl. Ital. p. 473 (1882). — *Gentiana verna* L. *angulosa* KUSNEZOW, Trav. Soc. Nat. St. Petersburg. 24, p. 313 (1894) pr. p. — *Gentiana verna* L. subsp. *tergestina* (G. BECK) HAYEK, Prodr. Fl. Penins. Balcan. 2, p. 420 (1930).

C'est en la rapprochant d'une gentiane d'origine caucasienne et altaïque, *G. angulosa* M. B., que BECK (1887) décrit, sous le nom de *G. tergestina*, une plante provenant de Yougoslavie. Alors que KUSNEZOW (1894) considère les 2 taxons comme synonymes et subordonnés à *G. verna*, SOLTOKOVIC (1901) attribue le statut d'espèce à *G. tergestina*, mais dans une acception très large. Elle englobe en effet sous ce binôme toutes les populations du sud de l'Europe, de la Bulgarie aux Pyrénées.

Les auteurs de „Flora Europaea“ (1972), suivant HAYEK (1930), le considèrent comme sous-espèce de *G. verna* pour le sud-est de l'Europe, position qui peut se concevoir, bien que *G. tergestina* représente peut-être un taxon d'origine phylogénétique plus ancienne que *G. verna*.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pensons judicieux de conserver *G. tergestina* en tant qu'espèce, mais en le limitant au sens strict prévu par BECK (1887), c'est-à-dire aux formes à feuilles longues et étroites et à calice très largement ailé.

#### 14.1. Observations cytologiques

Nous n'avons eu la possibilité d'effectuer des comptages chromosomiques que sur 3 populations provenant toutes de Yougoslavie (tabl. 1). Des graines de l'une d'elles nous ont été envoyées par le Jardin alpin FRANZ MAYR-MELNHOF de FROHNLEITEN (Autriche) avec, malheureusement, la seule indication de provenance „Yougoslavie“. Mais les plantes issues de la germination de ces graines appartiennent incontestablement à *G. tergestina*.

Nous avons trouvé, d'une part, des mitoses polliniques montrant sans aucun doute possible 15 chromosomes et, d'autre part, des mitoses somatiques d'ovaire avec 30 chromosomes. Ces derniers ont une longueur comprise entre 2 et 4.8  $\mu\text{m}$  et présentent une constriction primaire médiane, ou submédiane à subterminale. Sur quelques plaques métaphasiques issues de la population de Cernitza, nous avons pu observer jusqu'à 6 satellites, 2 chromosomes plus petits ( $< 2.4 \mu\text{m}$ ) et 4 grands  $> 4.3 \mu\text{m}$  (fig. 7/29).

Ce nombre chromosomique fait apparaître une barrière nette entre *G. tergestina* et tous les *G. verna* des Alpes qui possèdent  $2n = 28$  chromosomes.

#### 14.2. Morphologie (fig. 11/51)

Hémicryptophyte faiblement gazonnant de 4–10 cm, à rejets stériles de 1–4 cm. Feuilles radicales en rosette, les plus grandes au milieu, linéaires-lancéolées (15–60  $\times$  4–7 mm), coriaces, à marge scariée papilleuse dans la moitié antérieure. 1–3 paires de feuilles caulinaires plus petites. Calice renflé long de 18–24 mm, dont 3–5 mm pour les dents, à ailes larges atteignant 4 mm; corolle bleue à tube dépassant le calice de 1/3 et à lobes aigus (9–11.5  $\times$  5–7 mm). Graines atteignant 1 mm de long, à testa fortement réticulée, dont les mailles, nombreuses et étroites, sont bordées par des murs d'aspect ondulé (Planche XXV).

Nous nous bornerons à relever les principaux caractères permettant de distinguer *G. tergestina*, au sens strict où nous l'entendons, de *G. verna*. C'est surtout au niveau des feuilles de la rosette et du calice qu'il faut chercher les différences, mais également du côté de la taille générale de la plante, *G. verna* étant, le plus souvent, un peu plus

petit dans toutes ses dimensions. La forme légèrement à fortement renflée du calice et, surtout, la présence d'ailes très larges constituent la signature la plus caractéristique de *G. tergestina*. Les feuilles radicales sont également très importantes et facilement reconnaissables à leur forme et à leur longueur.

ROGENHOFER (1905) a effectué une étude biométrique comparative très intéressante sur les populations des deux espèces occupant des stations voisines dans le sud-est de l'Autriche et le nord-ouest de la Yougoslavie. Son travail ne porte malheureusement que sur le rapport largeur/longueur d'une feuille précise de la rosette, mais il a mesuré plus de 500 individus de chaque espèce. Il obtient ainsi des différences significatives, bien que les courbes obtenues (fig. 8) se recoupent partiellement. Il conclut de ses observations que, dans la zone étudiée (contact de l'aire de *G. verna* à  $n = 14$  et de *G. tergestina*), il n'existe pas de populations intermédiaires entre les deux taxons.

Pour notre part, nous avons obtenu les indices  $t$  de Student les plus significatifs entre ces deux taxons pour les caractères suivants: Hauteur totale de la plante:  $t = 8.1$ , longueur du calice:  $t = 8.6$ , longueur du tube de la corolle:  $t = 7.9$ , longueur de la plus grande feuille radicale:  $t = 10.5$ , (à chaque fois, la moyenne de *G. tergestina*, pour le caractère considéré, est plus grande que celle de *G. verna*).

Rapports: Largeur/longueur de la plus grande feuille radicale:  $t = 9.2$ , longueur de la dernière feuille caulinare/longueur de la plus grande feuille radicale:  $t = 7.6$  (ici, au contraire, le rapport le plus petit se trouve du côté de *G. tergestina*).

### 14.3. Ecologie

Les quelques données que nous possédons se basent essentiellement sur les indications accompagnant parfois les échantillons d'herbier, ainsi que sur l'étude de la végétation du sud-est de l'Europe effectuée par HORVAT, GLAVAC & ELLENBERG (1974).

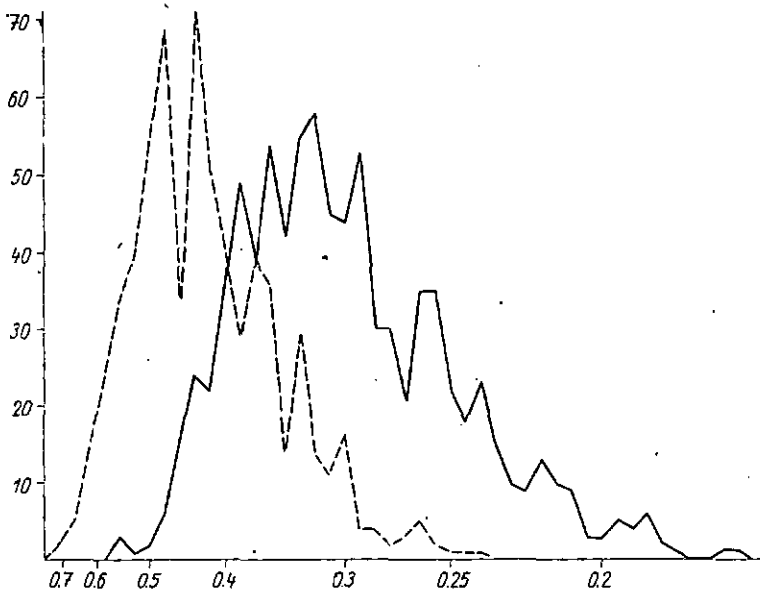


Fig. 8. Comparaison des feuilles de *G. verna* (—) et de *G. tergestina* (- - -) selon ROGENHOFER (1905). Abscisse: Rapp. larg./long. Ordonnée: Nombre d'individus

*G. tergestina* croît de préférences dans des pelouses ouvertes, sèches, caillouteuses et toujours sur calcaire. Les altitudes que nous avons relevées oscillent entre 300 et 2000 m, mais avec un centre de gravité relativement bas (moyenne inférieure à 1000 m)

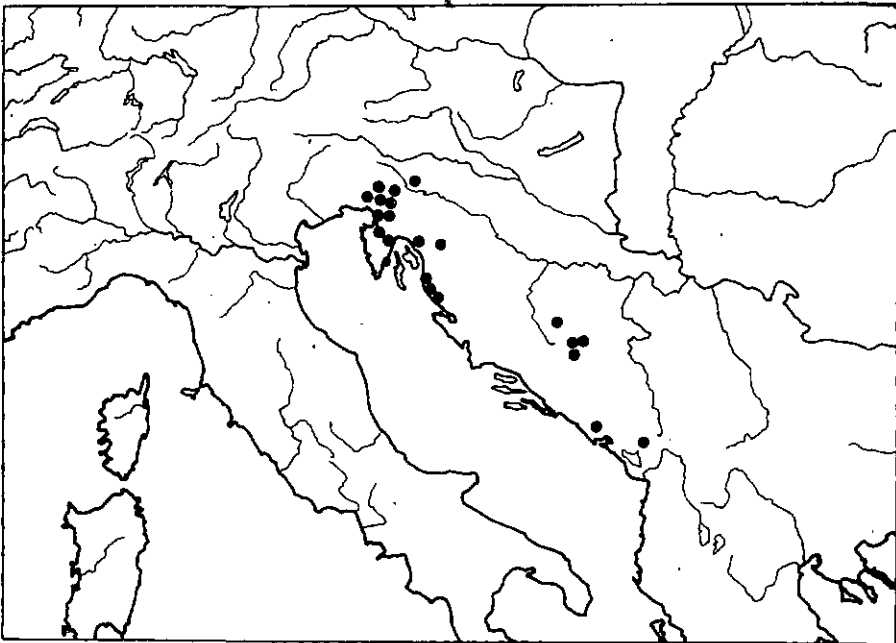
HORVAT & al. (op. cit.) placent *G. tergestina* dans les syntaxons suivants, représentant tous des pelouses méso- ou xérophiles des étages montagnards ou subalpins: *Bromo-Plantaginetum*, *Carici-Centaureetum rupestris*, *Festucion pungentis* et *Seslerion juncifoliae*.

#### 14.4. Chorologie

Plusieurs auteurs considèrent *G. tergestina* comme le vicariant austro-oriental de *G. verna*. ROGENHOFER (1905), suivant en cela SOLTOKOVIC (1901) place la limite septentrionale de ce taxon le long d'une ligne reliant Gorizza (au nord de Trieste) à Zagreb en passant au sud de Ljubljana. Il signale toutefois la présence de localités isolées plus au nord, par exemple à Merzlca planina au sud de la Styrie (indication reprise par HAYEK, 1906).

Les localités incontestables que nous avons trouvées dans les herbiers correspondent bien à ce schéma général (carte no 9). Le centre de gravité semble se situer dans le nord de la Yougoslavie (Slovénie, Istrie, chaîne côtière du Velebit). Mais on trouve également des localités plus au sud, dans la région de Sarajevo (où se trouve d'ailleurs le locus classicus de l'espèce) et jusqu'à la frontière albanaise. (L'isolement apparent des localités australes de *G. tergestina* provient peut-être d'un manque de matériel d'herbier ayant servi à la confection de notre carte).

Il existe des gentianes croissant dans le sud de la Yougoslavie, en Grèce, en Albanie, qui montrent un habitus beaucoup plus proche de *G. verna*, bien que leur nombre



Carte 9. *G. tergestina*

chromosomique (sur la base de trop peu de comptages malheureusement) semble être celui de *G. tergestina*. PRITCHARD (1977) propose d'ailleurs de les appeler *G. verna* ssp. *balcanica*. Nous reviendrons brièvement sur ce point dans un autre chapitre (voir p. 694), mais l'état actuel de nos recherches ne nous permet ni de confirmer ni d'exclure la présence de *G. verna* dans le sud-est de l'Europe, soit sous forme d'une „race chromosomique“ à  $2n = 30$ , soit avec le nombre habituel de ce taxon,  $2n = 28$ .

Nous nous contenterons donc de constater la présence de *G. tergestina* en Istrie, Slovénie, Croatie, Bosnie-Herzégovine et, beaucoup plus rarement, dans le sud de la Styrie. Nous réserverons, pour l'instant, notre opinion concernant une pseudovicariance *G. tergestina* — *G. verna*.

## 15. *Gentiana sierrae* BRIQUET

Candollea 4, p. 323 (1931)

Principales synonymie: *Gentiana Nevadensis* SOLTOKOVIC non GILG, Oest. Bot. Z. 51, p. 170 (1901), nomen illegitimum — *Gentiana verna* L. subsp. *Penetii* LITARD. et MAIRE, Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc 4, 1, p. 14 (1924). Les plantes névadéennes ont souvent été confondues et rapportées à d'autres espèces alpiennes, par exemple: *G. verna* L., BOISSIER, Voyage bot. d'Esp. p. 414 (1839) — *G. verna* L. *alata*, WILKOMM et LANGE, Prod. Flor. Hisp. II p. 654 (1870) — *G. brachyphylla* VILL. subsp. *brachyphylla*, TUTIN in Flor. Europ. III p. 62 (1972).

SOLTOKOVIC (1901) sépare pour la première fois des autres espèces de la section un taxon originaire de la Sierra Nevada espagnole sous le nom de *G. nevadensis*. De leur côté, DE LITARDIERE & MAIRE (1924) décrivent une plante originaire du lac d'Ifni, dans le Haut Atlas marocain et l'appellent *G. verna* subsp. *penetii*. BRIQUET (1931), enfin, s'apercevant que le binôme *G. nevadensis* a déjà été utilisé par GILG (1897) pour une gentiane sud-américaine, le déclare à juste titre nomen illegitimum et propose de le remplacer par *G. sierrae*.

L'étude, au Jardin botanique, de plantes provenant du sud de l'Espagne et de l'Afrique du Nord, ainsi que la consultation des herbiers montrent qu'il est très difficile de séparer les deux taxons, tant cytologiquement que morphologiquement ou écologiquement. Il nous semble donc plus judicieux de les réunir sous un seul et même nom.

Conformément au Code International de la nomenclature botanique (1978), le seul binôme valide pour ce taxon est *G. sierrae* BRIQ. puisque *G. nevadensis* est illégitime et que l'épithète *penetii* s'appliquait à une sous-espèce. Or, pour des raisons que nous exposerons plus loin, nous pensons que ce taxon doit avoir le statut d'espèce.

### 15.1. Observations cytologiques

*G. sierrae* a fait l'objet d'études cytologiques, tant dans le Haut Atlas qu'en Sierra Nevada. QUÉZEL (1957), dans un remarquable travail consacré au peuplement végétal des Hautes Montagnes de l'Afrique du Nord, s'attache surtout à l'aspect phytosociologique et écologique de ces régions, mais publie tout de même quelques nombres chromosomiques, dont celui de notre taxon. Il a trouvé  $2n = 28$  chromosomes, ce qui

ne correspond pas avec nos propres résultats. A l'époque de ce travail, ce nombre était le seul connu pour une espèce vivace de la section *Cyclostigma* et rien ne permettait de supposer la variabilité chromosomique que nous avons constatée chez des espèces morphologiquement assez proches. Il faut certainement voir là l'origine de l'erreur de QUÉZEL, d'autant plus que l'établissement du nombre chromosomique n'est pas des plus faciles. Preuve en est le résultat publié par KÜPFER (1968) sous le nom de *G. Favrali* pour une plante en provenance de la Sierra Nevada. Cet auteur a en effet trouvé  $n = 15 + 1B$  ou  $14 + 3B$  ou  $2n = 31$ , ce qui montre bien les problèmes d'interprétation qui se sont posés.

Pour notre part, nous avons pu étudier des populations du Toubkal dans le Haut Atlas et du Pico de Veleta en Sierra Nevada (tabl. 1) S'il nous a été difficile parfois de trouver de bonnes plaques métaphasiques, nous avons pu compter  $2n = 30$  d'une manière incontestable, tant en Afrique du Nord (fig. 7/30) qu'au sud de l'Espagne (fig. 7/31), sans jamais observer de chromosomes surnuméraires.

Les chromosomes ont une constriction médiane à submédiane et sur quelques plaques, tant du matériel du Maroc que dans celui d'Espagne, nous avons pu mettre en évidence la présence d'une paire de chromosomes à satellites. La taille des chromosomes varie entre 2 et 3,5  $\mu\text{m}$  pour la population dont le prétraitement a été comparable à celui des autres espèces (environ 2 heures pour l'étude des mitoses somatiques dans l'ovaire) et leur répartition est régulière autour d'une moyenne de 2,6  $\mu\text{m}$  (fig. 7/31).

### 15.2. Morphologie (fig. 11/52)

Hémicryptophyte faiblement gazonnant de 3—7(—8) cm, à rejets stériles de 1—2 cm. Tige uniflore courte (0—3 cm), non acerescente. Feuilles radicales en rosette, rhomboidales, obtuses (6—14  $\times$  3—6 mm), à marge translucide couverte de papilles courtes et larges. 1—2 paires de feuilles caulinaires plus petites, ovales-lancéolées, souvent subaiguës; feuilles toujours nettement trinervées. Calice cylindrique long de 10—18 mm, dont 2—3 mm seulement pour les dents, à angles étroitement aillés et à sinus interdentaires souvent tronqués par une membrane scarieuse blanchâtre; corolle intensément bleue à tube long de 18—30 mm et à lobes obtus 2 fois plus longs que larges.

*G. sierrae* se différencie de *G. verna* surtout par ses feuilles obtuses, plus courtes, mais proportionnellement plus larges, de taille moins inégale, ainsi que par son calice généralement plus court par rapport au tube de la corolle et à dents très petites. Le calice, faiblement ailé et relativement petit, le distingue également de *G. orbicularis*, de même que les lobes de la corolle non suborbiculaires. Les feuilles obtuses et le calice sensiblement plus grand, à angles faiblement, mais nettement aillés, permettent de séparer aisément *G. sierrae* de *G. brachyphylla*. La présence plus ou moins constante d'une membrane scarieuse droite entre les dents du calice constitue également un bon caractère distinctif entre *G. sierrae* et les autres espèces, bien que ce caractère se retrouve dans les taxons orientaux.

Ce sont essentiellement des questions de taille des plantes, mais également des raisons chorologiques, qui nous ont poussé à le séparer de *G. pontica* qui nous paraît être l'espèce de la section *Cyclostigma* qui est la plus proche du taxon bético-atlasique, tant du point de vue morphologique que cytologique.

## 15.3. Ecologie

Notre expérience personnelle concernant l'écologie de *G. sierrae* est limitée, puisque nous n'avons vu cette plante, dans la nature, qu'à la Sierra Nevada.

Voici à titre d'exemple un relevé de végétation que nous avons alors effectué sur l'arête surplombant l'ouest du Corral de Veleta. L'altitude était de 3030 m, la pente de 10%, la surface du relevé de 1-2 m<sup>2</sup> et le recouvrement de 100%: 3 *Nardus stricta*, 2 *Lotus glareosus*, 2 *Leontodon microcephalum*, 2 *Festuca iberica*, + *Vaccinium uliginosum* var. *nanum*, + *Gentiana alpina*, + *Sibbaldia procumbens*, + *Plantago thalackeri*, + *Jasione amethystina*, + *Euphrasia minima* var. *wilkommii*, + *Luzula spicata*, + *Botrychium lunaria*, + *Sedum melanantherum*, + *Arenaria aggregata* var. *granatense*, + *Trifolium pratense*, + *Poa macranthera*, + *Veronica alpina*, + *Hutchinsia alpina*, + *Chaenorhinum glareosum* et + *Gentiana sierrae*.

Ce relevé semble correspondre à un individu quelque peu appauvri de la sous-association à *Gnaphalium supinum* du Vaccinieto-Ranunculetum dont parle QUÉZEL (1953). Ce groupement est caractéristique des „pozzines de pente qui sont étroitement localisées dans la partie culminale de la chaîne, au-dessus de 2900 mètres; elles entourent en général sur quelques mètres carrés une source pérenne ou unsuitement apparaissant à la base d'un rocher. Le sol est constitué par quelques centimètres d'humus alpin accrochés à la roche mère." (QUÉZEL op. cit. p. 54). A cause de cette tendance hygrophile qui caractérise dans ces régions beaucoup d'espèces d'origine alpine ou boréale (*Vaccinium uliginosum*, *Gnaphalium supinum*, *Sibbaldia procumbens*, *Antennaria dioica*, *Ranunculus pyrenaicus* etc.), nous retrouvons *G. sierrae* (toujours selon QUÉZEL, op. cit. sous le nom de *G. verna*), dans d'autres groupements humides appartenant soit aux Montio-Cardaminetea (ass. à *Bryum schleicheri*), soit à une association des Scheuchzerio-Caricetea fuscae (ass. à *Festuca rivularis* et *Veronica repens* var. *nevadensis*).

Concernant l'écologie de *G. sierrae* dans le Haut Atlas, nous nous référons à un autre travail de QUÉZEL (1957). Cette plante est considéré par cet auteur comme caractéristique du Gentianeto-Agrostidetum, association qui recouvre également des pozzines suintantes de pente, c'est-à-dire des milieux tout à fait comparables à ceux de la Sierra Nevada. A la page 271 de son travail, QUÉZEL (op. cit.) donne d'ailleurs un tableau comparatif du Gentianeto-Agrostidetum atlasique et du Vaccinieto-Ranunculetum névadéen que nous nous permettons de reproduire ici (tabl. 5).

Nous constatons sur ce tableau que les deux groupements sont très proches l'un de l'autre, et QUÉZEL (op. cit.) parle d'une triple vicariance: écologique, floristique et phytosociologique. Ces observations ne contredisent donc pas notre position et, si la cytologie et la morphologie restent à nos yeux les éléments prépondérants, l'écologie constitue tout de même un argument supplémentaire à l'appui de notre décision de réunir sous un même nom spécifique les populations névadéennes et atlasiques des gentianes de la section *Cyclostigma*. *G. sierrae* se trouve en effet toujours dans des stations humides (pozzines), sur terrain siliceux ou, en tous cas, décalcifié, à une altitude variant entre 2600 et 3500 m environ. Les plantes que nous avons étudiées proviennent d'ailleurs de milieux bien représentatifs, en particulier celles du Toubkal qui poussaient dans de petites pozzines suintantes (KÜFFER, communication orale).

