

Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en France et dans les régions limitrophes (*)

par François FELBER

Institut de Botanique, Laboratoire de Phanérogamie, Chantemerle 22, 2000 Neuchâtel, Suisse

Résumé.— Cette étude est basée sur les données rapportées dans la littérature ainsi que sur quelque 70 résultats de l'auteur. *A. alpinum* diploïde occupe les sommets de la Forêt Noire, des Vosges, du Jura central et de la majeure partie des Alpes. *A. alpinum* tétraploïde, connu avant notre étude dans deux stations seulement, offre une aire relativement étendue puisqu'il remplace le diploïde dans le Jura méridional, sur la frange nord-ouest des Alpes et dans le Massif Central. La présence d'*A. odoratum* diploïde est signalée pour la première fois en France, dans le massif de l'Estérel (Var). *A. odoratum* tétraploïde est largement distribué à basse et moyenne altitude. Dans les Pyrénées, ce cytodème atteint en outre des altitudes élevées.

A. alpinum diploïde a vraisemblablement subsisté sur les nunataks alpiens pendant les glaciations quaternaires, période au cours de laquelle il a donné naissance sur la marge occidentale des glaciers alpiens à *A. alpinum* tétraploïde. *A. alpinum* diploïde et *A. alpinum* tétraploïde offrent des aires contiguës et complémentaires. Ils manifestent une pseudovicariance de type oriental-occidental. En raison de leurs exigences plus thermophiles, les deux cytodèmes d'*A. odoratum* s. lat. ont vu leurs aires se réduire considérablement au pléniglaciaire. Toutefois, *A. odoratum* diploïde a pu se maintenir dans la partie méridionale de la France et en Italie, alors que le tétraploïde s'est trouvé confiné dans l'ensemble des stations basses et chaudes de notre région comme, par exemple, la Péninsule Ibérique ou la France occidentale. La présence actuelle d'*A. odoratum* tétraploïde sur la majeure partie du territoire étudié serait donc d'origine postglaciaire.

Summary.— This study is based on facts reported in literature as well as on about 70 of the author's own results. Diploid *A. alpinum* is to be found on the summits of the Black Forest, of the Vosges, of the Central Jura and of the major part of the Alps. Tetraploid *A. alpinum*, known before our study only in two stations, is relatively widely distributed since it replaces the diploid form in the Southern Jura, in the Northwestern fringe of the Alps and in the Massif Central. Diploid *A. odoratum* is reported for the first time in France, in the Estérel Massif (Var). *A. odoratum* is widely distributed at low and medium altitudes. Moreover, this cytotype reaches high altitudes in the Pyrenees.

Diploid *A. alpinum* probably subsisted on Alps nunataks during the Quaternary glaciations, period during which it produced tetraploid *A. alpinum* on the western margin of the Alp glaciers. Tetraploid and diploid *A. alpinum* show contiguous and complementary ranges. They express a pseudovicariation of the east/western type. Because of their requirements that are more thermophilic, both *A. odoratum* s. lat. cytotypes had a shrinking range during the glacial epoch. However, diploid *A. odoratum* maintained itself in the southern part of France and in Italy, whereas the tetraploid form found itself confined in the low and warm stations of the studied area, as for example the Iberian Peninsula or Western France. The actual presence of tetraploid *A. odoratum* on most of

(*) Manuscrit reçu le 22 septembre 1987 ; accepté le 4 novembre 1987.

the studied area would therefore have a postglacial origin.

Key words : *Anthoxanthum*, phytogeography, karyology, France.

*
* *

INTRODUCTION

Jusqu'en 1970, deux cytodèmes étaient connus au sein de l'espèce collective *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. : un taxon tétraploïde ($2n = 20$), *A. odoratum* s. str., dont la première détermination cytologique est rapportée par Kattermann (1931), ainsi qu'un taxon diploïde ($2n = 10$) découvert par Oestergeren (1942), élevé plus tard au rang d'espèce, *A. alpinum*, par A. and D. Löve (1948).

Grâce au travail de Teppner (1970), quatre cytodèmes sont actuellement connus chez *A. odoratum* s. lat. : *A. alpinum* diploïde ($2n = 10$) et tétraploïde ($2n = 20$) d'une part, *A. odoratum* diploïde ($2n = 10$) et tétraploïde ($2n = 20$) d'autre part. Chaque taxon est caractérisé par sa valence chromosomique et la morphologie de ses chromosomes à constriction secondaire.

Dans ce travail, nous nous proposons d'établir la distribution des cytodèmes d'*A. odoratum* s. lat. pour la France (à l'exclusion de la Corse), la Forêt Noire, la moitié occidentale de la Suisse, les provinces italiennes limitrophes de la France, ainsi que les Pyrénées espagnoles.

De nombreux comptages chromosomiques concernent cette dition. Ainsi, *A. alpinum* diploïde est connu en Forêt Noire (Bogenrieder et Stietenron, 1985), dans les Vosges (Dersch, 1974), dans le Jura central (Felber, 1986) et dans la majeure partie des Alpes (Böcher, 1961 ; Favarger, 1962 ; Borril, 1963 ; Jones, 1964 ; Hedberg, 1969 et 1970 ; Teppner, 1970 ; Ritter, 1974 ; Scholte, 1977 ; Grossetête, 1982 ; Felber, 1986). En outre, sur la base de leurs résultats non publiés, A. et D. Löve (1968) signalent ce cytodème dans les Pyrénées, mais ne donnent pas de stations précises.

Avant nos recherches, *A. alpinum* tétraploïde n'était recensé que dans deux localités : une station subalpine de la région de Morgins (Hedberg, 1970) et une station d'altitude du Massif Central (Teppner, 1970). Or, il s'est avéré que ce taxon offrait une distribution plus large et qu'il remplaçait le diploïde dans le Jura méridional et sur la frange nord-ouest des Alpes suisses (Felber, 1986).