## 15.4. Chorologie

*G. sierrae* occupe une aire disjointe rélictuelle sur les plus hauts sommets de la Sierra Nevada espagnole et de l'Atlas marocain. Nous l'avons personnellement vu, sur le

Tableau 5

Comparaison des deux principales associations où croît *G. sierrae* à la Sierra Nevada (Gentianeto-Agrostidetum) et dans le Haut-Atlas (Vaccineto-Ranunculetum) selon QUÉZEL 1957, p. 271)

Gentianeto-Agrostidetum	Vaccinieto-Ranunculetum
Caractéristiques de l'association:	
<i>Gentiana tenella</i>	<i>Gentiana tenella</i>
<i>Gentiana sierrae</i>	( <i>Gentiana sierrae</i> )
<i>Agrostis rupcstris</i>	***
***	<i>Vaccinium uliginosum nanum</i>
***	<i>Gnaphalium supinum nanum.</i>
***	<i>Antennaria dioica congesta</i>
***	<i>Ranunculus pyrenaicus uniflorus</i>
***	<i>Gentiana alpina</i>
***	<i>Sibbaldia procumbens</i>
<i>Gagea dyris</i>	<i>Gagea nevadensis</i>
<i>Ranunculus dyris</i>	***
	<i>Ranunculus acetosclifolius</i>
Caractéristiques des alliances:	
<i>Gentiana atlantica</i>	<i>Gentiana boryi</i>
<i>Trifolium humile</i>	( <i>Trifolium glareosum</i> )
<i>Rumex atlanticus</i>	***
<i>Lepidium atlanticum</i>	( <i>Lepidium stylatum</i> )
<i>Leontodon atlanticus</i>	<i>Leontodon microcephalum</i>
<i>Agrostis atlantica</i>	( <i>Agrostis nevadensis</i> )
***	<i>Plantago thalackeri</i>
***	<i>Lotus glareosus</i>
***	<i>Jasione amethystina</i>
***	<i>Meum nevadense</i>
***	<i>Galium nevadense</i>
Caractéristiques de l'ordre et de la classe:	
<i>Euphrasia minima wilkommii</i>	<i>Euphrasia minima wilkommii</i>
<i>Spergularia rubra oreophila</i>	<i>Spergularia rubra oreophila</i>
<i>Sagina saginoides nevadensis</i>	<i>Sagina saginoides nevadensis</i>
<i>Sagina saginoides parviflora</i>	<i>Sagina saginoides parviflora</i>
<i>Saxifraga globulifera glaucescens</i>	<i>Saxifraga globulifera glaucescens</i>
<i>Ranunculus montanus eurasiacus</i>	***
<i>Nardus stricta</i>	<i>Nardus stricta</i>
<i>Luzula spicata</i>	<i>Luzula spicata</i>
<i>Botrychium lunaria</i>	<i>Botrychium lunaria</i>
***	<i>Cerastium alpinum</i>

Compagnes: 75% identiques ou vicariantes

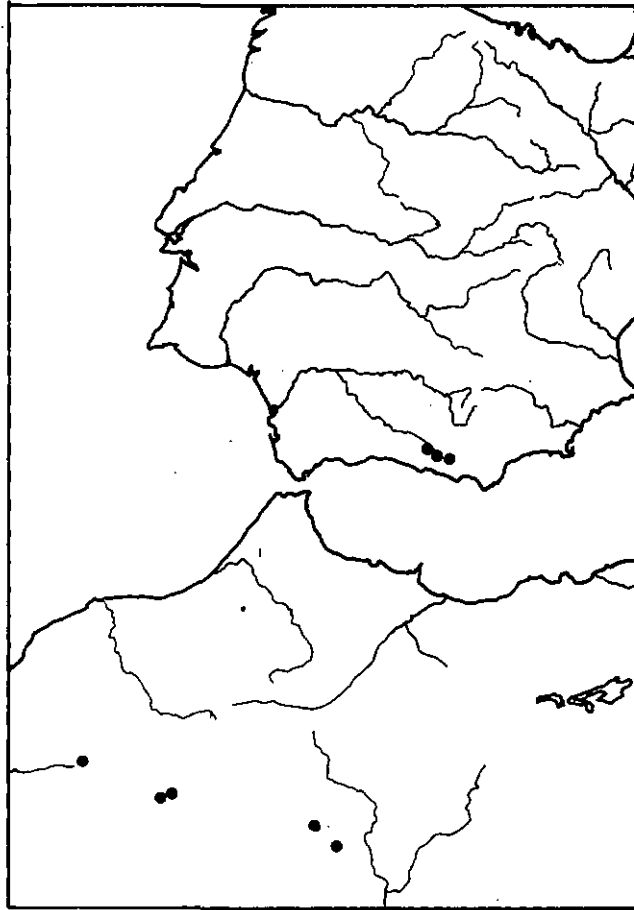
terrain ou en herbier, en provenance du Veleta (Sierra Nevada) et du Toubkal (Atlas). Selon QUÉZEL (1953), il se trouve également dans des pozzines de pentes sur d'autres sommets de la Sierra Nevada (Mulhacen, Alcazaba, Sierra de Abrocena), mais il ne semble pas être connu d'autres sierras sud-espagnoles.

En Afrique du Nord, il est localisé sur le Haut Atlas marocain et, plus précisément, dans 5 massifs (selon SAUVAGE & VINDT, 1952 et QUÉZEL, 1957): Le massif du Tichka dans le Seksoua, ceux de l'Ouenkrim et du Toubkal dans le Haut Atlas central et, enfin, ceux du M'Goun et du Rhat dans le Haut Atlas du M'Goun (voir carte no 10).

## 16. Taxons orientaux et balkaniques

La section *Cyclostigma* possède une série de taxons vivaces au sud-est et au nord-est de l'Europe (Péninsule balkanique, zone arctique de l'URSS), ainsi qu'en Asie (Turquie, Iran, Caucase, Mongolie, etc.). La base de notre étude est avant tout cytologique et nous n'avons pu étudier ces divers taxons que d'une façon très sommaire. Nous nous contenterons ici d'une revue succincte de la bibliographie tout en essayant de tirer parti de nos quelques résultats. Mais nous nous refusons, pour l'instant, à prendre position sur la valeur de ces différents taxons, en espérant que l'occasion nous sera donnée ultérieurement de compléter notre étude.

La première mention d'une espèce orientale appartenant à la section *Cyclostigma* remonte à MARSCHALL VON BIEBERSTEIN (1808) qui décrit dans le Caucase, un *G. angulosa* que GRISEBACH (1839 et 1943) place en synonymie avec son *G. verna* var. *alata*. Cette opinion est reprise ensuite par BOISSIER (1879) qui décrit, en outre, une variété *obtusifolia* en Turquie, en Iran et dans le Caucase.

Carte 10. *G. sierrae*

KUSNEZOW (1894) adopte la nomenclature suivante pour ces taxons orientaux: *G. verna* L. var. *angulosa* WAHLBG., Carp. 74 (Sibérie, Turkestan, Mongolie, Caucase, Asie Mineure et Europe occidentale). — *G. verna* var. *vulgaris* KITTEL, Deutschl. Fl. II p. 341 (Montagnes d'Europe centrale et plaines d'Europe centrale et du Nord, Caucase, Asie Mineure). — *G. verna* var. *oschetnica* KUSN. (Caucase occidental). — *G. verna* var. *obtusifolia* BOISS., Fl. Or. IV p. 73 (Espagne, Alpes, Asie Mineure, Caucase, Perse). — *G. verna* var. *Tschichatschevi* KUSN. (Asie Mineure, Caucase).

SOLTOKOVIC (1901) limite les taxons vivaces orientaux à deux espèces: *G. angulosa* MARSCH. v. BIEB., comprenant partiellement *G. verna* var. *alata* GRISEB. et totalement *G. verna* var. *angulosa* WAHLENBO. (Montagnes d'Asie Centrale jusqu'au Caucase). — *G. pontica* SOLT., comprenant *G. verna* var. *obtusifolia* BOISS., *G. verna* var. *Tschichatschevi* KUSN. et *G. verna* var. *oschtenica* KUSN. (Montagnes d'Asie Mineure jusqu'au Caucase, et jusqu'en Perse du Nord à l'est et dans les Balkans à l'ouest).

HAYEK (1930) subordonne toutes les formes balkaniques à *G. verna*, avec 3 sous-espèces: subsp. *pontica* (SOLTOK.) HAYEK. — subsp. *eu-verna* — subsp. *tergestina* (BECK) HAYEK.

GROSSGEIM, in „Flora of the U.S.S.R.“ (1967) divise les taxons vivaces de la section *Cyclostigma* d'URSS en 6 espèces: *G. oschtenica* (KUSN.) G. WORON. — *G. Krylovii* GROSSH. (= *G. uniflora* GEORGI, see. MEUSEL, 1978) — *G. arctica* GROSSH. — *G. angulosa* M. B. — *G. pontica* SOLTOK. — *G. verna* L.

Pour terminer, PRITSCHARD (1977 et 1978) cite pour la Péninsule balkanique et la Turquie 3 taxons: *G. verna* subsp. *balcanica* PRITCHARD. — *G. verna* subsp. *pontica* (SOLTOK.) HAYEK. — *G. brachyphylla* subsp. *favratii* (RITTENER) TUTIN (nous doutons personnellement de la présence de ce dernier taxon dans les régions concernées).

### 16.1. Observations cytologiques

À la lecture des lignes qui précèdent, on constate que l'étude cytotaxonomique de tous ces taxons constitue un travail important et indispensable à une meilleure compréhension de la valeur qu'il convient de leur donner. Pour l'instant, nous n'avons malheureusement pu faire que quelques rares sondages, mais ils se sont révélés d'un très grand intérêt. Ce sont, en effet, les seuls comptages chromosomiques effectués à ce jour sur des taxons orientaux de la section *Cyclostigma* et ils ont tous montré un nombre de chromosomes identique,  $2n = 30$ . Ce nombre, s'il se confirmait sur un échantillonnage beaucoup plus grand, permettrait de mettre en évidence une différence importante avec toutes les plantes d'Europe centrale et occidentale rattachées à *G. verna* et qui ont  $2n = 28$  chromosomes, sauf dans la chaîne Cantabrique (voir p. 68).

Pour l'ensemble de ces taxons, nos comptages n'ont porté que sur 5 populations. Les 3 premières peuvent être rattachées soit à *G. tergestina* pris au sens élargi de SOLTOKOVIC (1901), soit à *G. verna* subsp. *balcanica* PRITCHARD. La 4e correspond incontestablement à *G. pontica* SOLTOK. Le 5e comptage, enfin, a été effectué sur des germinations de graines ne provenant pas directement de la nature, mais du Jardin alpin du Säntis (CH-SG), et appartenant à *G. oschtenica* (KUSN.) G. WORON. À chaque fois, nous avons trouvé  $2n = 30$  chromosomes. Leur taille varie entre 1.9 et 3.2  $\mu\text{m}$  pour *G. oschtenica* (fig. 9/33) et entre 2.3 et 4.3  $\mu\text{m}$  pour les deux autres taxons (fig. 9/34 et 9/35). Les chromosomes présentent une constriction primaire médiane (plus rarement subterminale) et nous avons observé 1 à 2 satellites dans chacun des 3 taxons.

Nous avons également reçu quelques graines d'un jardin botanique soviétique, récoltées en nature dans le Caucase et envoyées sous le nom de *G. angulosa* MB. Une partie de ce matériel a été mis en culture à Neuchâtel, alors que quelques graines étaient traitées en laboratoire, nous fournissant deux germinations. Il est évident que nous n'avons pas pu obtenir de certitude quant au nombre chromosomique de cette plante, mais les rares mitoses que nous ayons observées donnent le nombre  $2n = 30$  comme le plus probable (sous toute réserve).

## 16. 2. Morphologie

Nous ne désirons pas nous attarder sur la morphologie détaillée de ces plantes balkaniques et orientales tant que nous n'aurons pas fait une étude cytologique plus poussée. Il convient toutefois de relever qu'en règle générale, ces taxons se différencient des espèces occidentales par une taille sensiblement plus grande, surtout au niveau des fleurs qui peuvent atteindre jusqu'à 5 cm de longueur (chez *G. verna* des Alpes, par exemple, la fleur ne dépasse que rarement 2.5 cm). Les feuilles radicales sont souvent plus grandes également, soit en longueur (voir *G. tergestina* p. 688), soit en largeur pour certaines formes asiatiques rattachées à *G. angulosa*.

*G. pontica* se caractérise généralement par des feuilles obtuses, assez courtes (1—2 cm), par un calice nettement ailé atteignant la moitié ou les 2/3 du tube de la corolle et des fleurs relativement grandes, longues de 38—45 mm environ. On retrouve souvent, chez ce taxon, la membrane scariuse blanchâtre que SOLTOKOVIC (1901) tenait pour caractéristique de son *G. nevadensis* (= *G. sierrae*). Les deux plantes ont d'ailleurs un habitus très voisin et, peut-être, une origine commune.

Certains auteurs (SOLTOKOVIC op. cit., PRITCHARD 1977) considèrent *G. oschtenica* comme une simple forme du précédent. Il nous faut reconnaître que les rares échantillons d'herbier que nous avons vus montrent effectivement une plante très semblable à *G. pontica*, à une différence près: les fleurs sont d'un jaune magnifique. Cette couleur est tout à fait exceptionnelle pour la section et n'est certainement pas le fait d'un simple mutant occasionnel, puisque ces plantes étaient déjà connues de KUSNEZOV (1894). Les diverses mutations ponctuelles qui apparaissent dans la couleur des fleurs chez les autres taxons ne vont jamais vers le jaune, mais se cantonnent au violet et à diverses gradations du bleu, allant parfois jusqu'au blanc pur.

Nous ne parlerons pas des différentes espèces qui se trouvent dans „Flora of the U.S.S.R.“ (1967) et dont la distinction repose, en grande partie, sur les dimensions des organes. On peut simplement s'étonner d'y trouver *G. verna* parmi les taxons non accrescents et dont la tige ne dépasse jamais 6 cm de longueur, alors que celle de la gentiane printanière des Alpes s'allonge très fortement lors de la fructification et dépasse souvent 10 cm de longueur.

Restent les taxons balkaniques et tures que PRITCHARD (1977) rapporte à *G. verna* avec l'épithète subs spécifique de *balkanica* et auxquels semblent se rattacher les populations de Titov Vrh et de l'Olympe que nous avons étudiées. Quelques mesures biométriques nous ont montré que ces plantes étaient effectivement assez proches, morphologiquement, de *G. verna*. Elles en diffèrent essentiellement par les feuilles radicales moins nettement en rosette, par un calice un peu plus ailé et par le rapport largeur/longueur de la plus grande feuille radiale, en moyenne plus faible. Cependant, le

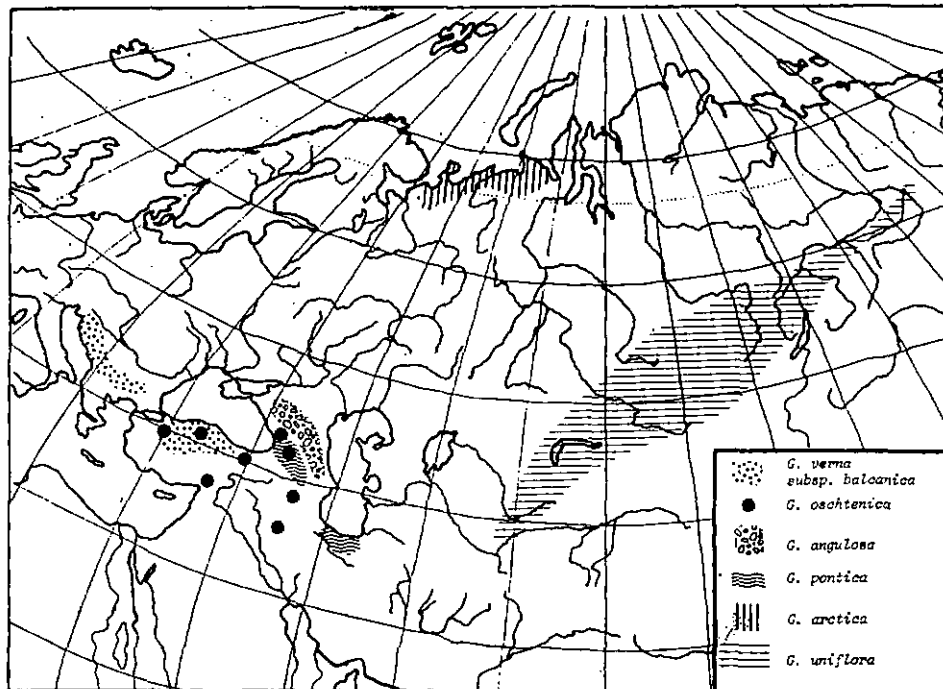
nombre chromosomique, sur la base de nos quelques sondages, semble être différent de celui que l'on rencontre plus au nord et à l'ouest chez *G. verna*. Nous préférons donc attendre de pouvoir élargir notre échantillonnage, en Yougoslavie et en Grèce particulièrement, afin de nous assurer que le nombre  $2n = 28$  n'existe pas dans ces régions. Alors seulement, nous prendrons une décision sur le statut qu'il convient de donner à ce taxon.

### 16.3. Ecologie

Nous n'avons jamais vu aucune de ces gentianes balkaniques et orientales en place dans la nature. De plus, nous avons insisté dans les paragraphes précédents sur l'incertitude qui règne encore dans notre esprit à propos des limites entre ces différents taxons. Nous pensons donc qu'il n'est pas judicieux de nous attarder ici sur leur écologie, d'autant plus que les données de la bibliographie en notre possession sont très succinctes (essentiellement HORVAT & al. 1974 et „Flora of the U.S.S.R.“ 1967).

### 16.4. Chorologie

Pour les mêmes raisons, nous nous contenterons de reprendre ici la carte de MEUSEL (1978, *G. verna* s. l.) uniquement en ce qui concerne les taxons balkaniques et orientaux à l'exception de *G. tergestina*. On constate sur cette carte (no 11) qu'il existe un centre de gravité en Asie centrale (*G. uniflora*), un autre au nord-ouest de l'Asie (*G. arctica*).



Carte 11. Taxons orientaux et balkaniques (part. sec. MEUSEL 1978)

Un 3e enfin s'étend de la Yougoslavie au nord de l'Iran, recouvrant les Balkans, le sud de la mer Noire, le Caucase et le sud de la mer Caspienne (*G. verna* ssp. *balkanica*, *G. oschtenica*, *G. angulosa*, *G. pontica*).

### 17. Hybrides naturels et hybridations

La présence d'hybrides naturels à l'intérieur du genre *Gentiana* est actuellement plus ou moins admise en Europe, dans deux sections surtout (*Coelanthé*, *Thylacites*). Ces sections comprennent une série d'espèces ayant toutes le même nombre chromosomique ( $n = 20$  pour la première,  $n = 18$  pour la seconde). FOURNIER (1977) donne, par exemple pour la France, la liste d'hybrides suivante (p. 863): Section *Coelanthé* (= Sect. *Gentiana* in „Flora Europaea“):  $\times G. Marcaillhouana$  RY (*lutea*  $\times$  *burseri*),  $\times G. Doerfleri$  RONNIOER (*lutea*  $\times$  *punctata*),  $\times G. hybrida$  SCHL. (*lutea*  $\times$  *purpurea*),  $\times G. media$  ARVET-TOUVET (*lutea*  $\times$  *villarsii*),  $\times G. spuria$  LEBET (*punctata*  $\times$  *purpurea*),  $\times G. Grisebachiana$  RY (*punctata*  $\times$  *villarsii*). Section *Thylacites* (= Sect. *Megalanthe* in „Flora Europaea“):  $\times G. digenea$  JAKOWATZ (*clusii*  $\times$  *kochiana*).

SCHROETER (1926), pour sa part, ne signale pas moins de 17 binômes différents s'appliquant à des hybrides de la seule section *Coelanthé*.

Dans le cadre plus restreint qui nous préoccupe, les positions des divers auteurs sont moins précises et plus sujettes à caution. Nous avons déjà signalé (voir p. 665) ce qu'il fallait penser de l'opinion, par exemple, de COSTE (1901) et de PETITMENOIN (1905, 1906) qui considèrent *G. favratii* (= *G. orbicularis*) comme hybride entre *G. verna* et *G. bavarica*.

BEAUVERD (1931) signale lui aussi un cas d'hybridation entre *G. bavarica* et *G. verna* dans le Massif de la Vanoise et nomme cette plante  $\times G. mirabilis$ . Il met en doute, en revanche, l'origine hybridogène de *G. favratii*.

En 1933, BEAUVERD décrit également un  $\times G. Palézieuxi$  dans la région de Val d'Isère. Il s'agit, d'après lui, d'un hybride entre *G. nivalis* et *G. utriculosa* car la plante qu'il a trouvé posséderait des caractères morphologiques intermédiaires entre ces deux espèces (forme de calice, taille de la fleur, etc.)

Toutes ces descriptions d'hybrides sont pratiquement tombées dans l'oubli aujourd'hui (il en existe certainement d'autres que nous n'avons pas retrouvées). Il y a plusieurs raisons à cela :

1) Il s'agirait d'individus issus de mutations ponctuelles. Ces individus pourraient n'avoir subsisté que peu de temps et leur origine n'aurait alors rien à voir avec des phénomènes d'hybridation. On peut signaler, par exemple, que TROTIER & BOUBY (1961) disent ne pas avoir retrouvé  $\times G. Palézieuxi$  à l'endroit indiqué par BEAUVERD, malgré la présence, à proximité, des deux espèces supposées parentes.

2) Ces plantes ont effectivement une origine hybridogène, mais leur cas serait isolé et rare. De plus, la différence des nombres chromosomiques doit certainement conduire à une stérilité totale, entraînant une disparition rapide de la plante.

3) Les hybrides interspécifiques seraient, en fait, plus fréquents qu'on ne le pense généralement, mais les ressemblances morphologiques, souvent assez grandes, entre les différentes espèces de la section *Cyclostigma* feraient qu'il est très difficile, sinon impossible, de reconnaître les formes hybrides. C'est l'avis, en particulier, des auteurs de „Flora der Schweiz“ (1972).

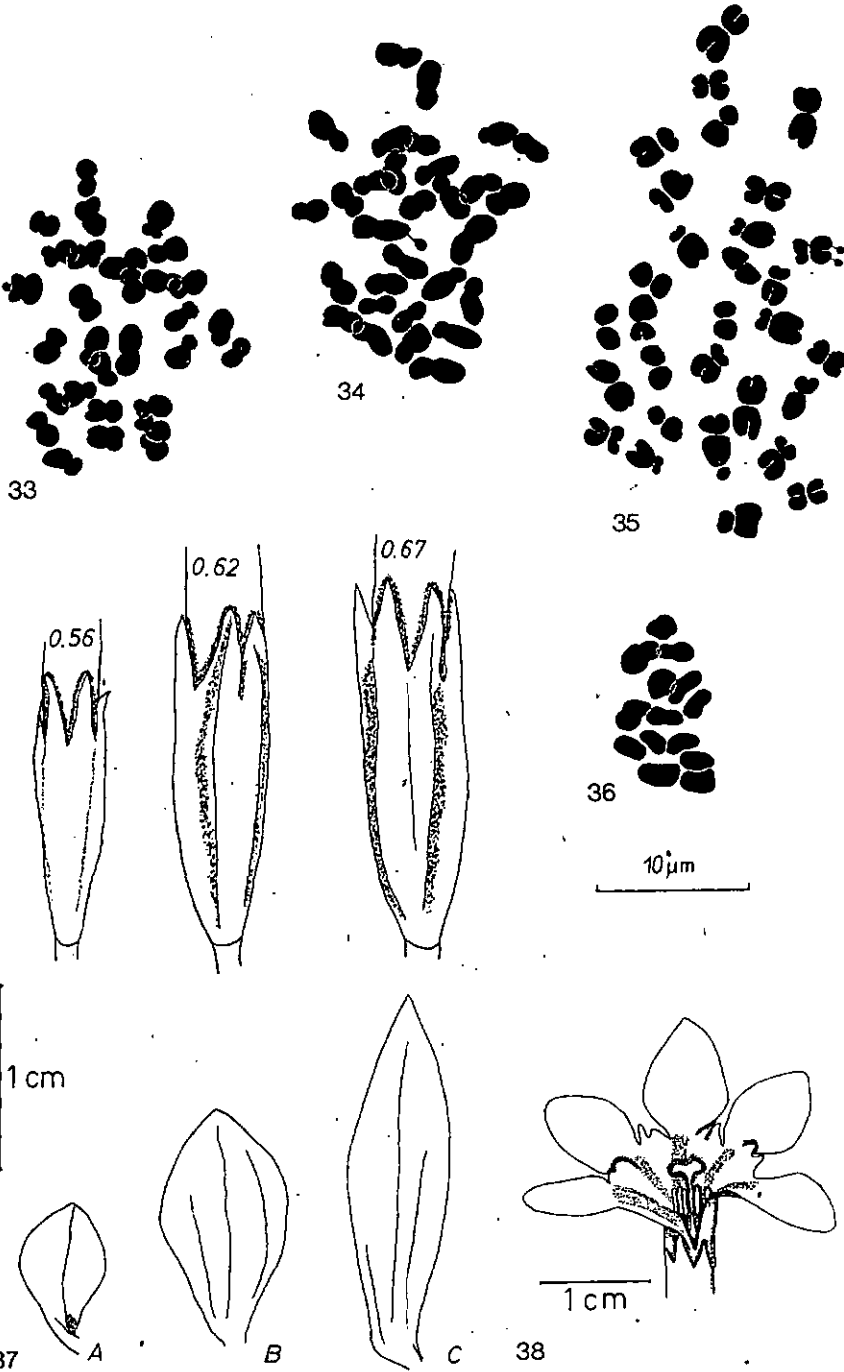


Fig. 9. 33 *G. oschtenica*. Caucase. Mitose de racine. — 34 *G. verna* ssp. *balcanica*. Mt Olympe. Mitose de racine. — 35 *G. pontica*. Kandavan. Mitose de racine. — 36  $\times$  *G. ambigua*? Arolla, Tsidjiore Nouve. Mitose pollinique. — 37 Calice et plus grande feuille radicale de *G. brachyphylla* (A),  $\times$  *G. ambigua*? (B) et *G. verna* (C) provenant d'Arolla (VS). Les chiffres représentent le rapport du calice au tube de la corolle. — 38 Fleur ouverte de *G. verna* montrant les positions respectives des stigmates et des antheres

Pour notre part, nous n'avons pu trouver aucun de ces hybrides dans la nature (voir cependant ci-dessous) et les expériences d'hybridation que nous avons tentées semblent plutôt démontrer que les croisements interspécifiques ne se réalisent, en fait, que difficilement, ainsi que nous le verrons plus loin.

Un seul cas d'hybridation naturelle entre deux taxons voisins nous paraît se produire d'une manière un peu plus régulière et se retrouve dans plusieurs herbiers. Il s'agit de l'hybride entre *G. verna* et *G. brachyphylla*. Ces deux espèces peuvent très bien croître côte-à-côte et il n'est pas exceptionnel, dans de telles conditions, de trouver des individus présentant des caractères intermédiaires.

Cet hybride a été reconnu et décrit pour la première fois par HAYEK (1906) en Styrie, sous le nom de  $\times$  *Gentiana ambigua* HAYEK.

### 17.1. Observations morphologiques et cytologiques

Au-dessus d'Arolla (VS), vers 2350 m, nous avons rencontré, au milieu d'une population de *G. brachyphylla* typiques, 2 ou 3 individus nettement plus robustes et à feuilles très grandes. A proximité croissait également *G. verna*. La comparaison de ces individus avec les deux espèces citées montre qu'ils présentent des caractères intermédiaires, en particulier pour la taille de la plus grande feuille radicale et pour le calice (fig. 9/37).

Nous avons également essayé de voir l'état de leur pollen en appliquant la méthode préconisée par HRISHI & MÜNTZING (1960), mais les résultats ont été peu satisfaisants. Nous avons pu estimer la proportion de grains avortés entre 60 et 70%, mais les sacs polliniques étaient en grande partie vides. C'est généralement le cas sur les échantillons bien fleuris que l'on rencontre dans les herbiers, ce qui rend difficile les comparaisons entre les divers taxons envisagés à ce point de vue. Pour sa part, HAYEK (1906) signale une stérilité du pollen de 73,8% pour l'exemplaire type de son  $\times$  *G. ambigua* et RONNIGER (Herb. Mus. Hist. Natur. Vindob. no 23341) note pour un individu provenant de la Pierre à voir (VS): „Körner zum großen Teil abnormal“.

Lors de l'étude cytologique de ces individus, nous n'avons malheureusement pas pu observer de méiose, mais quelques rares mitoses polliniques au milieu d'une multitude de grains avortés. Nous avons trouvé  $n = 14$  (fig. 9/36) ce qui n'est pas étonnant si, comme nous le pensons, il s'agit là, en fait, de formes hybrides entre *G. verna* et *G. brachyphylla*.

### 17.2. Tentatives d'hybridation

La façon la plus convaincante de prouver la possibilité de l'existence d'hybrides entre deux plantes est certainement de réaliser cette hybridation artificiellement. De telles tentatives, à l'intérieur du genre *Gentiana* sont, à notre connaissance, assez rares. Nous pouvons signaler, en particulier, les travaux effectués aux Etats-Unis par CURTIS (in PRINGLE 1965): ce chercheur a croisé entre eux 20 taxons appartenant aux sections *Aptera*, *Frigida* et *Pneumonanthe* avec passablement de succès, puisqu'il a même obtenu des hybrides entre des gentianes de sections différentes. Sur un total d'une cinquantaine de croisements, il a eu 68% de succès totaux, 10% de succès partiels (moins de 10 graines ou moins de 10% de germination) et 22% d'insuccès. Il faut pourtant reconnaître qu'à une exception près (*G. asclepiadea*,  $2n = 44$ ), tous les

nombres chromosomiques connus pour les espèces intervenant dans ces essais sont identiques ( $2n = 26$ ).

Durant deux saisons (1975, 1976), nous avons tenté de telles expériences au Jardin botanique de Neuchâtel et quelques-uns de nos croisements nous paraissaient plus ou moins réussis quant à la formation de graines. Malheureusement, nous n'avons pu obtenir aucune plante par la suite, cela malgré les techniques encourageantes que nous avons développées à l'aide d'acide gibbérélique GA3 pour lever la dormance des graines de gentianes (MÜLLER 1977).

Dans nos expériences d'hybridation, nous avons tout de même obtenu quelques résultats fragmentaires qu'il nous paraît intéressant de relever.

Il s'est tout d'abord agi de mettre au point une méthode et de savoir dans quelle mesure il était nécessaire de castrer les parents ♀ et d'isoler nos plantes. La structure de la fleur des gentianes de la section *Cyclostigma* en fait des plantes hautement spécialisées au point de vue de la pollinisation, les deux stigmates plans fermant totalement le tube de la corolle. Le prélèvement du nectar et la fécondation ne sont donc possible qu'à des insectes munis d'une longue trompe, en particulier des papillons. SCHROETER (1926) signale que, dans les Alpes, ce travail incombe principalement à un sphynx diurne, le *Macroglossum stellatarum* L. Ces pollinisateurs naturels ne doivent pas exister en plaine (à Neuchâtel), car nous constatons dans nos cultures l'absence pratiquement totale de graines dans les capsules. Cela démontre également l'impossibilité d'une autofécondation naturelle, ce qui peut se comprendre par la morphologie florale: les étamines se trouvent toujours sous les stigmates, ces derniers n'étant réceptifs qu'à leur face supérieure (fig. 9/38). Il semble y avoir, en plus, un phénomène de protérandrie doublé, peut-être, d'une incompatibilité physiologique, car tous les essais d'autofécondation que nous avons tentés se sont soldés par un échec complet.

Ces expériences préliminaires nous ont montré l'inutilité d'une castration des fleurs que nous avons choisies comme parents ♀. Nous nous sommes simplement contenté de les protéger par un manchon de gaze à pansements. Les anthères déhiscents des fleurs des parents ♂ ont été prélevées à raison d'une par jour durant 5 jours et déposées délicatement sur les stigmates des fleurs à rôle ♀ dont les papilles présentaient, à la loupe, le maximum de turgescence.

Nous avons alors testé l'efficacité de notre méthode en opérant le croisement de deux populations de *G. verna*, l'une provenant du Jura et l'autre des Alpes orientales avec des résultats assez voisins de ce que l'on peut observer dans la nature. Nous avons ensuite tenté d'hybrider *G. verna* avec les espèces suivantes: *G. brachyphylla*, *G. orbicularis*, *G. schleicheri* et *G. tergestina*. Un certain nombre de capsules plus ou moins gonflées ont été obtenues, dont nous avons observé le contenu et divisé les graines en 2 catégories.

Le tableau 6 résume nos quelques résultats. Il montre, tout d'abord, que la technique semble appropriée, puisque les croisements entre populations de *G. verna* d'origines différentes donnent des résultats comparables à ce que l'on observe dans la nature, du point de vue de la proportion de graines bien formées dans la capsule déhiscente.

Les autres essais ont été, dans l'ensemble, fort décevants. Les hybridations *verna* × *orbicularis*, *schleicheri* × *verna* et *tergestina* × *verna* n'ont absolument rien donné, toutes les graines étant complètement plates et une majorité d'ovules ne paraissant même pas fécondés. Dans le cas du croisement *orbicularis* × *verna*, nous avons noté 5% de graines de la catégorie A (plus ou moins viables en apparence), mais elles

n'ont absolument pas levé lors de leur mise en culture au Jardin botanique, cela en dépit d'un traitement à la gibbérelline.

Seul le croisement *brachyphylla* × *verna* semble avoir donné quelques résultats, et les graines ont relativement bien germé en laboratoire. Malheureusement, les conditions météorologiques qui ont prévalu durant les étés 1976 et 1977 ont fait avorter toutes nos tentatives de mise en culture.

Si nous n'avons pas effectué d'essais avec d'autres espèces, cela provient d'une part de la difficulté de maintenir ces plantes en culture et de les faire fleurir en nombre suffisant (c'est le cas des espèces annuelles en particulier). D'autre part, les périodes de floraison ne coïncident pas toujours, certaines espèces se trouvant en fleurs beaucoup plus tardivement que les autres (*G. bavarica* par exemple).

L'échec de nos tentatives ne nous autorise pas à prendre des positions fermes concernant les possibilités naturelles d'hybridation à l'intérieur de la section *Cyclostigma*. Tout au plus peut-on faire les constatations suivantes:

1) L'allogamie semble être une règle absolue, de par la présence de barrières morphologiques et physiologiques.

2) Des populations éloignées de *G. verna* (Jura central-Alpes orientales dans le cas de notre essai) paraissent parfaitement interfertiles et donnent des graines tout à fait viables.

3) Dans nos essais, le seul croisement qui semble avoir eu quelque succès a été effectué entre *G. verna* et *G. brachyphylla*. Cela peut éventuellement se comprendre en raison de l'identité des nombres chromosomiques. C'est d'ailleurs cet hybride qui a été le plus fréquemment signalé dans la nature et que nous avons peut-être découvert à Arolla.

De là à introduire le binôme × *G. ambigua* HAYEK dans les flores et les clés de détermination, il y a un pas que nous n'osons pas franchir. Il existe en effet toute une série d'intermédiaires entre *G. verna* et *G. brachyphylla* et il est, pour l'instant, totale-

Tableau 6  
Résultats des essais d'hybridation

Parent ♀	Parent ♂	Nbre caps.	A		B		
			Nbre	%	Nbre	%	
<i>verna</i> a	<i>verna</i> b	4	410	68	190	32	
<i>verna</i> b	<i>verna</i> a	4	480	57	360	43	
<i>brachyphylla</i>	<i>verna</i>	4	90	13	600	87	
<i>verna</i>	<i>orbicularis</i>	1	0	0	230	100	
<i>orbicularis</i>	<i>verna</i>	1	9	5	170	95	
<i>schleicheri</i>	<i>verna</i>	2	0	0	150	100	
<i>tergestina</i>	<i>verna</i>	4	0	0	710	100	
<i>verna</i> : capsules récoltées dans la nature			7	730	59	510	41

Nbre caps.: Nombre de capsules mûres récoltées

A: Nombre et pourcentage des graines de taille et de forme plus ou moins normales et paraissant en relativement bon état

B: Nombre et pourcentage de graines mal formées, complètement aplaties, apparemment vides et souvent attaquées par des champignons à l'intérieur de la capsule déjà.

ment utopique de vouloir y faire la part de l'hybridation et celle de la variabilité individuelle, de *G. verna* en particulier.

## 18. Considérations générales

Malgré le caractère encore incomplet de nos recherches sur les gentianes de la section *Cyclostigma*, nous estimons nécessaire d'ouvrir ici une première discussion générale sur leurs caractéristiques. Cependant, nous renonçons pour l'instant à une réflexion détaillée sur la position de la section *Cyclostigma* à l'intérieur du genre *Gentiana* et par rapport au genre *Gentianella*, un élargissement des études cytotaxonomiques étant alors indispensable.

Nous avons également espéré pouvoir tirer parti des résultats fort intéressants obtenus en palynologie et en chimiotaxonomie. Malheureusement, il apparaît qu'ils seront surtout utiles dans une approche globale des genres *Gentiana* et *Gentianella*, mais qu'ils ne rendent pas du tout compte de la spéciation à l'intérieur d'une section. Nous citerons tout de même les travaux effectués sur les pollens de Gentianacées par KÖHLER (1905) et, surtout, par NILSSON (1967, 1970). Ce dernier auteur, en particulier, met en évidence des ressemblances entre les pollens de la section *Cyclostigma* et ceux de la section *Chondrophylla* d'une part, ceux du genre *Gentianella* d'autre part.

En chimiotaxonomie, les travaux de HOSTETTMANN (1973), CARBONNIER, MASSIAS & MOLHO (1977), MASSIAS, CARBONNIER & MOLHO (1977), GOETZ (1977), HOSTETTMANN & WAGNER (1977), HOSTETTMANN-KALDAS & JACOT-GUILLARMOD (1978) entre autres montrent également que, du point de vue des xanthones et de leurs schémas de substitution, la section *Cyclostigma* est parmi les plus évoluées du genre *Gentiana*, le stade suivant de l'évolution n'étant atteint que par les espèces appartenant au genre *Gentianella*. Mais là également, il reste encore de nombreuses lacunes à combler avant de pouvoir envisager une synthèse globale de l'ancien genre *Gentiana* de KUSNEZOW pris au sens large.

Nous nous contenterons donc de discuter ici quelques aspects de la section *Cyclostigma* qui nous paraissent intéressants, en les mettant en relation avec les travaux de certains auteurs qui nous ont précédé. Il s'agira surtout pour nous d'exposer la façon dont nous voyons l'évolution passée de la section, à la lumière des connaissances que nous avons acquises grâce à l'étude cytotaxonomique des diverses espèces.

Pour des raisons de clarté, nous avons choisi de présenter nos réflexions en trois volets: nombre de base, essai phylogénétique, essai de phytogéographie historique.

Mais il est évident qu'il s'agit, en fait, de trois façons d'aborder le problème de l'histoire et de l'évolution de la section *Cyclostigma* à travers une série d'hypothèses qui nous ont paru les plus vraisemblables.

### 18.1. Nombres de base

Lors des premières études cytologiques sur les gentianes de la section *Cyclostigma* (FAVARGER 1949, MATTICK 1950, KNABEN 1950, SKALINSKA 1951, 1952), les différents auteurs étaient certainement très loin de penser à la possibilité d'une diversité des nombres chromosomiques telle que nous la connaissons actuellement pour des plantes dont la parenté morphologique paraît aussi évidente. Bien que ces premiers comptages

ne soient pas exempts d'erreurs (en particulier ceux de MATTICK), il ressortait de ces observations des nombres chromosomiques multiples de 7.

L'hétérogénéité cytologique de la section *Cyclostigma* est pourtant apparue assez rapidement, puisqu'en 1952, FAVARGER comptait  $2n = 22$  chromosomes chez *G. utriculosa* et, en 1965,  $2n = 20$  chez *G. pumila* et  $2n = \text{env. } 40$  chez *G. terglouensis*. Cet auteur a donc admis la présence d'au moins trois nombres de base à l'intérieur de cette section:  $x = 5, 7$  et  $11$  (FAVARGER 1969 b).

Quelques années plus tôt, LÖVE & LÖVE (1961 a, 1961 b) avaient proposé de séparer la section *Cyclostigma* du genre *Gentiana*. Ils suivaient en cela une tendance qui avait fait ses preuves à l'intérieur du genre *Gentianella* (séparé en *Gentianopsis*, *Comastoma*, etc.), mais qui nous apparaît comme prématuré et assez difficilement défendable dans le cadre du genre *Gentiana* (voir également KÜPPER, 1980). Ces deux auteurs ont donc proposé un retour à l'ancien nom de F. W. SCHMIDT (1796) pour désigner les taxons de la section *Cyclostigma*, à savoir le genre *Hippion*. Dans leur optique, le genre *Gentiana* ne comprend plus, en Europe, que les sections *Coelanthé*, *Pneumonanthe*, *Aptera* et *Frigida*, alors que les sections *Thylacites* et *Chondrophylla* sont regroupées sous le nom générique d'*Ericoila*, emprunté à RÉNÉALM (1611). Ce sont essentiellement des raisons d'ordre cytologique qui ont poussé LÖVE & LÖVE (op. cit.) à démembrer de la sorte l'ancien genre *Gentiana*: „In this way, *Hippion* becomes a rather homogeneous group characterized cytologically by the basic number  $x = 7$ , whereas the basic number of *Ericoila* is  $x = 9$ . The species remaining in *Gentiana*, however, have the basic numbers  $x = 10, 11, 12$  and  $13$ , and they show also some morphological diversity indicating that a further subdivision may be necessary later on.“ (LÖVE & LÖVE 1961 a, p. 41).

Si une telle optique pouvait se concevoir en 1961 (bien que FAVARGER, 1952 ait déjà publié  $2n = 22$  pour *G. utriculosa*), elle s'est avérée rapidement incomplète et les mêmes auteurs (LÖVE & LÖVE 1975), à la suite de HOLUB (1973), proposent alors pour notre section le nom générique de *Calathiana* DELARBRE (*Hippion* étant illégitime), en conservant  $x = 7$  comme nombre de base principal avec des espèces diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes (*G. terglouensis*?). Ils indiquent tout de même que les nombres de base  $x = 8$  et  $x = 15$  ont été signalés, mais font à nouveau totalement abstraction du nombre  $2n = 22$ . Ils concluent enfin: „There seem to be no palynological or other indication of heterogeneity within the group, which is also characterized by a homogeneous seed coat structure, so there is perhaps a reason to wonder if the chromosome number reports deviating from the basic number  $x = 7$  might have been caused by the occurrence of B-chromosomes.“ (op. cit. p. 227).

Nous avons également envisagé cette possibilité, car il est en effet difficile d'admettre qu'une section présentant une telle homogénéité morphologique, ait une origine polyphylétique. Il a donc dû exister, au Tertiaire un ancêtre unique à toutes ces espèces de la section *Cyclostigma*. Cela nous conduit tout naturellement à souscrire à l'hypothèse d'un nombre de base primitif unique, dont tous les nombres chromosomiques que nous connaissons seraient issus. Avant d'entamer la discussion sur ce nombre de base, il nous paraît utile de rappeler ici les divers nombres qui ont été trouvés dans la section *Cyclostigma*:

a) 7 et multiples de 7:  $n = 7$ : *G. nivalis*;  $n = 14$ : *G. verna* (à l'exception des taxons cantabriques et balkaniques), *G. brachyphylla*.

b) Multiples de 5:  $n = 10$ : *G. pumila*;  $n = 15$ : *G. schleicheri*, *G. bavarica*, *G. rostanii*, *G. sierrae*, *G. tergestina*. Les taxons balkaniques ou orientaux que nous avons pu étudier et que nous rattachons provisoirement à *G. verna* subsp. *balkanica*, *G. pontica*, *G. oschtenica* et *G. angulosa* ont également  $n = 15$ .

c) Autres nombres:  $n = 11$ : *G. utriculosa*;  $n = 16$ : *G. orbicularis*;  $n = 19$ : *G. terglouensis*.

Relevons pour terminer que des irrégularités (chromosomes B ?) n'ont été observées que chez deux espèces voisines: *G. schleicheri* ( $2n = 30 \rightarrow 31-33$ ) et *G. terglouensis* ( $2n = 38 \rightarrow 40$ ).

Le rappel de ces nombres chromosomiques permet de faire plusieurs constatations:

— Le nombre des espèces ayant  $x = 5$  pour nombre de base est nettement plus grand que celui des taxons à  $x = 7$ .

— Ainsi que nous le verrons plus en détail dans le prochain paragraphe consacré à la phylogénie de la section, il est indéniable que les espèces à  $n = 15$  peuvent être divisées en plusieurs groupes entre lesquels le degré de parenté est plus faible.