A. odoratum diploïde n'a jamais été signalé sur le territoire étudié. Ce cytodème est en effet distribué plus à l'est, en Italie et dans les Balkans, où il occupe les régions basses (Teppner, 1970).

En revanche, *A. odoratum* tétraploïde est largement répandu dans notre dition à basse et moyenne altitude (Guinochet, 1942-1943 ; Böcher, 1961 ; Favarger, 1962 ; Hedberg, 1969 et 1970 ; Küpfer, 1974 ; Valdès, 1973 ; Bogenrieder et Stietenron, 1985 ; Felber, 1986). En outre, ce cytodème peut occuper des stations dont l'altitude est élevée. Ainsi, Küpfer (1974) signale dans les Pyrénées une station d'*A. odoratum* tétraploïde à une altitude de 2450 mètres.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel végétal provient de la nature. Il a été récolté sous forme de caryopses ou de plantes vivantes dans des populations apparaissant pour la plupart homogènes, puis il a été cultivé en jardin expérimental. Un individu de chaque population, au moins, a fait l'objet d'un contrôle cytologique précis.

Les analyses cytologiques ont été réalisées sur des écrasements de méristèmes racinaires selon la technique décrite par Felber (1986). Les fragments de racines ont été prétraités, fixés et colorés selon Oestergren et Heenen (1962), puis ramollis dans une solution contenant 5 % de pectinase et 3 % de cellulase. Enfin, le méristème racinaire a été écrasé entre lame et lamelle dans une goutte d'acide acétique à 45 % puis observé au microscope.

La description du caryotype de chaque individu est basée sur l'examen d'une dizaine de métaphases, appartenant à trois racines au moins. Elle tient compte de la valence chromosomique, du nombre et de la morphologie des chromosomes à constriction secondaire, ainsi que du nombre et de la taille des chromosomes métacentriques. Pour décrire les chromosomes à constriction secondaire, nous avons adopté la terminologie de Jones (1964), complétée pour *A. alpinum* par Hedberg (1970). Les chromosomes métacentriques sont définis par un rapport bras court sur bras long supérieur ou égal à 0,75 (Hedberg, 1970). Ils sont de taille petite (PM), moyenne (MM), ou grande (GM). Les chromosomes à constriction secondaire de type D caractérisent *A. alpinum* (fig. 1, n° 1 et 2). Ceux de type A et B, ainsi que les métacentriques de taille moyenne (MM) et, dans certains cas, grande (GM) sont spécifiques d'*A. odoratum* (fig. 1, n° 3 et 4).

Nos résultats sont énumérés dans les tableaux 1 à 4 (en annexe). Ils sont aussi reportés sur des cartes de distribution (fig. 2 et 3) sur lesquelles les données recensées dans la bibliographie sont également figurées. Toutes les stations n'y ont pas été mentionnées, afin de ne pas surcharger les figures.

RÉSULTATS

A. alpinum diploïde

A. alpinum diploïde est caractérisé par un caryotype stable 2D-2PM (tableau 1, fig. 1 n° 1). Ce cytodème est inféodé aux altitudes élevées de la Forêt Noire, des Vosges, du Jura central et de la majeure partie des Alpes (fig. 2).

Smettan (1981) est le premier à avoir révélé la présence d'*A. alpinum* en Forêt Noire, par l'étude morphologique de la population de Feldberg. Ce travail a incité Bogenrieder et Stietencorn (1985) à procéder à des vérifications cytologiques et morphologiques d'*A. odoratum* s. lat. dans la même région. Nous-mêmes avons prospecté la Forêt Noire en 1982. D'après nos observations, qui concordent avec celles de Bogenrieder et Stietencorn (1985) pour Feldberg, *A. alpinum* diploïde occupe les sommets de cette région dont l'altitude est supérieure à 1350 mètres (Belchen, Feldberg, Grafenmatt).

Dans les Vosges, *A. alpinum* diploïde est également inféodé aux régions les plus élevées. Nos résultats confirment ceux de Dersch (1974) et signalent quelques nouvelles stations de ce cytodème (Ballon d'Alsace, Grand Ballon, Tête des Faux). De façon générale, *A. alpinum* croît au-dessus d'*A. odoratum*. Cependant, la relation inverse a été observée à la Tête des Faux. En effet, ce sommet qui a été bombardé pendant la guerre, offrait quelques individus d'*A. odoratum* tétraploïde sur le talus d'un trou d'obus. En revanche, nous avons récolté *A. alpinum* diploïde à la lisière supérieure de la forêt située plus bas.

D'après nos résultats, la limite septentrionale d'*A. alpinum* diploïde dans les Alpes françaises correspond au Massif des Aiguilles Rouges et à celui du Mont Blanc. Sa frontière occidentale est représentée par la vallée de l'Isère et le Massif du Vercors, qu'il n'atteint pas. Plus au sud, il occupe l'ensemble des massifs alpiens.

Teppner (1970) signale, dans la région d'Abondance (Haute-Savoie), deux stations de ce cytodème aux Chalets de Bise et au Pas de la Bosse. Nous n'avons récolté

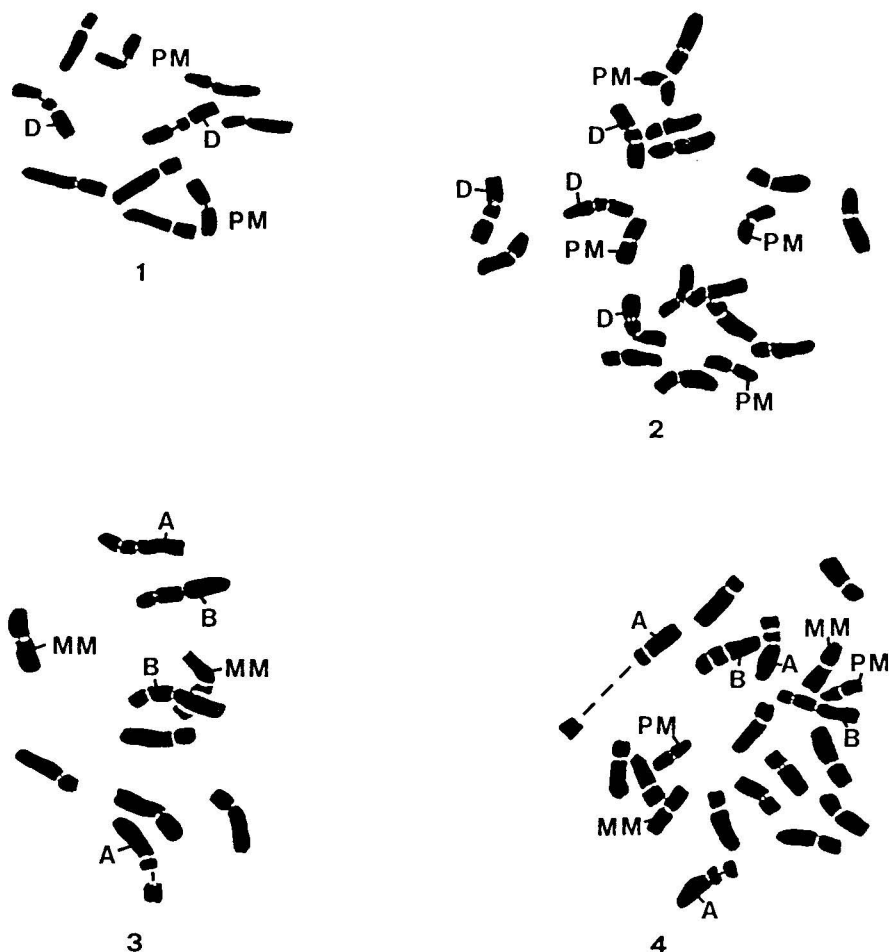


Fig. 1.— Métaphases somatiques

- 1 : *A. alpinum* diploïde. Savoie, col du Petit-Saint-Bernard, 82-1100-3, x 2000. «D» est un chromosome à constriction secondaire. «PM» est un chromosome métacentrique de petite taille.
 2 : *A. alpinum* tétraploïde. Haute-Savoie, Pointe de la Sambuy, 85-1348-1, x 2000.
 3 : *A. odoratum* diploïde. Var, Estérel, 87-520-3, x 2000. «A» et «B» sont des chromosomes à constriction secondaire. «MM» est un chromosome métacentrique de taille moyenne.
 4 : *A. odoratum* tétraploïde. Haut-Rhin, Tête des Faux, 83-1212-2, x 2000.

dans les environs que de l'*A. alpinum* tétraploïde, mais il n'est pas exclu que la présence du diploïde nous ait échappé.

Dans le Massif Central, Chassagne (1956) signale *A. odoratum* var. *alpinum* Chenev. au col de la Croix-Morand, près du Mont-Dore. Il assimile ce taxon à *A. alpinum* diploïde, car il fait suivre de « $2n = 10$ » son observation. Nous n'avons pas récolté ce cytodème dans cette localité, mais un intermédiaire tétraploïde entre *A. alpinum* et

A. odoratum. A notre connaissance, *A. alpinum* diploïde est absent de l'ensemble du Massif Central.

Dans les Pyrénées, aucune valence diploïde n'a été dénombrée, ni par Böcher (1961), Küpfer (1974), Grossetête (1982) ou nous-même. Contrairement aux indications de A. et D. Löve (1968), *A. alpinum* diploïde est probablement absent de l'ensemble de la chaîne pyrénéenne.

A. alpinum tétraploïde

Le caryotype d'*A. alpinum* tétraploïde correspond dans la plupart des cas, à celui défini par Hedberg (1970) et par Teppner (1970) : 4D-4PM (tableau 2, fig. 1, n° 1, 2).

Chez certains individus cependant, le caryotype offre à la fois des chromosomes à constriction secondaire de type *alpinum* et de type *odoratum*. Ces individus correspondent sans doute à des intermédiaires entre les deux tétraploïdes. Dans les populations d'où ces plantes proviennent, qui sont toutes pâturées aujourd'hui, *A. alpinum* était vraisemblablement le taxon initial. *A. odoratum* n'a dû être introduit que plus tard en raison de la modification des conditions stationnelles par le pâturage. Les intermédiaires entre *A. alpinum* et *A. odoratum* démontrent, à notre avis, la présence sous une forme introgressée d'*A. alpinum*. Compte tenu des populations avoisinantes, le taxon original était probablement *A. alpinum* tétraploïde. En conséquence, nous avons placé ces intermédiaires dans le même tableau que les plantes offrant un caryotype typique.