— Les nombres chromosomiques n'étant ni multiples de 7, ni de 5, n'en sont cependant pas très éloignés et l'on peut raisonnablement admettre qu'ils dérivent de l'un ou de l'autre:  $n = 11$  à partir de 10 ou  $2n = 22$  à partir de 21;  $n = 16$  à partir de 15 ou éventuellement 14;  $n = 19$  à partir de  $n = 20$ , ce que semblent démontrer, dans ce dernier cas, les cellules à  $2n = 40$  chromosomes que nous avons trouvées chez *G. terglouensis*.

Puisque nous admettons l'existence d'un nombre de base primitif unique, il se présente alors deux possibilités: celle envisagée par LÖVE & LÖVE (1975) en faveur de  $x = 7$ , ou celle favorable à  $x = 5$ :

a) Le nombre de base primitif serait  $x = 7$ :

A partir de cet ancêtre à  $n = 7$ , nous aurions alors deux descendances directes: *G. nivalis* d'une part, *G. verna* et *G. brachyphylla* de l'autre. En revanche, un grand nombre d'espèces dériveraient indirectement de cet ancêtre après une modification du nombre chromosomique: d'un côté  $n = 10$  chez *G. pumila*,  $n = 15$  chez *G. schleicheri* et  $n = 19$  chez *G. terglouensis*; d'un autre côté  $n = 15$  chez *G. bavarica* et *G. rostanii*; d'un troisième enfin  $n = 15$  chez *G. tergestina*, *G. sierrae* et chez les taxons balkaniques et orientaux, ce 3e groupe étant incontestablement plus proche de *G. verna* que les deux autres. *G. utriculosa* et *G. orbicularis* sont, en revanche, beaucoup plus difficiles à placer dans un tel schéma.

b) Le nombre de base primitif serait  $x = 5$ :

Nous aurions alors le groupe *pumila*, *schleicheri* celui de *bavarica* et, enfin, celui de *tergestina*, *sierrae* et des taxons orientaux qui seraient directement issus de cet ancêtre primitif. Seul *G. nivalis* s'en serait détaché très tôt, alors que le groupe *verna* et *brachyphylla* pourrait dériver d'un ancêtre à  $n = 15$  qui aurait donné, d'une part, ces taxons à  $n = 14$  et, d'autre part, *G. orbicularis* à  $n = 16$ . Le nombre chromosomique de *G. utriculosa* serait alors dérivé d'un taxon à  $n = 10$ .

Nous reviendrons plus en détail sur ces problèmes phylogénétiques dans le prochain paragraphe, mais, à la lumière de ce qui précède et pour en revenir au seul problème du nombre de base primitif, nous avons opté pour la seconde possibilité.

Il nous paraît en effet peu vraisemblable que des nombres multiples de 15 soient apparus indépendamment à au moins 3 reprises à partir de  $x = 7$ . D'autre part, les taxons possédant un nombre chromosomique multiple de 5 sont nettement plus nombreux. En appliquant la règle des concours de MÜLLER (in SCHARFETTER 1953) qui veut que les fleurs jaunes appartiennent à des taxons plus primitifs que les bleues, nous constatons que la seule gentiane de la section *Cyclostigma* à posséder de telles fleurs jaunes (*G. oschtenica*) est justement une espèce à  $2n = 30$ . Enfin, le taxon vivace de la section ayant le nombre chromosomique le plus bas, autre caractère primitif, possède  $n = 10$  chromosomes (*G. pumila*).

## 18.2. Essai phylogénétique

Le problème de l'origine et de l'évolution des taxons de la section *Cyclostigma* a déjà fait l'objet des réflexions de divers auteurs.

SOLTOKOVIC (1901) s'est attachée à la seule étude des espèces vivaces de la section, espèces qu'elle sépare en deux groupes en fonction de leurs affinités morphologiques. Elle aboutit alors à l'arbre généalogique représenté sur le schéma 1 (op. cit. p. 310).

HEGI (1927), pour sa part, s'est occupé des taxons européens de la section, aussi bien vivaces qu'annuels. A partir d'un ancêtre tertiaire, il subdivise la section en 3 branches évolutives pour aboutir à l'arbre généalogique représenté sur le schéma 2 (op. cit. p. 1985), et qui sera repris encore par SCHARFETTER (1953).

Une remarque préliminaire s'impose avant de discuter ces deux conceptions générales: A l'époque des travaux de SOLTOKOVIC (1901) et de HEGI (1927), la cytologie et, surtout, les numérations chromosomiques n'étaient pas encore appliquées à de tels problèmes. Or, dans le groupe qui nous intéresse ici, il est incontestable que les nouvelles découvertes apportent une lumière tout à fait différente sur la phylogénie de la section *Cyclostigma*.

Nous constatons tout d'abord qu'entre les théories de ces deux auteurs, les différences essentielles sont la position de *G. verna* d'une part, celle de *G. pumila*, *G. terglouensis* et *G. favrati* d'autre part.

Dans le cas de *G. verna*, c'est surtout l'opinion de HEGI qui est, à notre avis, sujette à caution. En effet, il nous semble très peu probable que *G. pumila*, espèce à  $n = 10$

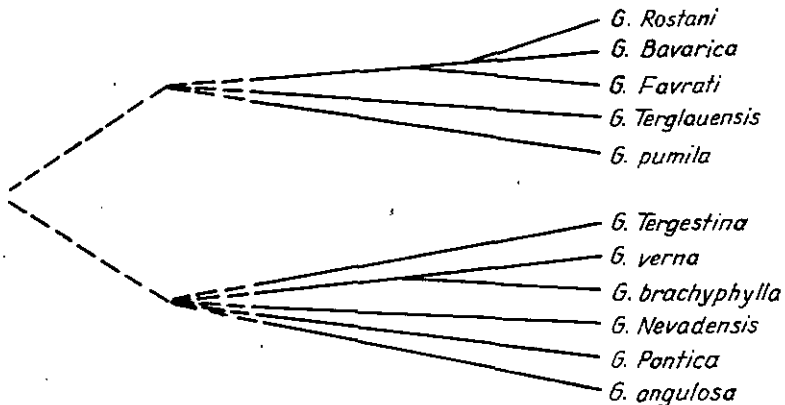


Schéma 1

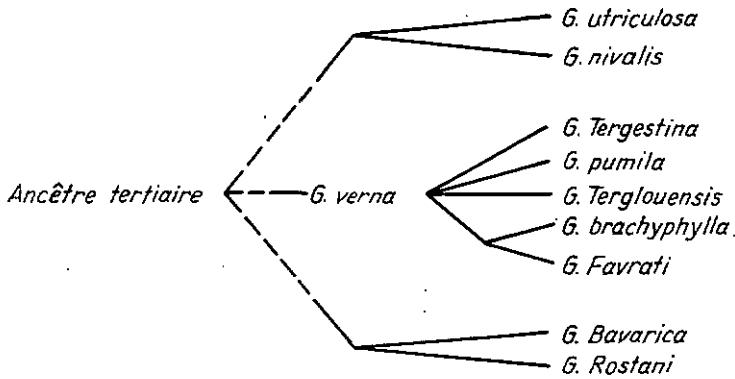


Schéma 2

dérive de *G. verna* qui possède 14 chromosomes dans sa garniture haploïde. Il en est de même de *G. terglouensis*, car nous voyons mal  $n = 14$  devenir  $n = 19$  ou 20.

En revanche, le fait de rapprocher *G. favrati* de *G. verna* plutôt que de *G. bavarica* nous semble plus conforme à la réalité, bien que nous ne soyons pas tout à fait d'accord avec l'opinion de HEGI à ce propos (*favrati* et *brachyphylla* dérivant d'un ancêtre commun issu de *G. verna*).

Dans le paragraphe précédent, nous avons exposé les raisons qui nous ont conduit à adopter  $x = 5$  plutôt que  $x = 7$  comme nombre de base primitif de la section *Cyclostigma*. Voyons maintenant quelles sont les implications phylogénétiques de cette position :

— Ainsi que le montre sa très vaste répartition géographique (voir carte no 1 p. 638) *G. nivalis* est certainement une espèce très ancienne. C'est la seule, en effet à avoir passé sur le continent américain. Cela est corroboré par la cytologie, puisque cette espèce, bien qu'annuelle, possède le nombre chromosomique le plus bas de toute la section. Il est donc vraisemblable qu'elle se soit séparée au Tertiaire déjà d'un taxon ancestral à  $n = 5$ , profitant peut-être d'une période d'instabilité des nombres de base. Ce taxon ancestral était probablement vivace et il n'est pas impossible que *G. nivalis* ait été précédé d'un ancêtre intermédiaire vivace à  $n = 7$ , mais qui serait devenu rapidement annuel au cours de son évolution. Nous sommes donc d'accord avec HEGI (1927) pour la séparation de *G. nivalis* et des taxons vivaces de la section.

— Le problème de *G. utriculosa* nous semble, en revanche, plus complexe. HEGI (op. cit.) a rapproché ce taxon de *G. nivalis*, ce qui nous paraît assez peu probable. Il faudrait, dans ce cas, le considérer comme un individu triploïde dont les 21 chromosomes auraient été remaniés pour donner  $2n = 22$  et il est douteux qu'un tel individu puisse être fertile, condition vitale à la survie d'un taxon annuel ou bisannuel. Une autre interprétation, qui a été soumise à notre réflexion par le Prof. FAVARGER, serait l'éventualité d'une origine hybridogène, à partir d'un gamète à  $n = 7$  de *G. nivalis* et d'un autre à  $n = 15$  provenant d'un taxon ancestral, oriental ou balkanique. Force est de reconnaître que *G. utriculosa* possède le port et le caractère annuel du premier et, d'autre part, le calice renflé et fortement ailé qui se rencontre chez les seconds. Deux arguments principaux nous conduisent finalement à écarter cette hypothèse : D'une part nos expériences ont montré que les hybrides interspécifiques sont très difficiles

à réaliser dans cette section et il nous semble peu probable qu'un tel individu, s'il avait vu le jour, ait pu être fertile, c'est-à-dire que les stocks génétiques de *G. nivalis* et des taxons à  $n = 15$  soient suffisamment proches pour permettre la formation de deux génomes à 11 chromosomes viables et nécessaires à une méiose normale. D'autre part, les distributions géographiques actuelles ne coïncident plus du tout, *G. utriculosa* ayant une répartition plus étendue vers l'ouest, là où les taxons à  $n = 15$  sont absents (à l'exception bien sûr de *G. bavarica*, *G. rostanii* et *G. schleicheri* qui n'entrent évidemment pas en considération), alors qu'il ne se trouve pas dans le Caucase où l'on rencontre pourtant les deux parents présumés.

Nous pensons donc pouvoir exclure une parenté proche entre les deux taxons annuels de la section *Cyclostigma*. En revanche, le rapprochement de *G. utriculosa* et des taxons orientaux nous semble intéressant, non pas par l'intermédiaire de phénomènes d'hybridation, mais plutôt par le fait que le premier taxon et les seconds seraient restés relativement proches de l'ancêtre à  $n = 5$ . Des remaniements chromosomiques à partir de  $n = 10$  auraient abouti à  $n = 11$ , alors qu'un taxon voisin à  $n = 15$  aurait pu conduire aux taxons balkaniques et orientaux, entre autres. Relevons ici que dans une autre sous-famille des Gentianacées, le genre *Centaureium* a vraisemblablement  $x = 5$  comme nombre de base et que  $n = 10$  a également donné 11, et aussi 9 (7 n'existe pas dans ce genre) (ZELTNER 1970).

— HEGI (1927) a placé, sur un phylum séparé, *G. bavarica* et *G. rostanii*. Les observations cytologiques confirment tout à fait les considérations morphologiques de cet auteur et nous pensons également que le nombre  $n = 15$ , commun à ces deux espèces, est apparu indépendamment à partir du taxon primitif. Quant à savoir si l'une de ces deux espèces est issue de l'autre, il est difficile de l'affirmer. Nous pensons plutôt à un ancêtre commun recouvrant toute la chaîne alpine et ayant évolué en *G. rostanii* dans le sud-ouest et en *G. bavarica* dans les autres régions. Cela nous semble être la façon la plus raisonnable d'expliquer la séparation totale des deux aires de répartition. (Il s'agit d'un cas de vicariance vraie).

— SOLTOKOVIC (1901) a rattaché à ce phylum *G. favrati* d'une part, *G. pumila* et *G. terglouensis* d'autre part. Nous reviendrons plus loin sur le problème de *G. orbicularis* (= *G. favrati*). Concernant les deux autres taxons, auxquels il faut ajouter *G. schleicheri*, inconnu de la botaniste autrichienne, nous estimons qu'ils doivent être séparés du groupe de *G. bavarica*, ainsi que l'a fait HEGI, mais également du groupe de *G. verna*. Leur morphologie, en particulier l'imbrication des feuilles, constitue à nos yeux un élément important en faveur d'une séparation. Nous pensons donc à l'existence d'un troisième phylum aboutissant tout d'abord à  $n = 10$  et dont *G. pumila* représenterait le dernier descendant, d'où le caractère apparemment rélictuel de sa distribution très localisée. Cet ancêtre, par polyploidie successive, aurait alors donné *G. schleicheri* à  $n = 15$  et *G. terglouensis*, dont les 19 chromosomes seraient issus d'un remaniement à partir de  $n = 20$ , ainsi que le démontrent les observations que nous avons pu faire (voir p. 654). Au vu des résultats obtenus avec *G. schleicheri*, en particulier, il semblerait que ces phénomènes ne soient pas encore terminés et que l'on se trouve actuellement dans une nouvelle période d'instabilité chromosomique pour ce taxon.

— Reste ce que SOLTOKOVIC (1901) et HEGI (1927) appellent le groupe de *G. verna*, espèce que ces deux auteurs considèrent comme primitive. Il comprend en outre *G. brachyphylla*, *G. tergestina*, *G. sierrae*, *G. orbicularis*, ainsi que les taxons balkaniques

et orientaux. Il s'agit, à notre avis, d'un quatrième phylum issu d'un ancêtre à  $n = 15$ , probablement assez proche du taxon primitif à  $n = 5$ . Cet ancêtre aurait différencié les taxons orientaux (dont *G. oschtenica* à fleurs jaunes), *G. tergestina* et *G. sierrae*, puis à la suite d'une période d'instabilité chromosomique, les espèces à  $n = 14$  (*G. verna*, *G. brachyphylla*) et à  $n = 16$  (*G. orbicularis*). Ces événements, en particulier la différenciation de *G. verna*, sont certainement antérieurs aux glaciations, ainsi que semble le montrer la vaste aire de répartition de cette dernière espèce. Nous pensons donc que, contrairement aux opinions de SOLTOKOVIC et de HEGI, les taxons orientaux descendent en droite ligne de formes ancestrales dont *G. verna* serait issu secondairement. C'est également ce qui ressort des conclusions de ROGENHOFFER (1905) à la suite de ses travaux sur la morphologie des feuilles de *G. tergestina* et *G. verna* (voir p. 688). Ce dernier considère *G. tergestina* comme l'ancêtre de *G. verna*, espèce qui aurait acquis des feuilles plus petites et un calice moins ailé au cours de sa migration vers le nord et l'ouest. Cela expliquerait également la présence, çà et là, de formes archaïques de *G. verna* à très grandes feuilles (à Ceillae dans les Hautes-Alpes françaises par exemple).

Il est évident que tout ce qui précède est le fruit de réflexions purement théoriques et constitue un essai pour rétablir une chaîne dont la plupart des maillons sont manquants. Nous sommes bien conscient de la fragilité de certains des arguments que nous avançons face aux centaines de milliers, sinon aux millions d'années qui ont sans doute été nécessaires à la formation des espèces actuelles.

Pour l'instant, notre vision de la section *Cyclostigma* se résume, sur le plan phylogénétique, par le schéma no 3.

Dans ce schéma, les cercles symbolisent des taxons hypothétiques et ayant disparu, avec leur nombre chromosomique haploïde présumé, alors que les carrés représentent les espèces actuelles. La position des divers taxons sur des verticales communes ne signifie pas nécessairement qu'ils se sont différenciés à la même époque. Il s'agit là, en effet, d'un autre problème fort délicat en rapport également avec la phytogéographie historique à propos de laquelle nous allons essayer de dégager quelques idées.

### 18.3. Essai de phytogéographie historique

Avant de tenter une reconstitution de l'origine géographique de la section *Cyclostigma* et d'expliquer la répartition actuelle des diverses espèces, il importe de trouver, en plus des observations cytologiques, quels sont les caractères morphologiques qui peuvent être considérés comme représentatifs du type ancestral. À l'intérieur du genre *Gentiana* au sens strict (= *Eugentiana* KUSN.), SCHARFETTER (1953, p. 317) admet le schéma évolutif représenté à la page 710 (Schéma 4).

Nous n'entrerons pas dans les détails de cette interprétation, mais nous pouvons constater, en particulier, deux éléments: les sections les plus primitives sont incontestablement *Coelanthé* et *Pneumonanthé*, c'est-à-dire des gentianes de grande taille non strictement inféodées aux régions de montagne. Les sections *Chondrophylla* et *Cyclostigma*, au contraire, représentent certainement les stades les plus évolués; elles sont petites et beaucoup plus orophiles pour la majorité d'entre elles. Il semble également que la couleur jaune de *G. lutea* puisse être considérée comme un caractère très primitif, de même d'ailleurs que sa sympétalie très peu marquée. SCHARFETTER (op. cit. p. 319) dit d'ailleurs de cette espèce: „das in seiner Entwicklungshöhe tief unter

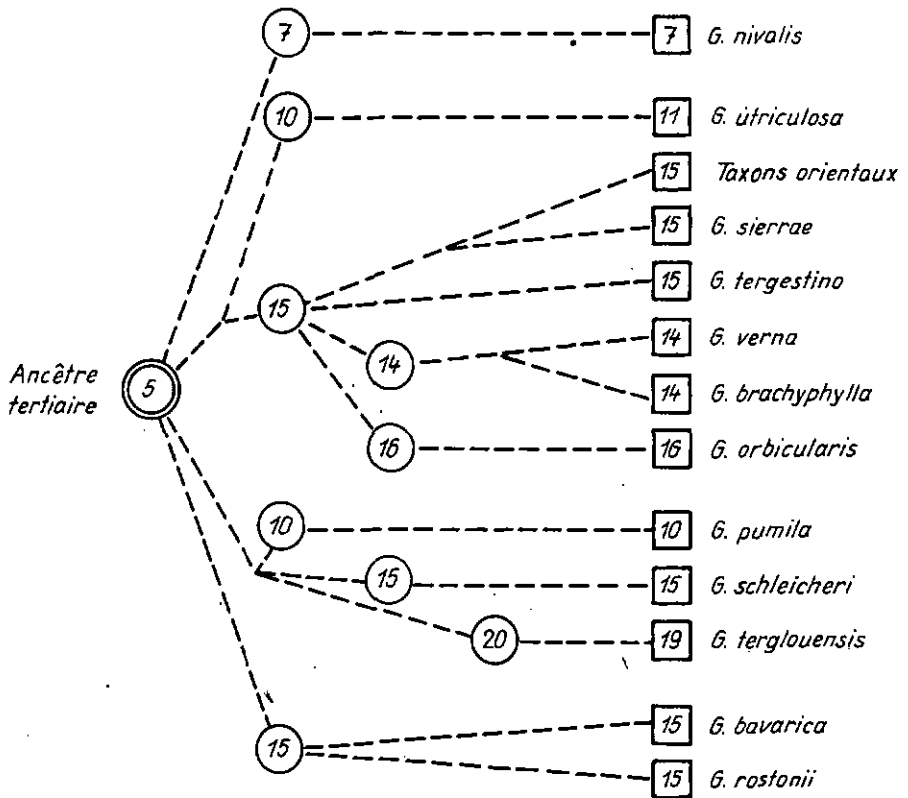
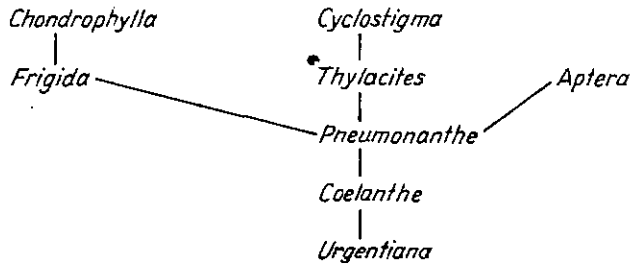
Schéma 3. Schéma évolutif proposé pour la section *Cyclostigma*

Schéma 4

den übrigen und daher jedenfalls dem gemeinsamen Stamme am nächsten steht.“ Il semble donc qu'à l'intérieur du genre *Gentiana*, l'évolution se marque, entre autre, par une diminution de la taille des plantes.

Si nous appliquons cela à la section *Cyclostigma*, nous constatons que, toutes proportions gardées, les formes les plus grandes se rencontrent parmi les taxons orientaux, d'après les échantillons d'herbier que nous avons pu voir. Ces grandes formes se retrouvent jusque dans le sud-est de l'Europe par l'intermédiaire de *G. tergestina* dont le calice renflé et fortement ailé nous paraît aussi être un caractère primitif. C'est également en Asie que l'on rencontre la seule gentiane à fleurs jaunes de la section et le

nombre chromosomique  $2n = 30$  de ces taxons doit être considéré comme relativement proche du nombre ancestral. En revanche, il est incontestable que les espèces sont plus nombreuses en Europe où, d'ailleurs, la variation chromosomique est plus importante. Ces quelques éléments font penser que l'origine de la section *Cyclostigma* est à rechercher plutôt en Asie, dans la région aralo-caspienne où les formes actuelles semblent les plus primitives. Sans doute au Tertiaire déjà, il y aurait eu migration vers l'ouest d'ancêtres aujourd'hui disparus des divers taxons européens actuels. Cela n'est pas sans rappeler, par exemple, les théories de KRESS (1963 a, 1963 b) sur d'autres orophytes, les primevères de la section *Auricula* et les androsaces de la section *Aretia*.

Nous pourrions résumer notre point de vue sur l'évolution historique et géographique de la section *Cyclostigma* de la façon suivante :

A partir d'un ancêtre tertiaire à  $n = 5$  chromosomes, il y aurait eu une première différenciation dans la région aralo-caspienne aboutissant d'une part à un taxon à  $n = 7$ , d'autre part à 3 ou 4 taxons à  $n = 10$  et  $n = 15$ . Au Tertiaire encore, ces divers taxons auraient émigré surtout vers l'ouest et le nord, beaucoup moins vers l'est, en laissant sur place des descendants à  $n = 7$  (*G. nivalis*) et à  $n = 15$  (taxons vivaces orientaux).