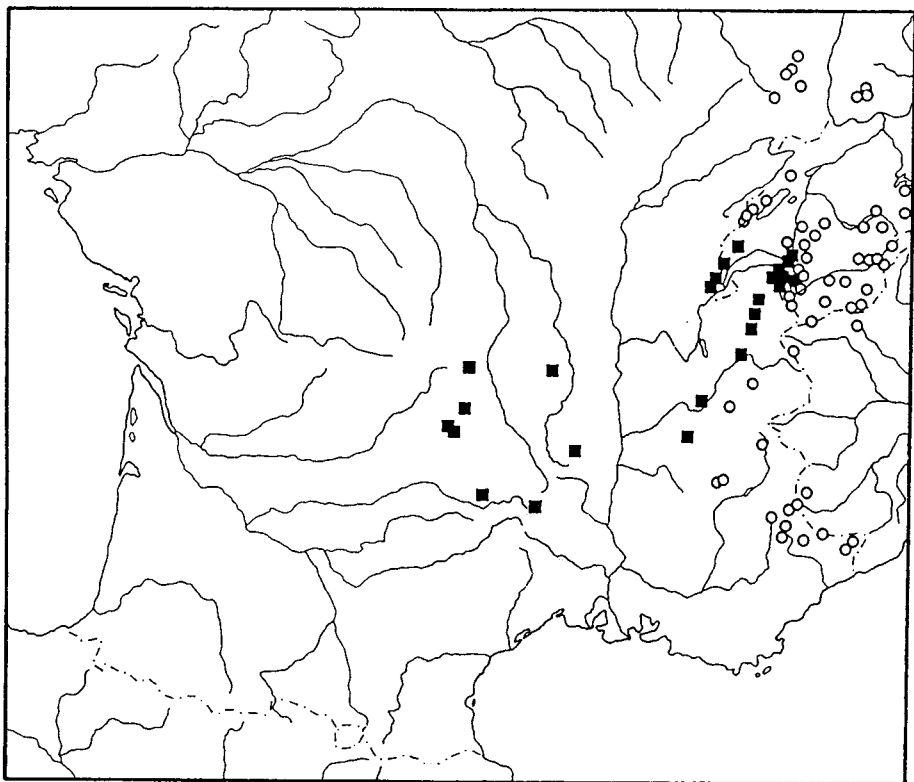


Fig. 2.— Distribution d'*A. alpinum* diploïde (○) et d'*A. alpinum* tétraploïde (■).

Notre dition couvre l'ensemble de l'aire connue d'*A. alpinum* tétraploïde (fig. 2). Ce cytodème remplace *A. alpinum* diploïde dans le Jura méridional, sur la frange nord-ouest des Alpes et dans la partie septentrionale du Massif Central. Dans le Jura, *A. alpinum* tétraploïde occupe les sommets depuis le Mont-Tendre (Suisse, Vaud) jusqu'au Reculet (Felber, 1986). Dans les Alpes, son aire s'étend depuis le Vanil Noir (Suisse, Fribourg) jusqu'au Vercors. La distribution de ce taxon est limitée au sud et à l'est par les vallées de l'Arly et de l'Isère. Dans le Massif Central, *A. alpinum* tétraploïde croit du Mont-Dore jusqu'au Mont Lozère.

Guinochet (1942-1943) signale une valence tétraploïde au col de Bostan, à 2350 mètres d'altitude (Bossetan sur la carte au 1/100000, numéro 45, de l'Institut Géographique National, mais Bostan sur les panneaux indicateurs !). Pour Rosmuz (1960), Contandriopoulos (1962), Favarger (1962) et I. Hedberg (1967), ce comptage chromosomique démontre la présence d'*A. odoratum* s. str. tétraploïde dans cette station. Contandriopoulos (1962) et Favarger (1962) expliquent sa présence à haute altitude par un apport anthropozoogène, d'ailleurs vraisemblable à proximité d'un col fréquenté par les hommes et le bétail. Cependant, Teppner (1970) suppose que les individus qu'a étudiés Guinochet se rattachent à *A. alpinum* tétraploïde. Il se base, pour formuler cette hypothèse, sur la végétation naturelle de la station et sur sa découverte d'une population de ce cytodème dans le Massif Central. Les plantes que nous avons récoltées au col de Bostan correspondent effectivement à *A. alpinum* tétraploïde. De plus, l'examen des spécimens de l'herbier de Guinochet révèle des lemmes fertiles scabres, caractéristiques de cette espèce (Felber, non publié). Par conséquent, nous pouvons conclure que Guinochet (1942-1943) a étudié *A. alpinum* tétraploïde 28 ans avant que Hedberg (1970) et Teppner (1970) démontrent que ce taxon est différent d'*A. odoratum* tétraploïde.

A. odoratum diploïde

Les deux individus d'*A. odoratum* diploïde étudiés offrent deux chromosomes à constriction secondaire de type A, deux de type B, ainsi que deux chromosomes métacentriques de taille moyenne (tableau 3, fig. 1, n° 3). Ils correspondent à la description d'un des caryotypes (caryotype D) établis par Teppner (1970).

Ce cytodème est signalé pour la première fois en France (fig. 3). L'unique population découverte, qui provient du massif de l'Estérel (Var), est relativement proche d'autres stations ligures décrites par Teppner (1970). Elle représente la population européenne la plus occidentale connue à ce jour.

A. odoratum tétraploïde

Le caryotype d'*A. odoratum* tétraploïde paraît moins stable que les précédents (tableau 4, fig. 1, n° 4). En effet, ce cytodème possède 2B, 1B et 1GM ou 2GM, 1 à 4A, 2MM et 2PM. Il correspond aux descriptions de Jones (1964), Hedberg (1970) et Teppner (1970).

Le caryotype d'*A. odoratum* est généralement considéré comme plus variable que celui d'*A. alpinum* (Jones, 1964 ; Hedberg, 1970 ; Teppner, 1970). Cependant, cette variabilité cytologique est sans doute en partie surévaluée. En effet, comme le note Hedberg (1970) et comme nous l'avons souvent constaté, les chromosomes à constriction secondaire n'apparaissent pas forcément sur toutes les plaques métaphasiques. En outre, l'observation de nombreuses préparations n'exclut pas que certains d'entre eux passent inaperçus. En particulier, les chromosomes métacentriques de

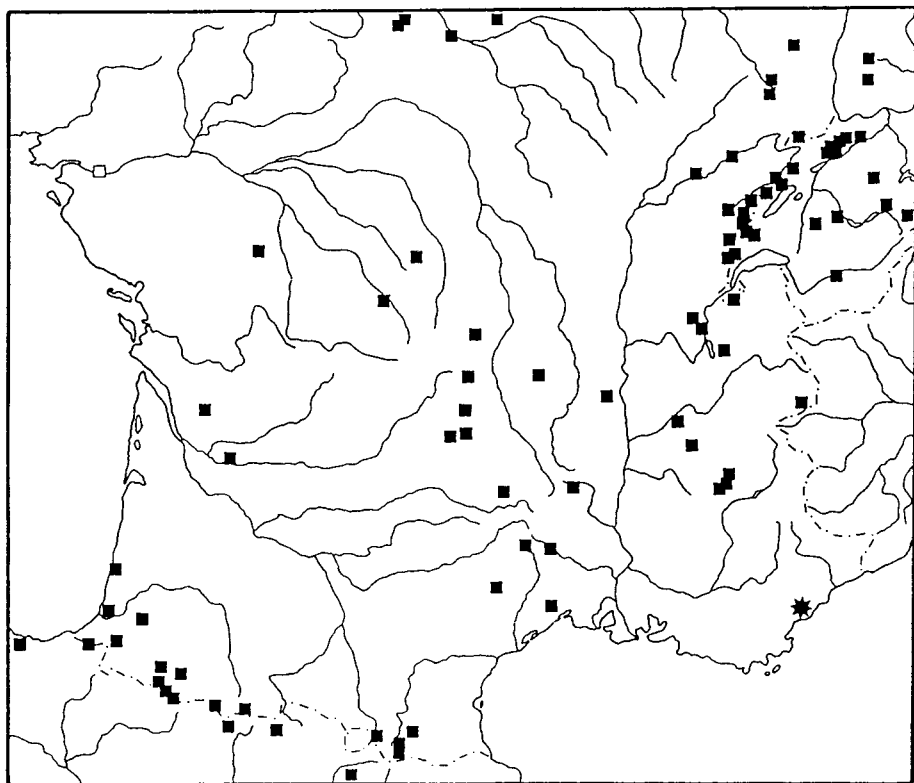


Fig. 3.— Distribution d'*A. odoratum* diploïde (★) et d'*A. odoratum* tétraploïde (■)

grande taille correspondent probablement à des chromosomes de type B dont les constriction secondaires ne sont pas visibles (Jones, 1964 ; Hedberg, 1970). D'ailleurs, il est possible que le nombre variable des chromosomes du type A puisse être imputé également au même processus.

A. odoratum tétraploïde est inféodé aux altitudes basses et moyennes de l'ensemble du territoire étudié (fig. 3). Il atteint cependant des altitudes élevées dans les Pyrénées où aucun autre taxon du complexe *A. odoratum* s. lat. n'a été identifié de façon certaine.

DISCUSSION

A l'échelle de la France, les deux cytodèmes d'*A. alpinum* sont allopatriques, même si leurs aires respectives sont contiguës. La distribution de ces deux taxons rappelle sur certains points celle de *Bupleurum ranunculoïdes* L. et de *Senecio doricum* L. étudiés par Küpfer (1974). En effet, chez ces deux dernières espèces, un même cytodème occupe une aire dont le domaine occidental couvre le Massif Central, le Jura méridional, ainsi que la frange nord-occidentale des Alpes confinant au Jura méridional.

Toutefois, la comparaison s'arrête là, l'histoire de ces deux complexes polyploïdes étant différente de celle d'*A. alpinum*. K pfer (l.c.) admet que les cytod mes t traplo ides de *B. ranunculoides* et hexaplo ide de *S. doronicum* ont une origine pyr n enne et que leur progression s'est effectu e   partir des Pyr n es vers les Alpes. Nous admettons, au contraire, en raison m me de l'absence d'*A. alpinum* dans les Pyr n es, un mouvement inverse   partir de populations marginales des Alpes occidentales.

Quoi qu'il en soit, la distribution de ces trois complexes polyplo ides t moigne de l'identit  taxonomique des populations du Massif Central, du Jura m ridional et du Vercors. Elle r v le aussi pour *A. alpinum* et *B. ranunculoides* l'h t rog n it  des populations alpiennes d'une part et jurassiennes d'autre part. Cette distribution peut s'expliquer par des migrations de ces taxons au cours de leur histoire. Elle porte probablement l'empreinte des glaciations quaternaires.

Au Riss et au W rm, la For t Noire, les Vosges, les cha nes alpiennes et jurassiennes, le Massif Central ainsi que les Pyr n es centrales,  taient partiellement glaci s. Certains sommets jurassiens et alpiens  mergeaient de la calotte glaciaire (Merxm ller, 1952), en particulier les massifs de la Chartreuse et du Vercors, ainsi que la frange sud-ouest des Alpes (Debrand-Passard, 1984).

A. alpinum diplo ide est probablement arriv  dans le domaine alpin avant ou pendant les glaciations quaternaires, mais n'a jamais d  atteindre les Pyr n es. En effet, si ce cytod me y  tait parvenu, il aurait pu y subsister jusqu'  aujourd'hui, car la cha ne pyr n enne n'a  t  que partiellement glaci e au Quaternaire.

Au pl niglaciaire, *A. alpinum* diplo ide a pu se maintenir, voire se r fugier dans plusieurs zones de conservation de la flore, qui correspondent aux zones non glaci es de la For t Noire, des Vosges, du Jura, des Alpes et du Massif Central.

A. alpinum t traplo ide offre une polyplo idie marginale par rapport   l'aire d'*A. alpinum* diplo ide. Son caryotype qui r plique exactement deux fois celui du diplo ide (Hedberg, 1970 ; Teppner, 1970), ainsi que son aire restreinte sont des indices d'une polyplo idisation r cente, probablement quaternaire. *A. alpinum* t traplo ide est vraisemblablement n  sur place, peut- tre lors d'une p riode glaciaire, alors qu'il  tait localis  en marge du glacier alpin. Au cours du r chauffement subs quent, ce cytod me a pu s' tendre vers le Massif Central o  son avance a d   tre contenue par la progression inverse d'*A. odoratum* t traplo ide. Dans les Alpes, son extension vers le sud et l'est a d   tre bloqu e rapidement par *A. alpinum* diplo ide, dont certaines populations s' taient peut- tre maintenues au sud du Vercors. Vers le nord, en revanche, *A. alpinum* t traplo ide a pu s' tendre consid rablement sur la frange nord-ouest des Alpes et dans le Jura.