Peut-être à cause de la légèreté de ses graines, *G. nivalis* aurait alors parcouru de grandes distances et le résultat en est sa très vaste répartition actuelle (voir carte No 1, p. 638).

Très rapidement aussi, des remaniements chromosomiques chez un des taxons à  $n = 15$  auraient conduit à des formes à 14 chromosomes, ancêtres de *G. verna* dont la vaste aire de répartition atteste l'ancienneté.

La surrection des montagnes en Europe s'est alors certainement accompagnée d'une nouvelle phase de différenciation, conduisant à la plupart des taxons actuellement connus. C'est sans doute à cette époque, par exemple, que *G. schleicheri* a migré jusque dans les Pyrénées.

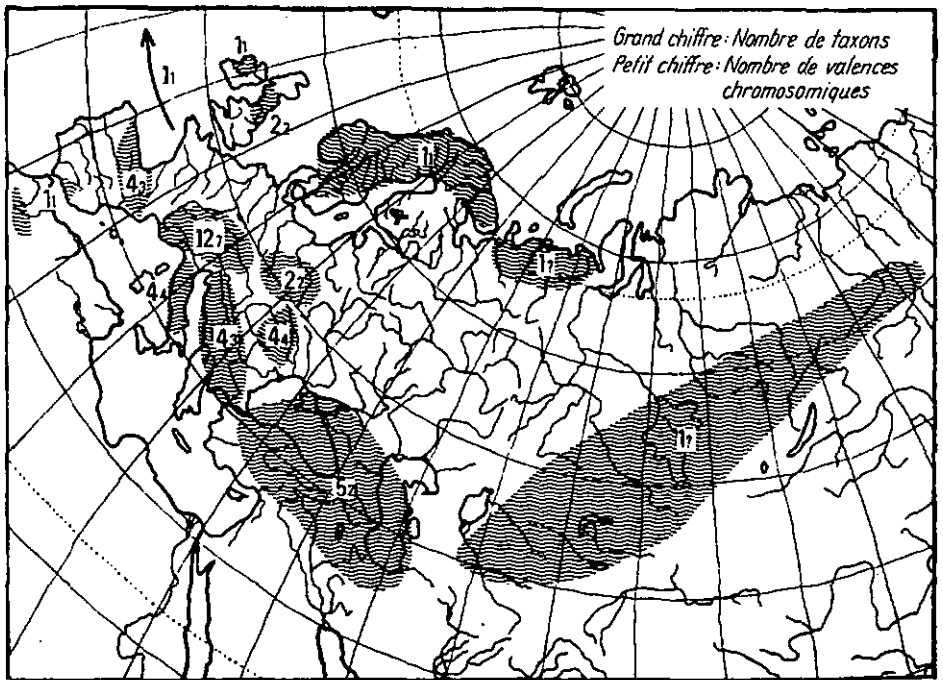
Il y aurait donc eu, à notre avis, trois grandes phases de diversification à l'intérieur de la section *Cyclostigma* :

a) Différenciation, durant le Tertiaire, du taxon primitif dans la zone aralo-caspienne, suivie d'une migration générale est-ouest.

b) Nouvelle différenciation dès l'arrivée en Europe, au Tertiaire encore, aboutissant, entre autre, à *G. verna*.

c) Importante phase de diversification ayant essentiellement les Alpes pour cadre (coïncidant peut-être avec la surrection de ces montagnes) et s'accompagnant de nouvelles migrations vers l'ouest (*G. Schleicheri* dans les Pyrénées par exemple). Cela apparaît sur la carte no 12, où nous avons reporté, d'une manière très schématique, les grandes aires de répartition de la section *Cyclostigma* en Europe et en Asie. Nous y avons indiqué, pour chaque région, le nombre de taxons présents (grand chiffre) et celui des nombres chromosomiques différents que l'on y compte (petit chiffre). On peut constater sur cette carte que si, dans la zone aralo-caspienne, il y a deux valences chromosomiques (7 et 15) pour 5 taxons, il y en a 7 pour 12 taxons dans les Alpes, ce qui correspond bien à l'idée que l'on peut se faire d'une zone de différenciation.

D'accord avec MERXMÜLLER (1952), nous pensons que les glaciations ne sont pratiquement pas intervenues dans ces phénomènes qui étaient déjà terminés, sauf peut-être dans le cas de *G. brachyphylla* qui semble être un taxon plus récent. Elles ont



Carte 12. Distribution générale schématique de la section *Cyclostigma*

vraisemblablement joué un rôle plus important dans le découpage des aires tel que nous le connaissons actuellement, repoussant certains taxons ancestraux vers des zones moins glacées, au sud et à l'est des Alpes en particulier. Lors du retrait des glaciers, ces derniers seraient alors restés plus ou moins sur place, occupant aujourd'hui des aires rélictuelles. Nous pensons ici surtout à *G. pumila*, *G. tergestina* et, dans une moindre mesure, *G. utriculosa*.

Deux cas particuliers n'apparaissent pas dans ce schéma général. Le premier, qui demande d'ailleurs vérification, est celui de la plante à  $n = 15$  que nous avons comptée en provenance de la chaîne Cantabrique (voir p. 680). Si ce nombre se confirme, il pourrait s'interpréter comme une survivance d'une forme ancestrale ayant disparu des Alpes et des Pyrénées à la suite de la concurrence de taxons plus jeunes. Cela paraît étonnant que l'on ne retrouve pas de telles formes ailleurs, ou bien, peut-être, faudrait-il la rapprocher du *G. verna* subsp. *balcanica* de PRITCHARD (1977) qui occupe une zone épargnée par les glaciations dans le sud-est de l'Europe ?

Le second cas particulier concerne *G. sierrae* et son aire disjointe bético-atlasique (voir carte no 10, p. 694). Au double point de vue de la morphologie et de la cytologie, cette plante n'a aucun répondant actuel ni dans les Alpes, ni dans les Pyrénées et elle ne se rapproche pas non plus du taxon cantabrique dont nous venons de parler. Sa localisation très stricte et son écologie semble en de plus avoir un caractère assez nettement rélictuel. Or les plantes actuelles qui paraissent être les plus proches de *G. sierrae* se rencontrent dans le Caucase et en Iran (*G. pontica*). L'explication de cette parenté est très délicate et nous entrevoyons deux possibilités entre lesquelles il est très difficile de trancher à l'aide des éléments que nous possédons actuellement.

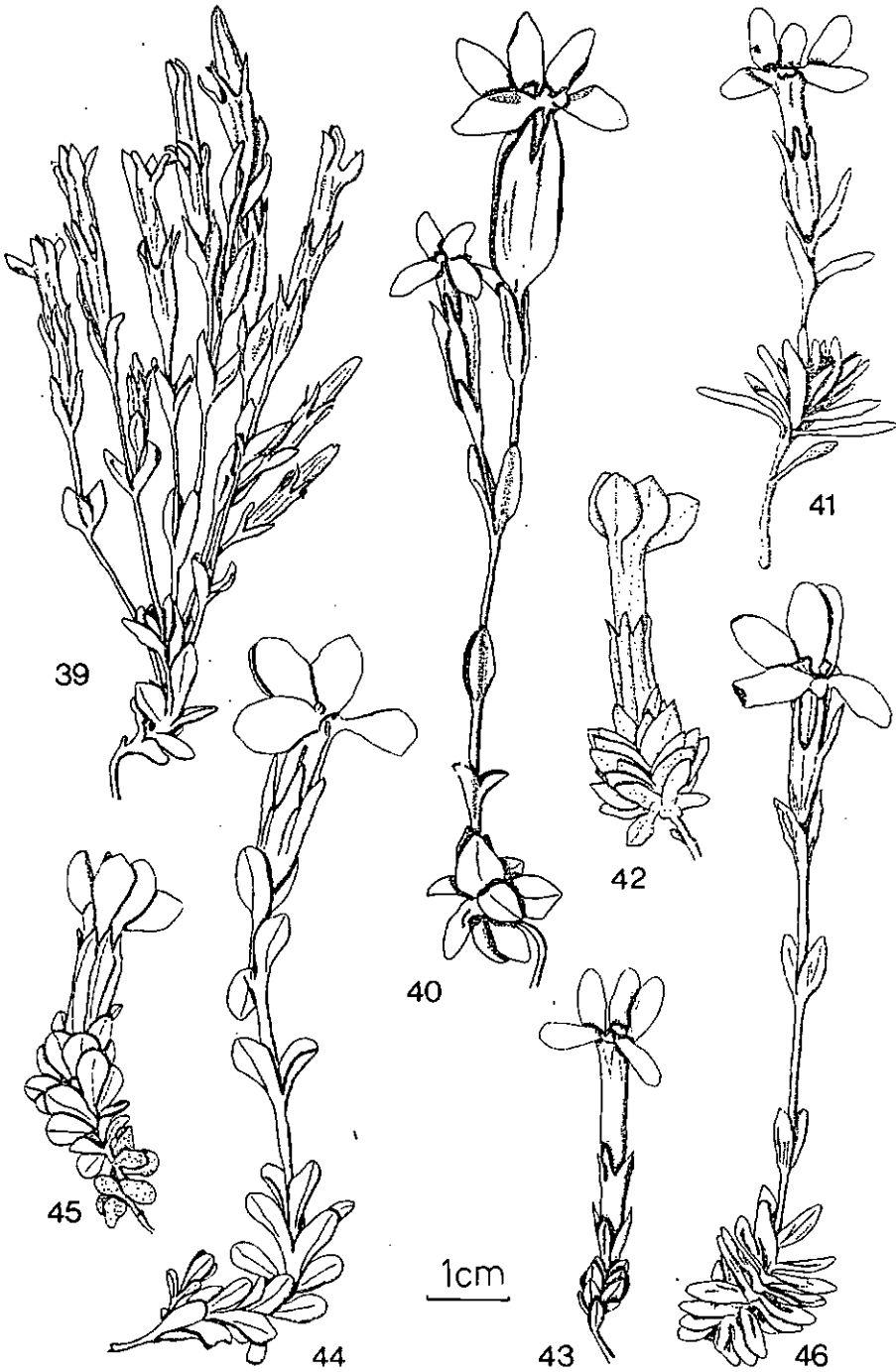


Fig. 10. 39 *G. nivalis*; 40 *G. utriculosa*; 41 *G. pumila*; 42 *G. schleicheri*; 43 *G. terglouensis*; 44 *G. bavarica* subsp. *bavarica*; 45 *G. bavarica* subsp. *subacaulis*; 46 *G. rostarii*

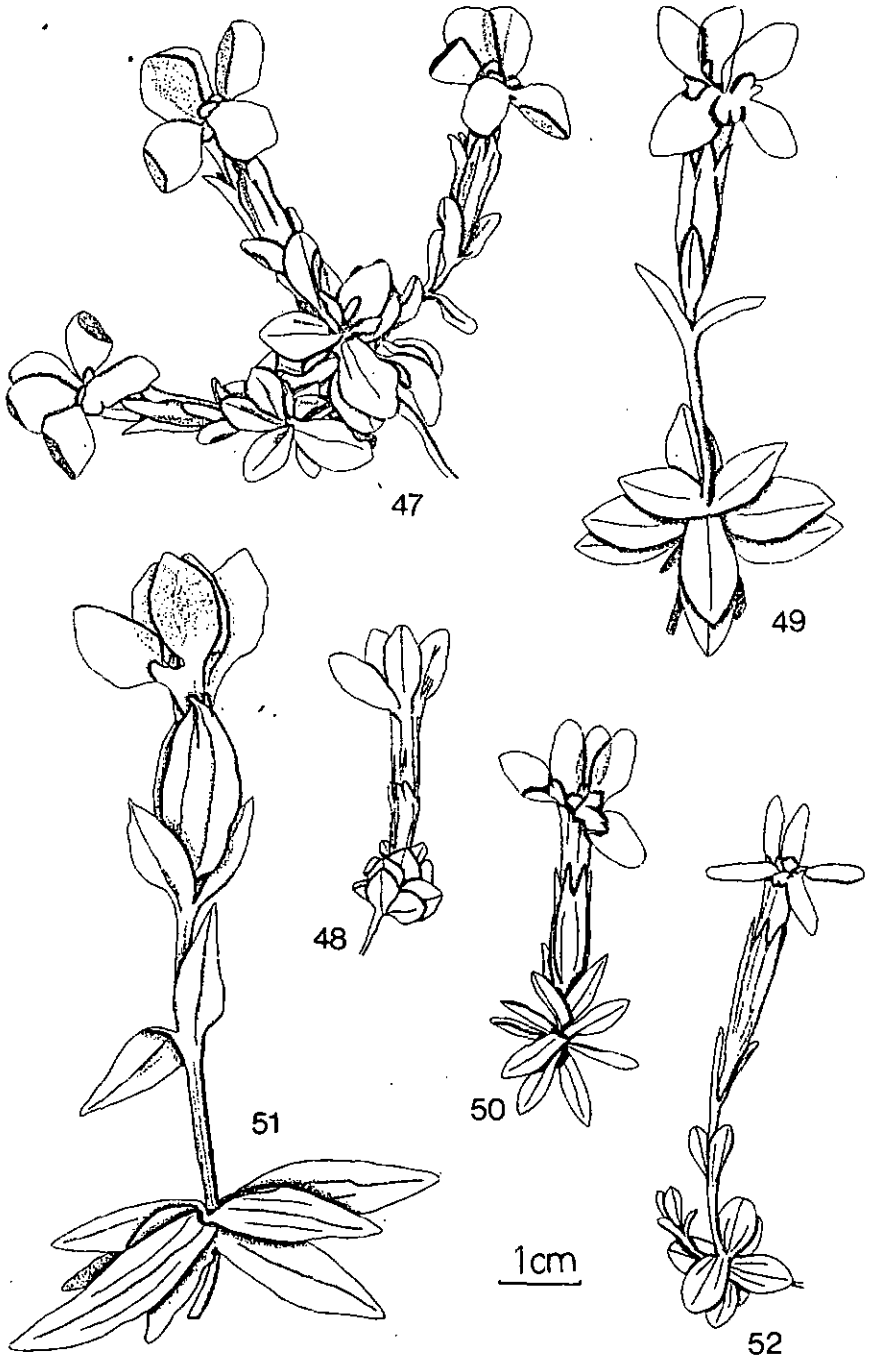


Fig. 11. 47 *G. orbicularis*; 48 *G. brachyphylla*; 49 *G. verna* subsp. *verna*; 50 *G. verna* subsp. *delphinensis*; 51 *G. tergestina*; 52 *G. sierrae*

La première hypothèse serait celle d'une migration des ancêtres de *G. sierrae* par le centre de l'Europe pour atteindre la Sierra Nevada et, finalement, l'Atlas. Malheureusement, toutes les traces de cette éventuelle migration semblent actuellement avoir disparu, tant dans les Alpes que dans les Pyrénées, bien qu'il existe dans ces régions des écosystèmes tout à fait comparables à ceux où croît actuellement *G. sierrae*. La seconde hypothèse serait celle d'un passage par le sud, éventuellement la Grèce, la Sicile et l'Afrique du Nord. Mais là également les traces ont disparu, ce qui s'explique peut-être plus aisément par l'absence totale, à l'heure actuelle, de biotopes favorables à l'implantation de *G. sierrae* dans ces régions. Il est cependant vraisemblable que d'autres cas analogues se sont produits, en particulier chez les espèces à  $n = 17$  du genre *Bufonia*, chez *Cerastium dichotomum* et chez *Onosma fastigiatum* (FAVARGER, communication orale).

Il est évident que tout ce que nous venons d'avancer repose essentiellement sur une réflexion souvent dénuée de preuves scientifiques absolues. Cela revient en effet à extrapoler la forme générale d'un iceberg sur la base du 10% de sa masse totale qui affleure à la surface. Nous pensons néanmoins qu'une telle tentative n'est pas totalement vaine dans la mesure où elle permet de mieux situer les taxons actuels et de comprendre ainsi la systématique que nous adoptons dans le présent travail.

### 19. Clé de détermination

La clé de détermination qui suit ne concerne que les taxons étudiés dans le cadre du présent travail. Elle s'applique donc à l'Europe centrale et occidentale, à l'exclusion de la Péninsule balkanique et, bien entendu, de l'Asie. Etant donné le degré élevé de polymorphisme présenté par certaines espèces, la détermination d'individus isolés pose parfois des problèmes presque insolubles. Il est conseillé alors de s'appuyer plutôt sur des populations.

- 1 Plante annuelle ou bisannuelle, sans rejets stériles; tige le plus souvent rameuse, pluriflore . . . . . 2
- 1\* Plante vivace à rejets stériles; tige le plus souvent simple, uniflore . . . . . 3
- 2 Calice cylindrique à angles faiblement carénés, à dents dépassant la moitié de sa longueur; feuilles radicales ovales-elliptiques. Pelouses alpines, généralement sur calcaire.  $2n = 14$  . . . . . *G. nivalis*
- 2\* Calice renflé, ovoïde, fortement ailé, à dents ne dépassant pas la moitié de sa longueur; feuilles radicales obovales, promptement caduques. Prairies humides et marécageuses, volontiers sur calcaire.  $2n = 22$  . . . . . *G. utriculosa*
- 3 Feuilles radicales non en rosette, à marge lisse et non papilleuse; feuilles caulinaires nombreuses, 3—4 paires, égales ou plus grandes que les radicales; styles souvent séparés au moment de l'anthèse . . . . . 4
- 3\* Feuilles radicales en rosette ou non, mais dans ce dernier cas à marge fortement papilleuse; feuilles caulinaires peu nombreuses, 1—3 paires, généralement plus petites que les radicales; styles soudés au moment de l'anthèse . . . . . 6
- 4 Feuilles obovales à suborbiculaires, obtuses. Plante des Alpes orientales, centrales et occidentales, jusqu'au Lautaret . . . . . *G. bavarica* 5
- 4\* Feuilles linéaires-lancéolées, obtuses. Endémique des Alpes austro-occidentales. Bords de ruisseaux, prairies humides.  $2n = 30$  . . . . . *G. rostanii*

- 5 Tige généralement développée; feuilles obovales à suborbiculaires, les caulinaires nettement séparées des radicales. Combes à neige, gazon humides.  $2n = 30$  . . . . . *G. bavarica* subsp. *bavarica*
- 5\* Tige généralement courte; feuilles suborbiculaires, les caulinaires le plus souvent confondues avec les radicales. Eboulis moyens à grossiers sur silice, au-dessus de 2000 m d'altitude.  $2n = 30$  . . . *G. bavarica* subsp. *subacaulis*
- 6 Feuilles radicales non en rosette, fortement imbriquées en forme de colonne 7
- 6\* Feuilles radicales en rosette plus ou moins nette, jamais imbriquées en forme de colonne . . . . . 8
- 7 Feuilles en colonne plus ou moins dense, à extrémité distale relevée en „pointe de ski“; calice long de 15—20 mm, à angles ailés, à dents ne dépassant pas le quart de sa longueur; corolle à tube n'atteignant pas le double de la longueur du calice. Pelouses ouvertes sur schistes calcaires ou métamorphiques. Des Alpes centrales aux Alpes austro-occidentales, Pyrénées orientales.  $2n = 30$  . . . . . *G. schleicheri*
- 7\* Feuilles en colonne très dense, à extrémité distale droite, très aiguës; calice long de 8—11 mm, à angles faiblement carénés, à dents atteignant le tiers de sa longueur; corolle à tube dépassant le double de la longueur du calice. Pelouses écorchées fraîches sur calcaire et dolomie. Endémique des Alpes orientales et des Dolomites.  $2n = 38(40)$  . . . . . *G. terglouensis*
- 8 Feuilles nombreuses, étroitement linéaires, aiguës; calice faiblement ailé, à dents atteignant la moitié de sa longueur. Pelouses ouvertes humides, sur calcaire. Endémique des Alpes calcaires orientales.  $2n = 20$  . . . *G. pumila*
- 8\* Feuilles non étroitement linéaires . . . . . 9
- 9 Feuilles radicales de taille inégale, les plus longues situées vers le milieu de la rosette, nettement plus grandes que les caulinaires . . . . . 10
- 9\* Feuilles radicales de taille subégale, les plus longues situées près de la base de la rosette, peu ou pas plus grandes que les caulinaires . . . . . 12
- 10 Feuilles elliptiques à linéaires-lancéolées, à plus grande largeur vers le milieu, 2 à 3 fois plus longues que larges; calice cylindrique long de 10—20 mm, étroitement ailé. Très polymorphe.  $2n = 28$  . . . . . *G. verna* 11
- 10\* Feuilles linéaires-lancéolées, à plus grande largeur dans la partie inférieure, environ 4 fois plus longues que larges; calice renflé long de 18—24 mm, fortement ailé. Plante robuste. Pelouses ouvertes, sèches, sur calcaire. Endémique de l'Istrie et des montagnes de Yougoslavie.  $2n = 30$  . . . *G. tergestina*
- 11 Feuilles linéaires-lancéolées, aiguës, à largeur ne dépassant pas 3,5 mm. Sud-ouest de l'arc alpin, Pyrénées. . . . . *G. verna* subsp. *delphinensis*
- 11\* Feuilles elliptiques à lancéolées, aiguës ou faiblement obtuses, larges de 3,5—7 mm. Très polymorphe, eurypoïque. Montagnes d'Europe, Carpathes, Angleterre, Irlande. . . . . *G. verna* subsp. *verna*
- 12 Feuilles rhomboïdales, aiguës, mates, à marge faiblement papilleuse; calice à angles carénés, non ailés; corolle à tube atteignant ou dépassant le double de la longueur du calice. Pelouses alpines sur silice. Alpes, Pyrénées.  $2n = 28$  . . . . . *G. brachyphylla*

- 12\* Feuilles obovales à suborbiculaires, obtuses à faiblement aiguës, ou rhomboïdales obtuses; calice à angles ailés; corolle à tube n'atteignant pas le double de la longueur du calice . . . . . 13
- 13 Feuilles obovales à suborbiculaires, coriaces et luisantes; calice nettement ailé; corolle à tube à peine plus long que le calice, à lobes suborbiculaires obtus, se recouvrant souvent par leurs bords. Pelouses écorchées, fentes de rochers, sur calcaire. Alpes, Abruzzes, Carpathes.  $2n = 32$  . . . . . *G. orbicularis*
- 13\* Feuilles rhomboïdales, obtuses; calice faiblement ailé, à dents courtes, généralement séparées par une membrane scariose blanchâtre; corolle à tube  $1\frac{1}{2}$  à presque 2 fois plus long que le calice, à lobes lancéolés, obtus. Pozzines humides sur sol acide. Endémique de la Sierra Nevada et du Haut-Atlas.  $2n = 30$  . . . . . *G. sierrae*

## Bibliographie

- AICHINGER, E., Vegetationskunde der Karawanken. Jena, 1933.
- BAUHIN, G., Pinax theatri botanici. Basiliae, 1623.
- BEAUVERD, G., Polymorphisme de quelques plantes du Massif de la Vanoise (Savoie). Bull. Soc. Bot. Genève, 22, 439—464 (1931).
- , Les Alpes de Val d'Isère et les particularités de leur flore. Bull. Soc. Bot. Genève, 24, 223—239 (1933).
- , Quelques gentianes du groupe „Cyclostigma“ des Alpes dauphinoises, in Compte rendu des séances de 1934—1935. Bull. Soc. Bot. Genève, 27, 103—105 (1937).
- BECK, G., Flora von Südbosnien und der angrenzenden Hercegoniva. Ann. K. K. Naturhist. Hofmus., 2 (3), 81—182 (1887).
- BOISSIER, E., Flora orientalis IV, Corolliflorae et Monochlamydeae, 73—74. Genève et Bâle, 1879.
- BORKHAUSEN, M. B., Ueber LINNÉ's Gattung *Gentiana*. Arch. Bot. (Leipzig), I, 23—30 (1796).
- BRAUN-BLANQUET, J. & TÜXEN, R., Irische Pflanzengesellschaften. In: „Die Pflanzenwelt Irlands“. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich, 25, 224—421 (1952).
- BRIQUET, J., Decades Plantarum novarum vel minus cognitarum, Series altera, decades 26—28. Gentianaceae. Candollea, 4, 317—332 (1931).
- BUNOE, A. DE, Conspectus generis *Gentianae*. Moscon, 1824.
- CANDOLLE, A. P. DE, Flore française V. Paris, 1815.
- CARBONNIER, J., MASSIAS, M. & MOLHO, D., Importance taxonomique du schéma de substitution des xanthones chez *Gentiana* L. Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 3e sér. no 504. Sci. Phys.-Chim., 13, 23—40 (1977).
- CHASSAGNE, M., Inventaire analytique de la Flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins II, 354—358. Paris, 1957.
- Code international de la Nomenclature Botanique. Utrecht, 1978.
- COSTE, H., Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes II, 557—565, Paris, 1901.
- , Idem. 4e supplément par P. JOVET & R. DE VILMORIN, 363, Paris, 1977.
- CRÉLEROT, J.-L. & MÜLLER, G., Note caryologique à propos de *Gentiana schleicheri* (VACCARI) H. KUNZ. Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat., 97, 261—266 (1974).
- DELARBE, A., Flore d'Auvergne I, 2e Ed., 28. Clermont-Ferrand, 1800.
- DOSTAL, J., Klič k úplné květeně CSR, 601—604, Praha, 1954.
- ECLUSE, C. DE L', Rariorum plantarum historia. Antwerpiae, 1604.
- ELKINGTON, T. T., Biological flora of the British Isles. *Gentiana verna* L. J. Ecol., 51, 755—767 (1963).
- , Variation in *Gentiana verna* L. New Phytol., 71, 1203—1211 (1972).
- ELLENBERG, H., Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scr. Bot., 9, 1—97 (1974).

- , Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2e Ed. Stuttgart, 1978.
- FAVAROER, C., Contribution à l'étude Caryologique et biologique des Gentianacées I. Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch., 59, 62—86 (1949a). — II. Ibid., 62, 244—257 (1952).
- , Sur les caractères distinctifs de quelques *Gentiana* de la section *Thylacites*. Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat., 72, 5—13 (1949b).
- , Notes de Caryologie alpine IV. Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat., 88, 5—60 (1965). — V. Ibid., 92, 13—30 (1969a).
- , Considérations sur la taxonomie du genre *Gentiana*. Manuscrit non publié, 1969b.
- , In: LÖVE, A., IOPB chromosome number reports 22. Taxon, 18, 433—442 (1969c).
- FAVAROER, C. & HUYNH, K. L., In: LÖVE, A. & SOLBRIG, O. T., IOPB Chromosome number reports 2. Taxon, 13 (6), 201—209 (1964).
- FAVAROER, C. & KÜPPER, P., Contribution à la cytotaxonomie de la flore alpine des Pyrénées. Collect. Bot. (Barcelona), 7 (1, 16), 325—357 (1968).
- FIORI, A., Nuova Flora analitica d'Italia. 2, 251—260. Firenze, 1925—1929.
- Flora Europaea, vol. 3, 59—63. Cambridge, 1972.
- Flora Republicii Populare Romine, vol. 8, 447—479. Bucarest, 1961.
- Flora der Schweiz, vol. 3, 20—37. Basel et Stuttgart, 1972.
- Flora of the U.S.S.R. vol. 18, Metachlamydeae, 396—456. Jerusalem, 1967.
- FOURNIER, P., Les quatre flores de France (1ère parution concernant les Gentianacées). — Paris, 1938. — Ibid., Paris, 1961. — Ibid., 2e éd. 2 vol. Paris, 1977.
- FRIEDEL, K., Schedae ad Flor. exs. Austro-Hung. 8, 41, 1899.
- FROELICH, I. A., *Gentiana*. Thèse. Erlangae, 1796.
- GAUDIN, I., Flora helvetica II, 269—293. Turici, 1828.
- GILG, E., Beiträge zur Kenntnis der Gentianaceae L. Bot. Jahrb. Syst., 22, 301—347 (1897).
- GOETZ, M., Les composés polyphénoliques dans *Gentiana asclepiadea* L., *Gentiana cruciata* L. et *Gentiana ciliata* L. Contribution à la phytochimie de la sous-tribu des Gentianinae. Thèse. Neuchâtel, 1977.
- GRISEBACH, A. H. R., Genera et Species Gentianearum. Stuttgart et Tubingen, 1839.
- , Gentianaceae. In: CANDOLLE, A. P. DE, Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 9, 38—141. Paris, 1843.
- GUINBA, E., Geografía botánica de Santander. Santander, 1953.
- GUINOCHET, M. & VILMORIN, R. DE, Flore de France. 2. Paris, 1975.
- HACQUET, B., Plantae alpinae carniolicae. Viennae, 1782.
- HAYEK, A. VON, Ueber zwei für Steiermark neue Gentianen. Oesterr. bot. Z., 56, 162—164 (1906).
- , Prodromus Florae peninsulae Balcanicae, 2, 4. Feddes Repert. Beih. 30, 416—424 (1930).
- HEGEL, G., Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 3, 1979—2047. München, 1927.
- , Idem. (Unveränderter Nachdruck mit größtenteils erneuertem Bildmaterial und Nachtrag). München, 1966.
- HEBRICH, F., Selectus Plantarum Galiciae et Bucovinae. Czernoviti, 1836.
- , Flora der Bucovina. Leipzig, 1859.
- HESS, H. E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R., Flora der Schweiz. 3. Basel et Stuttgart, 1972.
- HOLUB, J., New Names in Phanerogamac. 2. Folia Geobot. Phytotax., 8, 155—179 (1973).
- HORVAT, I., GLAVAC, V. & ELLENBERG, H., Vegetation Südosteuropas. Stuttgart, 1974.
- HOSTETTSMANN, K., Contribution à la phytochimie du genre *Gentiana*. Phytochimie comparée de la section *Coelantha* et étude des composés xanthoniques dans les feuilles de *Gentiana bavarica* L. Thèse. Neuchâtel, 1973.
- HOSTETTSMANN, K. & WAGNER, H., Xanthone glycosides. Phytochemistry, 16 (7), 821—829 (1977).
- HOSTETTSMANN-KALDAS, M. & JACOT-GUILLARMOD, A., Xanthoncs et C-glucosides flavoniques du genre *Gentiana* (sous-genre *Gentianella*). Phytochemistry, 17, 2083—2086 (1978).
- HRISHI, N. J. & MÜNTZING, A., Structural heterozygosity in *Secale kuprijanovi*. Hereditas, 46, 745—752 (1960).
- HULTEN, E., Atlas of the Distribution of Vascular Plants in NW. Europe. Stockholm, 1950.
- JACCARD, H., Catalogue de la Flore valaisanne. Neue Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesellsch. 34, 1—472 (1895).

- JACQUIN, N. J., Enumeratio stirpium plerarumque quae sponte crescunt in agro Vindobonensis, montibusque confinibus. Vindobonae, 1762.
- JAKOWATZ, A., Die Arten der Gattung *Gentiana*. Sect. *Thylacites* REN. und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl., 108 (I), 305—356 (1899).
- KNABEN, G., Chromosome Numbers of Scandinavian Arctic-Alpine Plant Species. I. *Blyttia*, 8, 129—155 (1950).
- KÖHLER, A., Der systematische Wert der Pollenbeschaffenheit bei den Gentianaceen. Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich, 25, 1—73 (1905).
- KRÄHENBÜHL, CH., Répertoire des plantes vasculaires du Jura bernois. Association pour la défense des intérêts du Jura. Commission jurassienne pour la protection de la nature, 1, 205 (1970).
- KRESS, A., Zytotaxonomische Untersuchungen an den Primeln der Sektion *Auricula* PAX. Oesterr. Bot. Z., 110, 53—102 (1963a).
- , Zytotaxonomische Untersuchungen an den *Androsace*-Sippen der Sektion *Aretia* (L.) KOCH. Ber. Bayer. Bot. Gesellsch., 36, 33—39 (1963b).
- KUNZ, H., Ueber *Gentiana Schleicheri* (VACCARI) H. KUNZ comb. nov. Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch., 49, 157—167 (1939).
- , Beitrag zur Revision einiger Gentianen. Verh. Naturf. Gesellsch. Basel, 51 (2), 1—20 (1940).
- , Petite contribution à l'étude de la flore française. Le Monde des Plantes, 339, 1—3 (1963).
- , Ueber *Gentiana rostani* REUTER. Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch., 80, 298—300 (1970).
- KÜPFER, P., Nouvelles prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat., 91, 87—104 (1968).
- , Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. Thèse. Boissiera, 23, 1—322 (1974).
- , A propos de quelques gentianes de la section *Chondrophyllae* BUNGE. Bol. Soc. Brot., 53 (2as.), 537—547 (1980).
- KUSNEZOV, N., Sous-genre *Eugentiana* KUSNEZ. du genre *Gentiana* TOURNEFORT. St-Petersburg, 1894.
- , *Gentiana* TOURNEF. In: ENGLER, A. & PRANTL, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 4 (2), 80—86, Leipzig, 1897.
- LAANE, M. M., Further chromosome studies in Norwegian vascular plants. *Blyttia*, 27, 5—17 (1969).
- LANDOLT, E., Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich, 64, 1—208 (1977).
- LEVAN, A., FREDGA, K. & SANDBERG, A. A., Nomenclature for centrometric portion on chromosomes. *Hereditas*, 52, 201—220 (1964).
- LINK, H. F., Enumeratio plantarum horti regii botanici Berolinensis altera, 1, 258—259. Berlin, 1821.
- LINNÉ, C. VON, Genera Plantarum. Ed. II, 82—83. Paris, 1743.
- , Species Plantarum exhibentes Plantas rite cognitae I, 1, 227—232. Holmiae, 1753.
- , Species Plantarum Ed. 4. 1 (1), 1331—1353. Berolini, 1797.
- LITARDIÈRE, R. DE & MAIRE, R., Contributions à l'étude de la Flore de Grand Atlas. Mém. Soc. Sci. Maroc, 4 (1), 1—32 (1924).
- LÖVE, A., Cytotaxonomical Evaluation of Corresponding Taxa. *Vegetatio*, 5 (6), 212—224 (1954).
- LÖVE, A. & LÖVE, D., Cytotaxonomical conspectus of Icelandic flora. *Acta Horti Gothob.*, 20, 65—291 (1956).
- & —, Chromosome numbers of central and northwest European Plant Species. *Opera Bot.*, 5, 1—581 (1961a).
- & —, Some nomenclatural changes in the European Flora. *Bot. Not.*, 114, 40—41 (1961b).
- & —, The spanish Gentians. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 32 (2), 221—232 (1975).

- LÖVE, D., Cytotaxonomical remarks on the Gentianaceae. *Hereditas*, **39**, 225—235 (1953).
- LOVKA, M., SUSNIK, F., LÖVE, A. & LÖVE, D., In: LÖVE, A. IOPB Chromosome number reports 36. *Taxon*, **21** (2/3), 333—346 (1972).
- MARSHALL VON BIEBERSTEIN, L. B. F., *Flora Taurico-Caucasica exhibens Stirpes Phaenogamas, in chersoneso Taurica et regionibus Caucasiacis sponte crescentes*. I, 197. Charkouiae, 1808.
- MASSIAS, M., CARBONNIER, J. & MOLHO, D., Implications chimiotaxonomiques de la répartition des substances osidiques dans le genre *Gentiana* L. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 3e sér. no 504. *Sci. Phys.-Chim.*, **13**, 41—52 (1977).
- MATTICK, M., Voir TISCHLER. 1950.
- MERXMÜLLER, H., Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. München, 1952.
- MEUSEL, H., JÄGER E., RAUSCHERT, S. & WEINERT, E., Vergleichende Chorologie der zentralenropäischen Flora. Bd. II, 2 vol. Jena, 1978.
- MOENCH, C., *Methodus plantarum horti botanici et agri Marburgensis, a staminum situ describendi*. 428, 449, 482, 514. *Marburgi Cattorum*, 1794.
- MONTSEARAT-RECODER, P. & VILLAR, L., Les communautés à *Festuca scoparia* dans la moitié occidentale des Pyrénées. (Note préliminaire). *Doc. Phytosoc.*, **9** (14), 207—221 (1975).
- MÜLLER, G., Recherches cytotaxonomiques sur les gentianes de la section *Cyclostigma* GAISEB. (Note préliminaire). *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.*, **97**, 249—260 (1974 a).
- , Gentianaceae. In: LÖVE, A., IOPB Chromosome number reports 44. *Taxon* **23** (2/3), 379 (1974 b).
- , Action de l'acide gibbérélique sur la germination des gentianes de la section *Cyclostigma*. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.*, **100**, 121—126 (1977).
- , *Gentiana schleicheri* (VACCARI) H. KUNZ: une espèce nouvelle pour les Pyrénées orientales. *Le Monde des Plantes*, **402**, 1—3 (1980).
- NECKER, N. J., *Elementa botanica, genera genuina, species naturales omnium vegetabilium detectorum* II, 10—12. Neowedae ad Rhenum, 1790.
- NILSSON, S., Pollen morphological studies in the Gentianaceae-Gentianinae. *Grana Palynol.*, **7** (1), 46—145 (1967).
- , Pollen morphological studies in the Gentianaceae. *Acta Univ. Uppsala*, **165**, 1—18 (1970).
- NYRADY, E. I., Die subalpinen Holzgewächse des Fagaraser Gebirges und die Mosaikflora des Bileakessels. *Rev. Roum. Biol. ser. Bot.*, **12** (5), 335—343 (1967).
- OBERDORFER, E., *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete*. 3e Ed. Stuttgart, 1970.
- PETITMENON, M., Sur un *Gentiana* nouveau pour la flore française. *Le Monde des Plantes*, **31**, 7 (1905).
- , Excursions botaniques en Savoie. Août 1902. *Le Monde des Plantes*, **39**, 21—23 (1906).
- PRINGLE, J. S., Hybridization in *Gentiana* (Gentianaceae): A resume of J. T. CURTIS' Studies. *Trans. Wisconsin Acad. Sci.*, **54**, 283—293 (1965).
- PRITCHARD, N. M., Gentianaceae. In: DAVIS, P. H., *Materials for a Flora of Turkey* 34. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, **35** (8), 310—313 (1977).
- , *Gentiana* L. In: DAVIS, P. H., *Flora of Turkey* 6. 183—190. Edinburgh, 1978.
- QUÉZEL, P., Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Mem. Soc. Brot.*, **9**, 5—78 (1953).
- , Peuplement végétal des Hautes Montagnes de l'Afrique du Nord. Thèse. Paris, 1957.
- RÉNÉALM, P., *Specimen Historiae Plantarum*. Paris, 1611.
- RICHARD, J.-L., Première approche de la végétation de l'étage alpin du Val d'Anniviers (Alpes valaisannes, Suisse). *Doc. Phytosoc.*, **9** (14), 223—236 (1975).
- RICHARD, J.-L., BOVAGNON, R. & STRUB, D., La végétation du Vanil Noir et du Vallon des Morteys (Préalpes de la Suisse occidentale). *Bull. Soc. Fribourg. Sci. Nat.*, **66** (1), 1—52 (1977).
- RITTENER, T., Note sur une variété de *Gentiana verna* L. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, **22**, 198—201 (1887).

- RIVAS-MARTINEZ, S., IZCO, I & COSTA, M., Sobre la flora y la vegetación des macizo de Peña Ubiña. Trab. Deb. Bot. y Fis. Veg., 3, 47—123 (1971).
- ROGENHOFFER, E., Variationsstatistische Untersuchung der Blätter von *Gentiana verna* L. und *Gentiana Tergestina* BECK. Oesterr. Bot. Z., 55, 413—421, 468—472 (1905).
- RONNIGER, K., Ueber *Gentiana Burseri* auct. gall. Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, 50, 33—38 (1900).
- , *Gentiana Villarsii* (GRISEB.) und deren Kreuzungen mit *Gentiana lutea* L. Oesterr. Bot. Z., 51, 432—436 (1901).
- , Einige Bemerkungen über *Gentiana Favratii* RITTENER. Magyar Bot. Lapok., 25, 255—261 (1926).
- ROUY, G., FOUCAUD, J., CAMUS, E. G. & BOULAY, N., Flore de France 10. Paris, 1908.
- RUPPIUS, H. B., Flora Ienensis: 21. Francofurti et Lipsiae. 1718.
- SAUVAOE, C. & VINDT, J., Flore du Maroc, Spermatophytes, fasc. 1. Trav. Inst. Sci. Chéri-fien, 4, 1—148 (1952).
- SCHARFETTER, R., Das Pflanzenleben der Ostalpen. Wien, 1938.
- , Biographien von Pflanzensippen. Wien, 1953.
- SCHLEICHER, J. C., Catalogus plantarum in Helvetia cis et transalpina sponte nascentium. Ed. IV emendata et auctior. Camberii, typ. Corrin et Roulin, 1821.
- SCHMIDT, F. W., Kritische Betrachtung der Enzianen. Arch. Bot. (Leipzig), 1, 3-23 (1796).
- SCHOLTE, G., In: LÖVE, A., IOPB Chromosome Number reports 56. Taxon, 26 (2/3), 257—274 (1977).
- SCHROETER, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 1926.
- SCRUR, R., Beiträge zur Kenntnis der Flora von Siebenbürgen. Verh. Mitth. Siebenbürg. Ver. Naturwiss. Hermannstadt, 3 (6), 84—95 (1852).
- , Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Wien, 1866.
- SERVE, L., Recherches comparatives sur quelques groupements végétaux orophiles et leurs relations avec la dynamique périglaciaire dans les Pyrénées-Orientales et la Sierra Nevada. Thèse. Perpignan, 1972.
- SKALINSKA, M., Studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Poloniae, 26 (1), 45—68 (1950).
- , Cytological studies in *Gentiana*-species from the Tatra and Pieniny Mts. Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol., 1, 119—136 (1951).
- SKALINSKA, M. et al., Additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms (Fifth contribution). Acta Soc. Bot. Poloniae, 33 (1), 45—76 (1964).
- SOLTOKOVIC, M., Die perennen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Cyclostigma*. Oesterr. Bot. Z., 51, 161—172, 204—217, 258—266, 304—311 (1901).
- TISCHLER, G., Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Haag, 1950.
- TOURNEFORT, J. P., Institutiones Rei Herbariae. Paris, 1700.
- TROTIEREAU, A. & BOUBY, H., Notes sur quelques plantes intéressantes récoltées en Savoie. Bull. Soc. Bot. France, 108 (87e session extr. en Savoie), 51—53 (1961).
- TUTIN, T. G., *Gentiana* L. In: Flora Europaea Notulae systematicae no 11. J. Linn. Soc. Bot., 64 (1), 378 (1971).
- , Genre *Gentiana*. In: „Flora Europaea“, 3, 59—63. Cambridge, 1972.
- TUTIN, T. G. & PRITCHARD, N. M., Genre *Gentianella*. In: „Flora Europaea“, 3, 63—67. Cambridge, 1972.
- VACCARI, L., Observations sur quelques Gentianes. Bull. Murith. Soc. Valais. Sci. Nat., 36, 238—247 (1911).
- , Note su alcune forme di *Gentiana* del gruppo *verna* L. Nuovo Giorn. Bot. Ital. n. s., 24 (4), 215—244 (1917).
- VERLOT, J. B., Catalogue raisonné des Plantes vasculaires du Dauphiné. Grenoble, 1872.
- VILLARS, D., Prospectus de l'histoire des plantes du Dauphiné. Grenoble, 1779.
- , Histoire des plantes du Dauphiné 2. Grenoble, 1787.
- WETTSTEIN, R. v., Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Section *Endotricha* und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Denkschr. Kaisersl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., 64, 309—382 (1896).

- , Die nordamerikanischen Arten der Gattung *Gentiana*; Sect. *Endotricha*. Oesterr. Bot. Z., 50, 168—173, 189—195, 290—293 (1900).
- ZANGHERI, P., Flora italica. 2 vol. Padova, 1976.
- ZELTNER, L., Recherches de biosystématique sur les genres *Blackstonia* HUDS. et *Centaureium* HILL. Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat., 93, 5—164 (1970).
- ZOLLITSCH, B., Soziologische und ökologische Untersuchungen auf Kalkschiefern in hochalpinen Gebieten Teil I. Die Steinschuttgesellschaften der Alpen unter Berücksichtigung der Gesellschaften auf Kalkschiefern in den mittleren und östlichen Zentralalpen. Ber. Bayer. Bot. Gesellsch., 40, 67—100 (1967/1968). — Teil II. Die Oekologie der alpinen Kalkschieferschuttgesellschaften. Jahrb. Ver. Schutz Alpenfl. Alpentiere, 33, 100—120 (1968).

Adresse de l'auteur: GINO MÜLLER, Musée botanique cantonal, 14 bis, av. de Cour, CH — 1007 Lausanne. Schweiz.

Manuskript eingegangen am 5. 10. 1981.