En raison de leurs exigences plus thermophiles, les deux cytod mes d'*A. odoratum* s. str. ont vu probablement leurs aires se r duire consid rablement au pl niglaciaire. Toutefois, *A. odoratum* diplo ide s'est maintenu dans la partie m ridionale de la France ou en Italie, alors que le t traplo ide s'est trouv  confin  dans l'ensemble des stations basses et chaudes de notre r gion comme, par exemple, la P ninsule Ib rique ou la France occidentale. La pr sence actuelle d'*A. odoratum* t traplo ide sur la majeure partie du territoire  tudi  serait donc d'origine postglaciaire.

CONCLUSIONS

Les aires d'*A. alpinum* diplo ide et d'*A. alpinum* t traplo ide sont contigu es et compl mentaires. Ces cytod mes peuvent  tre donc consid r s comme des pseudo-

vicariants. *A. alpinum* tétraploïde est localisé à l'ouest du diploïde. Cette situation est contraire à celle décrite dans les Alpes par Favarger (1962). En effet, cet auteur observe que chez les complexes polyploïdes dont la distribution offre une polarité est-ouest, le cytodème à valence chromosomique élevée est plus oriental que celui dont le degré de polyploïdie est moindre. Favarger (1962) appelle ce phénomène pseudovicariance de type occidental-oriental.

Pour expliquer l'existence de pseudovicariance de type occidental-oriental, Favarger (1962) émet l'hypothèse que, lors du réchauffement postglaciaire, les populations localisées sur les refuges occidentaux des Alpes se seraient étendues vers l'est. Elles auraient subi une phase de polyploïdisation au cours de leur migration et les polyploïdes néoformés se seraient répandus vers l'orient.

Dans le cas d'*A. alpinum*, l'inverse a dû se produire. Comme nous l'avons évoqué ci-dessus, la polyploïdisation d'*A. alpinum* aurait eu lieu sur la marge occidentale de son aire et la progression du tétraploïde vers l'est aurait été contenue par le diploïde. *A. alpinum* offrirait donc un exemple de pseudovicariance de type oriental-occidental.

A. alpinum et *A. odoratum* occupent des étages altitudinaux différents et offrent également des aires complémentaires. Nos recherches (Felber, 1987, 1988 et non publié) démontrent qu'*A. alpinum* n'a pas participé à la genèse d'*A. odoratum* tétraploïde. *A. alpinum* diploïde et *A. odoratum* tétraploïde (ou *A. alpinum* tétraploïde et *A. odoratum* diploïde) ne seraient donc pas des pseudovicariants altitudinaux mais répondent à la définition des faux vicariants au sens de Vierhapper (1919), comme l'a déjà signalé Favarger (1986). En revanche, *A. alpinum* diploïde et *A. odoratum* diploïde seraient des vicariants vrais si, comme nous le pensons, ces deux taxons se sont bien différenciés par spéciation graduelle.

Remerciements.— Nous remercions Messieurs les Professeurs Ph. Küpfer et C. Favarger de leurs conseils et de leur aide lors de la rédaction. Nous exprimons également notre gratitude à Monsieur A. Lacoste et Madame M. Lefranc du Laboratoire de Systématique et d'Écologie végétales de l'Université de Paris XI pour le prêt de l'échantillon d'herbier du Professeur Guinochet.

Ce travail a été subventionné par le Fonds National de la Recherche Scientifique (subside n° 3.047.81). Il fait partie de la thèse de doctorat de l'auteur.

BIBLIOGRAPHIE

- BÖCHER T.W., 1961.— Experimental and cytological studies on plant species. VI. *Dactylis glomerata* and *Anthoxanthum odoratum*. Bot. Tidsskr., 56, 314-335.
- BOGENRIEDER A. et A. VON STIETENCRON, 1985.— Morphologische und cytologische Untersuchungen an *Anthoxanthum alpinum* A. und D. Löve und *Anthoxanthum odoratum* L. vom Feldberg im Schwarzwald. Carologica, 42, 51-56.
- BORRIL M., 1963.— Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). Genetica, 34, 183-210.
- CHASSAGNE M., 1956.— Inventaire analytique de la flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins. Tome I. Lechevallier P., Paris.
- CONTANDRIOPOULOS J., 1962.— Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. Thèse Montpellier, 354p.
- DEBRAND-PASSARD S., 1984.— Synthèse géologique du sud-est de la France. Vol. 1 et 2. Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières, n° 126.
- DERSCH G., 1974.— Über einige Chromosomenzählungen an mitteleuropäischen Blütenpflanzen. II. Philippia, 2 (2), 75-82.
- FAVARGER C., 1962.— Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. Rev. Cytol. Biol. Vég., 25 (3-4), 397-410.

- FAVARGER C., 1986.— Cytotaxonomie et histoire de la flore des Alpes. Mitth. Naturf. Ges. Bern, 43, 195-197.
- FELBER F., 1986.— Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes-Jura. Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse : III. *Poaceae*, genre *Anthoxanthum*. Bot. Helv., 96, 145-158.
- FELBER F., 1987.— Sensitivity of the four cytodemes of *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (*Poaceae*) to *Puccinia sardonensis* Gäumann (Uredinales). Taxon, 36 (3), 573-577.
- FELBER F., 1988.— Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tétraploïdes d'*Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve et d'*Anthoxanthum odoratum* L. Can. J. Bot., à paraître.
- GROSSETETE M.P., 1982.— Contribution à l'étude biosystématique du genre *Anthoxanthum* L. en France. Thèse 3ème cycle, Ecol., Paris 11, 124p. et annexes.
- GUINOCHET M., 1942-1943.— Recherches de taxonomie expérimentale sur la flore des Alpes et la région méditerranéenne occidentale. I - Notes caryologiques sur quelques Graminées. Rev. Cytol. et Cytophysiol., 6, 209-220.
- HEDBERG I., 1969.— Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. III - Investigations of Swiss and Austrian population samples. Svensk Bot. Tidskr., 63, 233-250, Pl. I-III.
- HEDBERG I., 1970.— Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV - Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. Hereditas, 64, 153-176.
- JONES K., 1964.— Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. Chromosoma, 15, 248-274.
- KATTERMAN G., 1931.— Ueber die Bildung polyvalenter Chromosomenverbände bei einigen Gramineen. Planta, 12, 732-774.
- KÜPFER Ph., 1974.— Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. Thèse Neuchâtel. Boissiera, 23, 1-322.
- LÖVE A. et D. LÖVE, 1948.— Chromosome numbers of northern plant species. Icel. Univ. Inst. Appl. Sci., Reykjavik, Dept. Agric. Rep., B3, 1-131.
- LÖVE A. et D. LÖVE, 1968.— The diploid perennial *Anthoxanthum*. Scientia islandica, anniv. vol. 1968, 26-30.
- MERXMÜLLER H., 1952.— Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen. Verein zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere, München, 106p.
- OESTERGREN G., 1942.— Chromosome numbers in *Anthoxanthum*. Hereditas, 28, 242-243.
- OESTERGREN G. et W.K. HENEEN, 1962.— A squash technique for chromosome morphological studies. Hereditas, 48, 332-341.
- RITTER J., 1974.— In IOPB chromosome number reports XLIV. Taxon, 23, 373-380.
- ROSMUZ M., 1960.— The taxonomical rank of *Anthoxanthum alpinum* L. et L. in the light of anatomical studies. Acta Biol. Cracov. sér. Bot., 3, 81-90.
- SCHOLTE G., 1977.— In Löve A. IOPB chromosome number reports LVI. Taxon, 26 (2-3), 257-274.
- SMETTAN H., 1981.— *Anthoxanthum alpinum* Löve and Löve am Feldberg/Schwarzwald. Mit. bad. Landesverb. Naturkunde u. Naturschutz, N.F., 12, 267-268.
- TEPPNER H., 1970.— Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. Oesterr. Bot. Z., 118, 280-292.
- VALDES B., 1973.— Numeros cromosomicos de algunas plantas espanolas. I. Lagascalía, 3, 211-217.
- VIERHAPPER F., 1919.— Ueber echten und falschen Vikarismus. Oesterr. Bot. Z., 68, 1-22.

Tableau 1.— *A. alpinum* diploïde (2n = 10), liste du matériel étudié

[lieu, exposition, milieu, géologie, pH, altitude, numéro de culture (les deux premiers chiffres correspondent à l'année de mise en culture, les quatre suivants au numéro de la station et le ou les deux derniers au numéro de l'individu de la station), caryotype, collecteur (D = M.—M. Duckert-Henriod, F = F. Felber, FG = F. Felber et M. Girard, FGI = F. Felber, C. et S. Giroud, FP = F. Felber et J. Pfister, FPK = F. Felber et Ph. Kùpfer, G = N. et P. Galland, J = Ph. Jacot, JBBO = Jardin Botanique de Bordeaux (France), JBRR = Jardin Botanique de Berlin (RFA), JBGU = Jardin Botanique de Guyancourt (France), JV = Ph. Jacot et C. Vuille, KUV = Ph. Kùpfer et C. Vuille, PK = Ph. Kùpfer].

ALLEMAGNE

Baden-Wùrtemberg, Belchen, versant E, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1400m, 83-1208-2, 2D-2PM, FP.

Baden-Wùrtemberg, Feldberg, versant S, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1440m, 83-1209-2, 2D-2PM, FP.

Baden-Wùrtemberg, Grafenmatt, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1370m, 83-1210-2, 2D-2PM, FP.

FRANCE

Alpes-Maritimes, Authion versant S-O, pelouse à *Nardus stricta* et *Trifolium alpinum*, silice, pH = 4, 1950m, 83-1121-40, 2D-2PM, KUV.

Alpes-Maritimes, col des Champs, versant S-E, pelouse, calcaire, pH = 6, 2100m, 83-1397-1, 2D-2PM, JV.

Alpes-Maritimes, lac d'Allos, 84-1299-2, 2D-2PM, KUV.

Alpes-Maritimes, sud du col de la Cayolle, 84-1298-2, 2D-2PM, KUV.

Alpes-Maritimes, Vallberg, 84-1308-2, 2D-2PM, KUV.

Haut-Rhin, Grand Ballon, versant O, lande à *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea* et *Calluna vulgaris*, silice, pH = 4, 1320m, 83-1215-2, 2D-2PM, FP.

Haut-Rhin, Tête des Faux, pessière, bord de chemin dans la forêt, à proximité de la lisière, silice, pH = 4, 1130m, 83-1213-2, 2D-2PM, FP.

Isère, col du Glandon, 1900m, 83-1461-3, 2D-2PM, G.

Savoie, col du Petit-Saint-Bernard, 2100m, 82-1100-3, 2D-2PM, PK.

Vosges, Ballon d'Alsace, versant E, en dessous du sommet, lande à *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*, silice, pH = 4, 1240m, 83-1216-2, 2D-2PM, F.

Vosges, Ballon d'Alsace, versant S, lande à *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*, silice, pH = 4, 1240m, 83-1217-2, 2D-2PM, F.

Vosges, Hohneck, versant O, lande à *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1300m, 83-1214-2, 2D-2PM, FP.

ITALIE

Cuneo, Gr. Rocciasone, col entre Chiappi et Prazzo, 1800m, 87-1142-1, 2D-2PM, J.

Cuneo, colle di Maddalena (col de Larche), versant N, en aval du lac, 1900m, 85-1036-1, 2D-2PM, PK.

Vallée d'Aoste, Valle di Gressoney, en montant au Passo di Pra Bianco, éboulis, silice, 1800m, 85-439-1, 2D-2PM, JBRR.

SUISSE

Valais, Aletsch, 2280m, 86-1043-1, 2D-2PM, D.