## Index

## Band 93

- Abies* 232, 235, 284, 301, 310, 311, 371  
*Acacia* 138 ff.  
*Acer* 371 ff., 425, 427, 429  
*Achillea* 77-97, 260, 301, 388 ff., 493, 675, 683, 684  
*Acinos* 271, 683  
*Aconitum* 296, 301  
*Actaea* 277, 301  
*Actinidia* 410, 411, 429, 436  
*Adenophora* 225  
*Adenostylis* 227  
*Adoxa* 245, 253, 255, 301, 374  
*Aechmea* 337  
*Aecidium* 222, 224, 274, 278, 279, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310—311, 312  
*Aegilops* 266, 277  
*Aegopodium* 241, 253, 371 ff.  
*Aerva* 142 ff.  
*Aethusa* 272  
*Ageratum* 61—65  
*Agrimonia* 283, 396  
*Agropyron* 17, 18, 261, 265, 266, 277, 280, 373 ff.  
*Agrostemma* 265  
*Agrostis* 19—20, 261, 277, 290, 296, 370 ff., 669, 693  
*Ajuga* 373 ff.  
*Alangium* 426, 429  
*Alcea* 270  
*Alchemilla* 285, 650, 659, 683  
*Alcurites* 365  
*Aleuritoxylon* 364  
*Alliaria* 375 ff.  
*Allium* 248, 272, 275, 279, 290, 292, 301, 311, 388  
*Alnites* 409  
*Alnus* 235, 236, 381 ff., 408, 409—410, 425, 429, 433  
*Alopecurus* 261, 275, 375 ff.  
*Althaea* 270, 271, 377  
*Amaranthus* 3—4  
*Amblycaryum* 414  
*Amelanchier* 229, 301  
*Amenitotaxus* 427, 429  
*Ammophila* 249, 251, 254  
*Ampelopsis* 418—421, 429, 435  
*Amygdalus* 416  
*Anabasis* 140 ff.  
*Anacamptis* 683  
*Anastrepta* 460  
*Anchusa* 277, 301  
*Andreea* 449 ff.  
*Andropogon* 260  
*Androsace* 650, 659, 669, 675, 683  
*Anemone* 225, 237, 251, 275, 280, 285, 286, 302, 372 ff., 683  
*Anethum* 272  
*Angelica* 241, 254, 256, 271, 278, 302, 380 ff.  
*Anomodon* 469  
*Antennaria* 650, 674, 675, 683, 692, 693  
× *Anthechamomilla* 10  
× *Anthematricaria* 10  
*Anthemis* 10  
*Anthericum* 6  
*Anthoxanthum* 266, 274, 379 ff., 659, 683  
*Anthracothecium* 67—69  
*Anthriscus* 242, 259, 302, 380 ff.  
*Anthyllis* 289, 292, 655, 659, 669, 675, 683, 684  
*Antirrhinum* 262, 254  
*Apera* 261, 395 ff.  
*Aphananthe* 406, 407  
*Apium* 241, 255, 302  
*Aquilegia* 277, 302  
*Arabis* 245, 281, 659, 683, 684  
*Arachnites* 11  
*Arctium* 245, 256, 263, 302, 375 ff.  
*Arctomecon* 190, 206, 208, 209  
*Arenaria* 256, 507, 644, 649, 650, 655, 683, 692  
*Argemone* 155, 187—189, 206, 208, 209  
*Armeria* 290, 292, 302, 644  
*Arnebia* 128  
*Arnica* 682, 675  
*Arrhenatherum* 250, 261, 266, 270, 372 ff.  
*Artemisia* 142 ff., 220, 242, 243, 263, 260, 377 ff., 682, 649, 650, 669, 675  
*Arum* 279, 302  
*Aruncus* 237, 381  
*Arundo* 19, 20  
*Asarum* 255  
*Asparagus* 248, 255, 302, 396  
*Asperula* 251, 252, 276, 302, 371  
*Aspidium* 2  
*Asplenium* 236, 237  
*Aster* 260, 263, 302, 669, 683  
*Astragalus* 128 ff., 289, 294, 298, 387 ff., 637, 650, 669, 683  
*Athamantha* 674  
*Athyrium* 371 ff.  
*Atrichum* 373 ff.  
*Atriplex* 376  
*Atropa* 102, 103, 111, 114, 394  
*Aulacomnium* 466  
*Avena* 249, 262, 266, 277, 675  
*Avenella* 370 ff.  
*Avenula* 249, 275  
*Baccae* 417, 418  
*Balanites* 137 ff.  
*Barbilophozia* 459 ff.  
*Bartsia* 683  
*Beckmannia* 266  
*Bellidiastrum* 658, 659, 683  
*Bellis* 247, 273, 302  
*Berberis* 266, 270, 302, 311  
*Berchemia* 417, 418  
*Berula* 295, 302  
*Beta* 287, 292, 302

- Betonica* 248, 256, 388  
*Botula* 235, 236, 373ff., 410, 425, 429, 433  
*Bischofinum* 363  
*Bidens* 376  
*Blechnum* 236  
*Blumeodendron* 365  
*Bocconia* 155, 156, 174, 178—180, 206, 208  
*Bolboschoenus* 288, 295  
*Borrage* 303  
*Bothriochloa* 259, 556, 579  
*Botrychium* 692, 693  
*Brachypodium* 250, 256, 271, 372ff.  
*Brachythecium* 373  
*Brasenia* 425, 426, 429  
*Bridelioxylon* 363, 364  
*Briza* 21, 266  
*Bromus* 261, 266, 276, 277, 684  
*Browallia* 102, 103, 111, 112  
*Bryum* 446ff., 692  
*Bufo* 715  
*Bupleurum* 241, 256, 303, 669, 683  
*Buxus* 245, 257, 399
- Cacalia* 227  
*Caecoma* 222, 224, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 311  
*Calamagrostis* 19, 20, 249, 254, 261, 276, 371ff.  
*Calamintha* 248, 303  
*Calathiana* 629, 630, 643  
*Calligonum* 140ff.  
*Callitris* 120  
*Calluna* 378ff., 658  
*Calotropis* 142  
*Caltha* 222, 251, 257, 303  
*Calyptospora* 217, 283—285  
*Calystegia* 102, 103, 106, 241, 261, 303, 376ff.  
*Campanula* 225, 245, 257, 394, 590, 655, 669, 669, 683, 684  
*Campylopus* 456ff.  
*Canbya* 189—190, 206, 208, 209  
*Cannabinastrum* 8  
*Cannabis* 312  
*Capillipedium* 556, 579  
*Capparis* 139ff.  
*Caragana* 295  
*Cardamine* 388, 659, 676
- Carduus* 245, 257, 375ff., 683, 684  
*Carex* 5, 13—17, 23—59, 246, 247, 258, 259, 263, 264, 271, 282, 372ff., 581, 582, 590, 637, 641, 644, 660, 655, 658, 659, 669, 674, 676, 683, 684  
*Carlina* 245, 259, 264  
*Carpinus* 236, 359, 373ff.  
*Carpolithus* 414, 418, 419, 424  
*Carum* 303  
*Carya* 426, 426, 427, 429  
*Cassia* 139ff.  
*Catalpa* 119, 121—122, 123  
*Centaurea* 242, 244, 245, 257, 260, 262, 263, 264, 268, 303, 381ff., 641, 684  
*Centaurium* 629  
*Cephaloziella* 446ff.  
*Cerastium* 235, 255, 396, 590, 655, 684, 693, 715  
*Cerasus* 380ff.  
*Ceratodon* 446ff.  
*Cercidiphyllum* 427, 429  
*Cerinth* 303  
*Cetraria* 466, 671  
*Chaenorhinum* 692  
*Chaerophyllum* 222, 241, 242, 255, 259, 303, 375ff.  
*Chamaecytisus* 296  
*Chamaeorchis* 644, 655  
*Chamaespartium* 295  
*Chamomilla* 10  
*Chelidonium* 165, 171—173, 206, 207, 208, 234, 303  
*Chenopodium* 377ff.  
*Chiazospermum* 202  
*Chionanthus* 427, 429  
*Chondrilla* 244, 259, 486, 493, 524, 526, 527, 528  
*Chrysanthemum* 242, 259, 260, 268, 675  
*Chrysomyxa* 218, 220, 222, 224, 306, 307, 316  
*Chrysosplenium* 252, 260  
*Cicerbita* 243, 270, 373ff.  
*Cichorium* 247, 267  
*Cicuta* 240, 260, 303  
*Cinnamomum* 359, 411, 434  
*Circaea* 249, 258, 260, 284, 303, 372ff.  
*Cirsium* 243, 245, 257, 260, 263, 276, 303, 371ff.  
*Citrullus* 128ff., 142ff.
- Cladonia* 447ff.  
*Cleidion* 365  
*Clematis* 303  
*Oleome* 140ff.  
*Clinopodium* 271, 303, 371ff.  
*Cnidium* 241, 254  
*Coeloglossum* 674, 683  
*Coleosporium* 216, 218, 223, 225—227, 312, 316  
*Conium* 241, 261  
*Convallaria* 279, 303, 389ff.  
*Convolvulus* 102, 103, 105, 107, 114, 246, 303, 377ff.  
*Conyza* 377  
*Cordia* 101, 102, 103  
*Coreanomecon* 155, 156, 176, 206, 208, 210  
*Cornicularia* 456ff.  
*Cornus* 376  
*Corydalis* 234, 303  
*Corylus* 373ff.  
*Corynephorus* 266, 384  
*Coscinodon* 446ff.  
*Cotula* 128ff.  
*Crataegus* 229, 303, 376ff., 417  
*Crepis* 243, 244, 262, 268, 270, 303, 486, 490, 493, 498, 524, 526, 527, 528, 655, 670  
*Cronartium* 217, 222, 227, 307, 312, 316  
*Crotalaria* 128ff.  
*Croton* 365  
*Cruciata* 255, 276, 373ff., 493  
*Cryptanthus* 337—339  
*Cucubalus* 388  
*Cumminsia* 218, 219, 223, 227—228, 316  
*Cuscuta* 375ff.  
*Cyclamen* 493  
*Cydonia* 229, 304  
*Cymboseria* 227  
*Cynodontium* 449ff.  
*Cynoglossum* 277, 304  
*Cynosurus* 266  
*Cyphomandra* 102, 103, 111  
*Cyrtosperma* 423  
*Cystopteris* 230  
*Cytisus* 288, 289
- Dactylis* 261, 266, 277, 280, 281, 290, 293, 371ff.  
*Dactylorhiza* 232, 279, 304  
*Daphnogene* 369

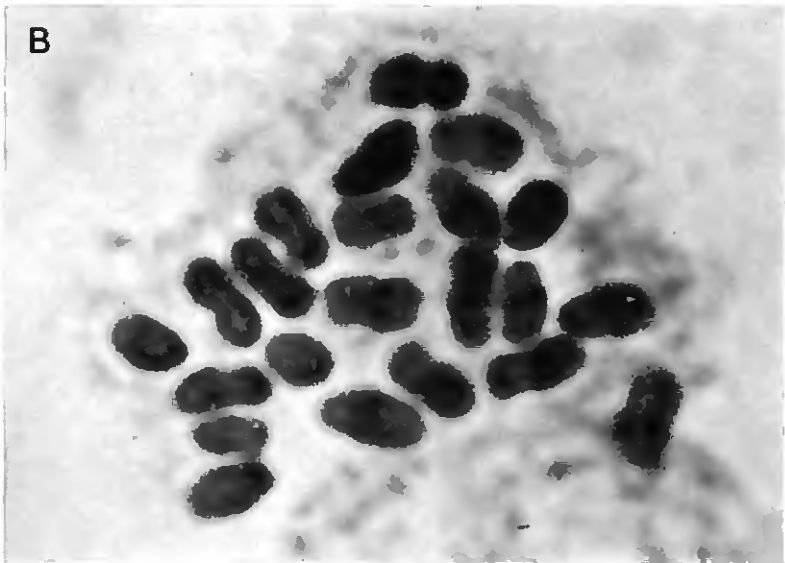
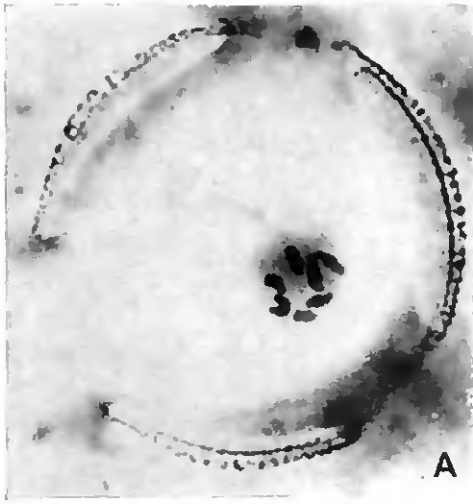
- Datura* 102, 103, 111, 112, 115  
*Daucus* 295  
*Davidia* 415  
*Decodon* 412, 429, 434  
*Delphinium* 19  
*Dendromecon* 155, 156, 182, 183, 186—187, 206  
*Dentaria* 245, 262, 373 ff.  
*Deschampsia* 250, 261, 266, 270, 290, 292, 370 ff.  
*Dianthus* 255, 287, 293, 644, 684  
*Dicentra* 205  
*Dichanthium* 556, 579  
*Diclidocarya* 412  
*Dicranella* 373, 459 ff.  
*Dicranodontium* 460 ff.  
*Dicranostigma* 155, 162, 164, 166—168, 205, 206, 207, 208  
*Dicranoweisia* 456 ff.  
*Dicranum* 451 ff.  
*Digitalis* 371 ff.  
*Diplophyllum* 458 ff.  
*Diploschistes* 463  
*Dipsacus* 9—10  
*Dolichandrone* 122  
*Dolichos* 296  
*Doronicum* 267, 372 ff., 669  
*Draba* 507, 649, 650, 669, 670, 675  
*Drepanocladus* 463 ff.  
*Dryas* 637, 644, 655, 683  
*Dryopteris* 2—3, 237, 371 ff., 600  
*Dryoxylon* 363  
*Dubyaea* 523, 524, 525, 526, 627, 528  
  
*Echeveria* 228  
*Echinaria* 262, 266  
*Echinops* 245, 264  
*Echium* 277, 304  
*Ehretia* 100, 101, 102, 103, 114  
*Elymus* 17, 18—19, 372  
*Elyna* 655, 669  
*Elytrigia* 17—18  
*Emilia* 227  
*Empetrum* 224  
*Endophyllum* 219, 222, 224, 228, 308, 316  
*Engelhardia* 427, 429  
*Eomastixia* 416, 429, 434  
*Eomecon* 155, 166, 169, 170—171, 206, 207  
  
*Eotraps* 352  
*Ephedra* 140 ff.  
*Epilobium* 249, 265, 275, 283, 284, 304, 370 ff.  
*Epipactis* 11  
*Epipremnum* 423—424, 425, 429, 435  
*Equisetum* 370 ff., 658  
*Eragrostis* 20—22  
*Erechtites* 227  
*Erica* 312, 641  
*Ericala* 676  
*Ericoila* 636, 638, 643  
*Erigeron* 650, 669, 674  
*Eriophorum* 247, 265, 658, 663  
*Eschscholzia* 155, 179, 180—184, 186, 205, 206, 208  
*Euonymus* 232, 304, 376  
*Eupatorium* 373 ff.  
*Euphorbia* 230, 233, 234, 288, 295, 298, 299, 300, 304, 310, 377 ff.  
*Euphorbioxylon* 363  
*Euphrasia* 225, 226, 649, 650, 669, 676, 683, 684, 692, 693  
*Eurya* 425, 426, 429  
*Evolvulus* 102, 103, 106, 107  
  
*Fabaria* 526  
*Fagonia* 128 ff., 142 ff.  
*Fagus* 373 ff.  
*Falcaria* 241, 280, 304, 396  
*Fallopia* 251, 275, 375 ff.  
*Festuca* 17, 249, 261, 262, 265, 281, 290, 293, 372 ff., 590, 649, 650, 659, 669, 675, 683, 684, 692  
× *Festulolium* 17  
*Ficus* 407, 429, 434  
*Filipendula* 286, 375 ff.  
*Firmiana* 427, 429  
*Forsskalea* 128 ff.  
*Fragaria* 238, 371 ff., 648  
*Francoeuria* 142 ff.  
*Frangula* 261, 304, 378 ff., 427, 429  
*Fraginus* 371 ff.  
*Fritillaria* 304  
*Frommea* 218, 223, 228, 307, 316  
*Frullania* 446 ff.  
  
*Gagea* 10, 290, 291, 294, 693  
*Galanthus* 304  
*Galeobdolon* 7—9, 371 ff.  
  
*Galeopsis* 7, 8, 82, 372 ff.  
*Galium* 5, 251, 252, 263, 265, 276, 283, 284, 304, 371 ff., 493, 644, 658, 669, 675, 683, 684, 693  
*Ganitrocera* 416  
*Genista* 289, 295  
*Gentiana* 247, 265, 304, 372 ff., 625—722  
*Gentianella* 265, 304, 628, 629, 636, 669, 684, 703, 704  
*Geranium* 247, 275, 290, 294, 304, 311, 375 ff., 659, 683  
*Geum* 376 ff.  
*Girouneria* 406—407, 408, 426, 429, 434  
*Glaucium* 155, 161—166, 167, 168, 171, 204, 205, 206, 207, 208  
*Glaux* 295, 305  
*Glechoma* 248, 265, 373 ff.  
*Gleditsia* 359  
*Globularia* 650, 683, 684  
*Glyceria* 261  
*Glycyrrhiza* 377  
*Glyptostrobos* 359, 424, 425, 429  
*Gnaphalium* 394, 659, 692, 693  
*Godetia* 284  
*Grimmia* 445 ff.  
*Guazuma* 119, 120—121, 122, 123  
*Gymnadenia* 232, 279, 683  
*Gymnocarpium* 229, 230, 372 ff.  
*Gymnocolea* 459  
*Gymnoconia* 218, 311  
*Gymnomitrium* 461 ff.  
*Gymnosporangium* 216, 219, 220, 223, 228—229, 301, 303, 306, 307, 309, 316  
*Gypsophila* 142 ff., 246, 255, 655  
  
*Hammada* 128 ff.  
*Haynaldotrichum* 277  
*Hedera* 427, 429  
*Hedraeanthus* 225  
*Hedwigia* 446 ff.  
*Hedysarum* 669  
*Helianthemum* 641, 644, 655, 669, 683, 684  
*Helianthus* 242, 267, 305  
*Helictotrichum* 262, 650

- Heliotropium* 101, 102, 103, 114  
*Hemitrapa* 351—358  
*Hepatica* 277, 305  
*Heracleum* 241, 267, 305, 373 ff.  
*Herniaria* 255  
*Hesperomecon* 161, 204, 206  
*Heveoxylon* 364  
*Hewittia* 102, 103, 104, 107, 114  
*Hieracium* 244, 267, 381 ff., 557, 601, 674, 675, 683, 684  
*Hierochloa* 277  
*Hippion* 628, 629, 636, 638, 643, 651, 676  
*Hippocrepis* 683  
*Hippophaë* 417, 418  
*Hippuris* 295, 305  
*Holcus* 251, 262, 268, 372 ff.  
*Holosteum* 256  
*Homalothecium* 447  
*Homogyne* 242, 261, 658, 659, 683  
*Hordelymus* 266, 281  
*Hordeum* 250, 251, 266, 268, 281  
*Humulus* 375 ff.  
*Hunnemannia* 155, 182, 183, 184—186, 187, 206  
*Hutchinsia* 659, 669, 692  
*Hyalopsora* 215, 216, 217, 223, 229—230, 316  
*Hygrohypnidium* 429  
*Hylomecon* 155, 172, 173—175, 176, 206, 207, 208  
*Hyoscyamus* 102, 103, 111  
*Hypocotum* 155, 184, 200, 202—204, 205, 206  
*Hypericum* 234, 305, 312, 371 ff.  
*Hyphaene* 140 ff.  
*Hypnum* 446 ff.  
*Hypochoeris* 244, 268, 625, 673  
*Hypogymnia* 463  
  
*Ilex* 399  
*Impatiens* 245, 255, 269, 372 ff.  
*Inula* 225, 226  
*Ipomoea* 102, 103, 104, 106, 108, 109  
*Iris* 247, 268, 375 ff.  
*Ixeris* 524, 526, 528, 667  
  
*Jacaranda* 122, 123  
*Jacquemontia* 102, 103, 106  
*Jasione* 650, 692, 693  
*Juncus* 13, 247, 269, 290, 295, 370 ff., 658, 675, 684  
*Juniperus* 228, 229, 683  
  
*Kiaeria* 453 ff.  
*Kigelia* 122  
*Kitabelia* 271  
*Kleinia* 227  
*Knautia* 395 ff., 493  
*Koeleria* 250, 269, 650  
*Kohlrausehia* 293  
*Kuehneola* 218, 223, 230, 316  
*Kunkelia* 311  
  
*Laburnum* 289, 295  
*Lactuca* 243, 264, 270, 272, 305, 486, 493, 624, 526, 528  
*Lallemantia* 265  
*Lamarckia* 266, 270  
*Lomiastrum* 7, 8  
*Lamium* 376 ff.  
*Lapsana* 243, 244, 264, 267, 305, 377 ff.  
*Larix* 305, 311  
*Lasallia* 466  
*Lastrea* 1, 2  
*Lathyrus* 288, 289, 296, 300, 306, 376 ff., 684  
*Launaea* 128 ff., 524, 526  
*Lavateria* 271  
*Ledum* 224  
*Lembotropis* 295, 296  
*Lens* 300  
*Leontodon* 267, 524, 526, 659, 674, 684, 692, 693  
*Leontopodium* 641  
*Lepidium* 693  
*Lepidozia* 463  
*Lepraria* 446 ff.  
*Leptadenia* 145  
*Leptodontium* 466 ff.  
*Lepturus* 262  
*Leucanthemum* 305, 683  
*Leucobryum* 465 ff.  
*Leucodon* 447 ff.  
*Leucojum* 279  
*Leucotellium* 218, 223, 230, 316  
*Leymus* 18, 266, 266  
*Libanotis* 269  
*Libocedrites* 429  
*Ligularia* 225  
  
*Ligusticum* 650, 658, 659, 669, 676  
*Lilium* 291, 305  
*Limnanthemum* 279, 305  
*Limonium* 140 ff., 290, 295  
*Linaria* 142 ff., 371 ff., 649  
*Linum* 231, 234  
*Liquidambar* 427, 429  
*Listera* 279, 305  
*Lithospermum* 305  
*Litsea* 426, 429  
*Loasa* 305, 310  
*Loiseleuria* 644  
*Lolium* 251, 262, 266, 268, 274  
*Lonicera* 266, 305, 372 ff.  
*Lophantus* 248  
*Lophocolea* 463  
*Lophozia* 458 ff.  
*Lotononis* 128 ff., 142 ff.  
*Lotus* 289, 299, 674, 675, 683, 684, 692, 693  
*Lunaria* 373 ff.  
*Lupinus* 289, 292, 296  
*Luzula* 247, 269, 273, 371 ff., 669, 676, 683, 692, 693  
*Lychnis* 287, 377  
*Lycium* 104, 105, 115, 142  
*Lycopersicon* 104, 105, 111  
*Lycopodium* 573  
*Lycopus* 375 ff.  
*Lysimachia* 258, 305, 373 ff.  
*Lythrum* 6, 352, 375 ff.  
  
*Macleaya* 165, 171, 174, 176—177, 178, 206, 208  
*Macrorrhynchus* 262  
*Madotheca* 452  
*Magnolia* 426, 427, 429  
*Makonia* 227, 266, 305  
*Majanthemum* 279, 305, 372 ff.  
*Mallotoxylon* 363, 364—366, 367  
*Mallotus* 365  
*Malus* 223, 229, 237, 306, 379  
*Malva* 128 ff., 248, 270, 271  
*Mareya* 365  
*Marsupella* 468 ff.  
*Mastixia* 416, 427, 429  
*Matricaria* 376  
*Matteuccia* 286  
*Meconella* 155, 156, 167, 160—161, 204, 206

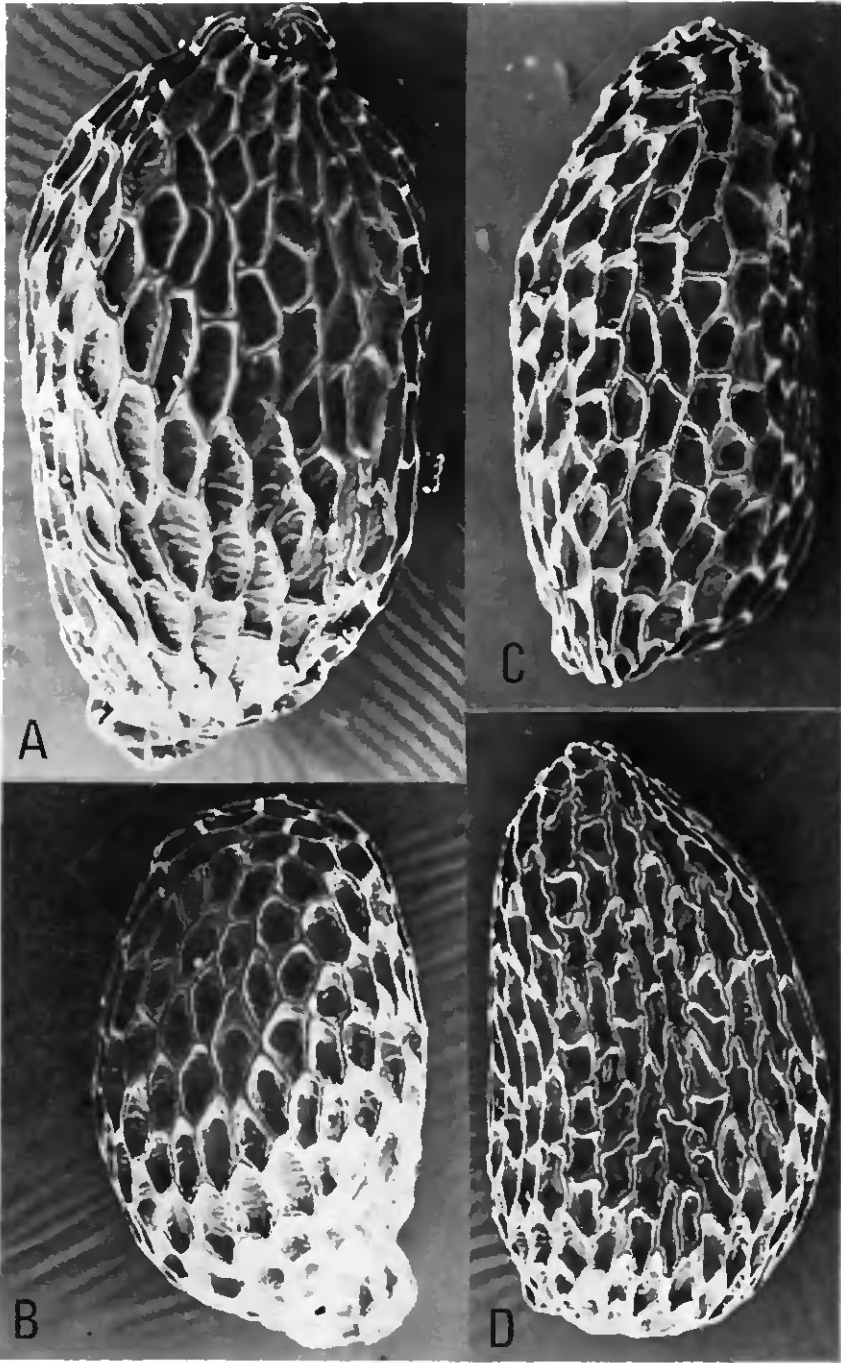
- Meconopsis* 155, 157, 188,  
191—193, 194, 206, 208,  
209  
*Medicago* 4—6, 289, 299,  
684  
*Melampsora* 217, 223, 230  
—235, 301, 303, 304, 305,  
306, 307, 308, 311, 316  
*Melampsorella* 216, 217,  
222, 235, 301, 316  
*Melampsoridium* 216, 217,  
222, 235—236, 305, 316  
*Melampyrum* 225, 226, 306,  
388  
*Melandrium* 3  
*Melica* 249, 271, 373 ff.  
*Meliosma* 429  
*Mentha* 72, 248, 271, 306,  
380 ff.  
*Menyanthes* 429  
*Mercurialis* 234, 306, 371 ff.  
*Mercendera* 684  
*Merremia* 102, 103, 107  
*Mespilus* 306  
*Micum* 237, 256, 373 ff., 693  
*Milesia* 215, 216, 217, 220,  
223, 236—237, 316  
*Milium* 250, 262, 372 ff.  
*Minuartia* 255, 649, 650,  
658, 669, 675  
*Miyagia* 219, 223  
*Mneme* 429  
*Mnium* 391  
*Moehringia* 255, 372 ff.  
*Molinia* 250, 262, 272,  
382 ff.  
*Moneses* 284  
*Monstera* 423  
*Morettia* 128 ff.  
*Morus* 407—409, 429, 434  
*Muscari* 290, 296  
*Mycelis* 243, 254, 270, 306,  
372 ff.  
*Myosotis* 306, 377, 644, 660,  
659, 669, 683  
*Myosoton* 235, 255, 381 ff.  
*Myrica* 398  
*Myrrhis* 242, 259, 306  
  
*Narcissus* 240, 269  
*Nardus* 692, 693  
*Neckera* 469  
*Neoregelia* 339—341  
*Nepeta* 71—76  
*Nephrodium* 2  
*Nicandra* 104, 105, 111  
  
*Nicotiana* 100, 104, 105,  
114, 116, 116  
*Nigritella* 683  
*Noccaea* 281  
*Nonnea* 306  
*Nothofagus* 123  
*Nyssa* 359, 414—416, 417,  
418, 425, 427, 429, 435  
*Nyssospora* 218, 220, 223,  
237, 316  
  
*Ochopsora* 217, 218, 223,  
237, 302, 316  
*Odontides* 225, 226  
*Oenanthe* 295, 306  
*Oncidium* 312  
*Onobrychis* 289, 296  
*Ononis* 289, 296  
*Onosma* 716  
*Ophrys* 11—13  
*Orchis* 11, 12, 232, 279, 306,  
658  
*Oreopteris* 1  
*Origanum* 72, 248, 271, 278,  
280, 306, 388  
*Ornithogalum* 10—11, 248,  
268, 269, 290, 306  
*Orobanche* 6  
*Orthantha* 225, 226  
*Orthilia* 224, 284  
*Orthodicranum* 460  
*Orthodontium* 466  
*Orthotrichum* 447 ff.  
*Oxalis* 306, 372 ff.  
*Oxycoccus* 285  
*Oxytropis* 298, 644, 649,  
650, 655, 669, 683  
  
*Padus* 283, 376 ff.  
*Paeonia* 227  
*Palaeonyssa* 414, 415  
*Panicum* 140 ff.  
*Papaver* 155, 157, 194, 195,  
197—202, 206, 208, 209,  
493, 581, 582, 590  
*Paraleucobryum* 457 ff.  
*Paraphyllanthoxylon* 363,  
364  
*Paris* 279, 306  
*Parmelia* 446 ff.  
*Parnassia* 259, 306, 663,  
684  
*Parthenium* 487—441, 558  
*Parthenocissus* 420, 421, 429,  
435  
*Pastinaca* 295, 306  
  
*Pedicularis* 258, 306, 582,  
644, 655, 659, 669, 670,  
683  
*Pelargonium* 247, 273  
*Peltandra* 306, 310  
*Pergularia* 139 ff.  
*Peridermium* 222, 224, 307,  
312  
*Petasites* 225, 226, 227, 274,  
306, 373  
*Petrocallis* 669  
*Petroselinum* 241, 272  
*Petunia* 104, 105, 111  
*Peucedanum* 240, 241, 254,  
273, 398  
*Phaca* 683  
*Phacelia* 101, 102, 103, 114  
*Phalaris* 250, 262, 280,  
373 ff.  
*Phaseolus* 288, 297, 306  
*Phegopteris* 286  
*Phleum* 266, 396, 669, 683  
*Phlox* 114  
*Phoenix* 140 ff.  
*Phragmidium* 216, 218, 224,  
228, 237—240, 307, 308,  
316  
*Phragmites* 20, 249, 250,  
270, 274, 375 ff.  
*Physalis* 100, 104, 105, 111,  
112, 114, 116  
*Physcia* 446 ff.  
*Phyteuma* 225, 287, 296,  
649, 650, 655, 670, 683  
*Picea* 224, 225, 283, 306,  
371 ff.  
*Picris* 267  
*Pimpinella* 241, 274, 307,  
388, 684  
*Pinguicula* 644, 658, 663  
*Pinus* 227, 234, 307, 312,  
353, 429, 683  
*Piranheoxylon* 364  
*Pisum* 288, 289, 296, 307  
*Pitcairnia* 347  
*Plagiothecium* 460 ff.  
*Plantago* 6—7, 128 ff., 659,  
683, 684, 692, 663  
*Platanthera* 232, 280  
*Platismatia* 454 ff.  
*Platygyrium* 447 ff.  
*Platystemon* 155, 156—160,  
161, 170, 191, 194, 204,  
206, 207  
*Platystigma* 160  
*Pleurozium* 466

- Poa* 20, 21, 250, 262, 266, 274, 290, 296, 371 ff., 581, 600, 649, 650, 655, 669, 669, 674, 675, 683, 684, 692  
*Podospermum* 243, 244, 274, 307  
*Pogonatum* 466  
*Pohlia* 373 ff., 451 ff.  
*Polygala* 683  
*Polygonatum* 280, 307, 371 ff.  
*Polygonum* 251, 256, 271, 275, 291, 296, 307, 382, 650, 665, 658, 659, 669, 674, 675, 683  
*Polypodium* 1, 2, 3, 236, 346  
*Polystichum* 394  
*Polytrichum* 373 ff., 446 ff.  
*Populus* 231, 232, 234, 235, 359, 373 ff.  
*Potentilla* 228, 237, 238, 239, 307, 377 ff., 600, 644, 660, 655, 669, 675, 683, 684  
*Prenanthes* 243, 270, 307, 371 ff., 526  
*Primula* 251, 275, 291, 292, 307, 659, 663, 669, 684  
*Prunella* 272, 307  
*Pruninium* 120  
*Prunus* 230, 283, 285, 286, 388 ff., 429  
*Pseudolysimachium* 252, 282, 375 ff.  
*Pteridium* 2, 3, 379 ff.  
*Pteridophyllum* 205  
*Pterogonium* 453  
*Ptilidium* 451 ff.  
*Ptychomitrium* 448 ff.  
*Puccinia* 216, 219, 220, 223, 230, 240—283, 285, 286, 292, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 316, 317  
*Pucciniastrum* 216, 217, 223, 230, 283—285, 301, 307, 311, 312, 317  
*Pulicaria* 127 ff., 140 ff., 295, 307  
*Pulmonaria* 307, 374  
*Pulsatilla* 225, 226, 251, 275, 285, 659, 674, 676, 683  
*Putranjivoxydon* 363  
*Pyrola* 224, 284  
*Pyrus* 229, 307, 389  
*Quamoclit* 102, 103, 105, 110  
*Quercus* 373 ff.  
*Ramalina* 447  
*Ramischia* 284  
*Ranunculus* 290, 293, 296, 298, 307, 310, 373 ff., 660, 658, 659, 669, 674, 675, 683, 692, 693  
*Retinomastixia* 416, 427, 429  
*Rhabdoweisia* 463  
*Rhacomitrium* 446 ff.  
*Rhamnus* 261, 262, 307, 396  
*Rhaphidophora* 423  
*Rheum* 273, 274, 308  
*Rhinanthus* 226, 226  
*Rhododendron* 224, 225, 581, 655  
*Rhytidiadelphus* 374 ff.  
*Ribes* 227, 252, 277, 308, 311, 382 ff.  
*Ricinus* 365  
*Rivea* 102, 103, 107  
*Roegneria* 18  
*Roemeria* 155, 194—197, 206, 208, 209  
*Roestelia* 229, 303, 304  
*Romneya* 190—191, 206, 209  
*Rosa* 237, 238, 239, 308, 381 ff.  
*Rubus* 4, 230, 237, 238, 239, 240, 290, 308, 311, 369—403, 411—412, 429, 435  
*Rumex* 5, 128 ff., 251, 253, 273, 274, 291, 298, 308, 372 ff., 659, 693  
*Sagina* 285, 693  
*Salicornia* 287, 298, 308  
*Salix* 231, 232, 233, 234, 235, 308, 371 ff., 649, 650, 658, 659, 669, 670, 674, 683  
*Salpiglossis* 100, 104, 105, 112  
*Salsola* 128 ff., 142 ff.  
*Salvia* 72, 248, 272, 280, 308, 372 ff.  
*Sambucus* 371 ff.  
*Sanguinaria* 156, 166, 168—170, 171, 204, 206, 207  
*Sanguisorba* 237, 238, 239, 300, 301, 308, 377  
*Sanicula* 241, 278, 308  
*Sapindoidea* 429  
*Saponaria* 255  
*Sarothamnus* 296, 378 ff.  
*Sassafras* 425, 426, 429  
*Satureja* 248, 271, 308  
*Saussurea* 655  
*Saxifraga* 232, 235, 262, 278, 308, 644, 649, 660, 655, 659, 664, 670, 683, 693  
*Scabiosa* 658, 659, 683  
*Scapania* 460  
*Schistidium* 447 ff.  
*Schizanthus* 104, 105, 112  
*Schowwia* 127 ff., 142 ff.  
*Schroeteriaster* 219  
*Scilla* 290  
*Scirpus* 247, 279  
*Scleropodium* 382  
*Scolochloa* 262  
*Scorzonera* 243, 244, 267, 308  
*Scrophularia* 291, 298, 308, 372 ff.  
*Secale* 266, 277, 281  
*Seciregoxylon* 364  
*Sedum* 269, 308, 650, 675, 692  
*Selaginella* 658, 659, 674, 683  
*Selinum* 241, 264, 256  
*Sempervivum* 228, 308, 650, 675  
*Senecio* 225, 226, 227, 242, 263, 265, 279, 308, 371 ff., 675, 683  
*Sequoia* 429  
*Serratula* 245, 263, 281, 308  
*Seseli* 241, 272, 273  
*Sesleria* 266, 641, 655, 668, 669, 670, 674, 683  
*Sherardia* 284  
*Sibbaldia* 659, 692, 693  
*Sieblingia* 379  
*Sieversia* 675  
*Silaum* 241, 254  
*Silene* 3, 246, 255, 256, 287, 292, 294, 300, 309, 310, 373 ff., 649, 650, 659, 675  
*Silybium* 257  
*Sium* 295, 296, 309  
*Solanum* 104, 105, 112, 114, 116, 375 ff.  
*Soldanella* 658, 659, 683  
*Solidago* 242, 282, 287, 299, 373 ff.  
*Sonchus* 223, 225, 227, 247, 269, 309, 376  
*Sorbus* 229, 237, 309, 373 ff.

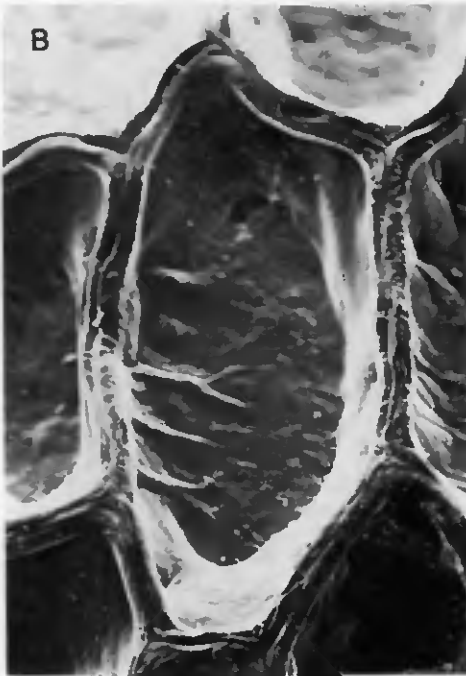
- Soro-seris* 523, 524, 528  
*Specularia* 225, 287  
*Spergula* 255, 299  
*Spergularia* 693  
*Sphenolobus* 458 ff.  
*Spirematospermum* 429  
*Sporobolus* 140 ff.  
*Stachys* 248, 280, 282, 372 ff.  
*Stellaria* 5, 235, 246, 255, 372 ff.  
*Stereocaulon* 459 ff.  
*Stipa* 250, 280  
*Stratiotes* 418, 425, 429  
*Stylomecon* 155, 156, 188, 191, 193—194, 206, 209  
*Stylophorum* 155, 174, 175—176, 206, 207, 210  
*Styrax* 429  
*Suaeda* 288, 292, 309  
*Sweetia* 281  
*Swida* 413—414, 429, 434  
*Symphytum* 235, 274, 309, 375 ff.  
*Symplocos* 418, 426, 429  
*Syntrichia* 447 ff.  
  
*Tamarix* 140 ff.  
*Tanacetum* 242, 243, 255, 277, 281, 309, 381 ff., 649, 650, 659  
*Parasacum* 243, 244, 263, 267, 281, 309, 377 ff., 481—624, 650  
*Telekia* 394  
*Tetractinis* 429  
*Teucrium* 248, 254, 261, 378  
*Thalictrum* 285, 286, 309, 311, 377, 684  
*Thecopsisora* 217, 283—285  
*Thelycrania* 412  
*Thelypteris* 1, 2  
*Thesium* 220, 273, 283, 309, 683  
*Thlaspi* 245, 281, 655  
*Thymus* 248, 278, 280, 309, 650, 669, 675, 683  
  
*Pilia* 373 ff., 410—411, 434  
*Pofieldia* 658, 663  
*Torilis* 377 ff.  
*Tortella* 447 ff.  
*Trachispora* 218, 223, 285, 317  
*Tragopogon* 243, 256, 268, 309  
*Tranzschelia* 218, 220, 223, 285—286, 302, 317  
*Trapa* 352, 353, 355, 356, 357, 360  
*Trapella* 352  
*Trema* 429  
*Trentepohlia* 67, 68, 69  
*Trewia* 365  
*Tribulus* 128 ff.  
*Trichodesma* 128 ff., 140 ff.  
*Trichophorum* 663  
*Trientalis* 309  
*Trifolium* 288, 289, 293, 296, 299, 309, 310, 388 ff., 659, 683, 684, 692, 693  
*Triphragmiopsis* 220  
*Triphragmium* 218, 220, 223, 237, 286, 317  
*Trisetum* 262, 268, 641  
*Triticale* 266  
*Triticum* 17, 19, 22, 266, 277, 281  
*Tritomaria* 458 ff.  
*Trollius* 310, 659  
*Tussilago* 225, 227, 274, 310, 386 ff.  
  
*Ulmus* 359, 376 ff.  
*Ulota* 475  
*Umbilicaria* 450 ff.  
*Uredinopsis* 215, 216, 220, 223, 286, 317  
*Uredo* 231, 250, 253, 274, 284, 292, 305, 306, 307, 308, 309, 312  
  
*Uromyces* 216, 219, 220, 223, 272, 285, 287—300, 301, 310, 317  
*Uropyxis* 227  
*Urtica* 258, 310, 371 ff.  
  
*Vaccinium* 283, 284, 285, 372 ff., 675, 683, 692, 693  
*Valeriana* 252, 261, 291, 300, 310  
*Verbascum* 291, 300, 388  
*Veronica* 252, 281, 372 ff., 659, 669, 674, 683, 692  
*Viburnum* 381  
*Vicia* 288, 293, 300, 310, 376 ff.  
*Vilfa* 19, 20  
*Vinca* 394  
*Vincetoxicum* 227  
*Viola* 5, 252, 265, 282, 310, 372 ff., 658, 683  
*Viscum* 359  
*Vitis* 418, 420, 421—423, 429, 434  
*Vriesea* 348, 349  
*Vulpia* 251, 268  
  
*Weisia* 454  
*Wendelbou* 531, 551  
  
*Xanodochnus* 218, 224, 228, 300—301, 308  
  
*Youngia* 524, 526, 527, 528  
  
*Zea* 250, 280  
*Zilla* 127 ff., 140 ff.  
*Zizyphus* 417—418, 420, 426, 429, 435  
*Zygophyllum* 128 ff., 140 ff.



A *G. nivalis*. Val Ferret. Mitose pollinique ( $\times 700$ ). — B *G. utriculosa*. Vichère. Mitose somatique d'ovaire ( $\times 2000$ ). — C *G. schleicheri*. Iseran. Mitose somatique d'ovaire ( $\times 2000$ )



Graines vues au microscope électronique à balayage (photos K. L. HUYNH) ( $\times 110$ ): A *G. orbicularis*; B *G. brachyphylla*; C *G. verna*; D *G. tergestina*



Détails de la testa de graines vues au microscope électronique à balayage (photos K. L. HUYSEN): A *G. orbicularis* (× 330); B *G. brachyphylla* (× 650); C *G. verna* (× 650)