Valais, Blinnental, Finsterlig, 1650m, 86-1046-1, 2D-2PM, D.

Valais, Chandolin, 87-522-2, 2D-2PM, PK.

Valais, Grand Saint-Bernard, rochers au nord du col, 86-1042-1, 2D-2PM, D.

Tableau 2.— *A. alpinum* tétraploïde (2n = 20), liste du matériel étudié

FRANCE

- Cantal, Monts du Cézailier, versant N, au dessus de la hêtraie, lande à *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*, pH = 4, 1450m, 83-1169-14, 4D-4PM, FGI.
- Cantal, Puy de Bataillouze, versant SO, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, pH = 4, 1680m, 83-1171-4, 4D-4PM, FGI.
- Cantal, Puy Mary, versant SO, pâturage à *Vaccinium myrtillus*, pH = 4, 1580m, 82-1534-2, 4D-3PM, F.
- Haute-Loire, Montchauvet, versant E, lande à *Vaccinium myrtillus* et *V. uliginosum*, pH = 4, 1380m, 83-1178-2, 2A-2D-2GM-2PM, FGI.
- Haute-Loire, Mont Mezenc, versant O, lande à *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*, pH = 4, 1700m, 83-1179-2, 4D-4PM, FGI.
- Haute-Savoie, Chapelle d'Abondance, Chalets de Bise, en direction du col de l'Au, 1560m, 87-1215-3, 4D-4PM, FG.
- Haute-Savoie, Chapelle d'Abondance, Pas de la Bosse, 1850m, 87-1228-2, 4D-4PM, FG.
- Haute-Savoie, col des Aravis, versant S, pelouse à *Carex sempervirens* et *Laserpitium siler*, calcaire, pH = 7, 1730m, 85-1349-1, 4D-1A-4PM, FG.
- Ibid.*, 85-1349-2, 4D-4PM, FG.
- Haute-Savoie, col de Bostan, versant S, pâturage à *Carex sempervirens*, calcaire, pH = 5, 2320m, 85-1352-2, 1A-4D-4PM, FG.
- Ibid.*, 85-1352-3, 4D-4PM, FG.
- Haute-Savoie, col de la Colombière, versant SE, pâturage à *Carex sempervirens*, *Nardus stricta* et *Vaccinium myrtillus*, calcaire, pH = 6, 1840m, 85-1350-2, 4D-4PM, FG.
- Haute-Savoie, Pointe de Chalune, versant E, pelouse à *Trisetum flavescens* et *Deschampsia caespitosa*, calcaire, pH = 5, 1840m, 85-1351-3, 4D-4PM, FG.
- Haute-Savoie, Pointe de la Sambuy, crête, versant NO, pelouse à *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 6, 2100m, 85-1348-1, 4D-4PM, FG.
- Ibid.*, 85-1348-2, 4D-4PM, FG.
- Isère, Charmant Som, versant O, pâturage, calcaire pH = 5, 1750m, 83-1184-2, 4D-4PM, FGI.
- Isère, pas de l'Oeille, pâturage à *Nardus stricta*, *Vaccinium myrtillus* et *V. uliginosum*, calcaire, pH = 5, 1920m, 85-1459-2, 4D-4PM, FG.
- Lozère, Mont Lozère, versant N, bord de ruisseau, pelouse à *Nardus stricta* et *Trifolium alpinum*, silice, pH = 4, 1540m, 82-1533-35, 1A-1D-2GM-2PM, F.
- Lozère, Aubrac, Mailhebiau, sommet, pâturage à *Erythronium dens-canis*, silice, pH = 4, 1470m, 83-1175-3, 4D-4PM, FGI.
- Puy de Dôme, le Mont Dore, col de la Croix-Morand, versant S, pâturage avec *Vaccinium myrtillus*, pH = 4, 1400m, 82-1535-19, 1A-3D-4PM, F.
- Puy de Dôme, Montagnes du Forez, col des Supeyres, versant N, lande à *Calluna vulgaris* et *Vaccinium myrtillus*, pH = 4, 1330m, 82-1538-50, 4D-4PM, F.

Tableau 3.— *A. odoratum* diploïde (2n = 10), liste du matériel étudié

FRANCE

- Var, Estérel, forêt de *Quercus suber* et de *Q. pubescens*, 87-520-2, 2A-2B-2MM, FG.
- Ibid.*, 87-520-3, 2A-2B-2MM, FG.

Tableau 4.— *A. odoratum* tétraploïde (2n = 20), liste du matériel étudié

ALLEMAGNE

Baden-Württemberg, Kandel, versant N, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1240m, 83-1211-2, 1A-2B-2MM-2PM, FP.

FRANCE

Ain, Grand-Colombier, pelouse à *Laserpitium siler*, *L. latifolium* et *Carex sempervirens*, calcaire, pH = 6, 1525m, 82-1918-2, 2 à 3A-2B, FPK.

Ain, Planachat, pelouse à *Laserpitium latifolium* et *Carex montana*, calcaire, pH = 6, 1230m, 83-1186-1, 2A-2GM-2MM-2PM, FGI.

Ardèche, Croix de Bauzon, versant E, près d'une source, nardaie, pH = 4, 1530m, 83-1180-5, 1A-2B-2MM-2PM, FGI.

Ardèche, Croix de Bauzon, versant O, lisière de la hêtraie, nardaie, pH = 4, 1530m, 83-1181-1, 3A-2B-2MM-2PM, FGI.

Basses-Pyrénées, Labastide-Clairence, Marais d'Enotz, près du bord du marais, 87-529-1, 3A-2B-2MM-2PM, JBBO.

Cantal, Monts du Cézailler, le Luguët, pâturage, pH = 4, 1250m, 83-1170-1, 3A-1B-1GM-2MM-2PM, FGI.

Cantal, Prat de Bouc, pâturage à *Nardus stricta*, pH = 4, 1480m, 83-1174-2, 3A-2B-2MM-2PM, FGI.

Cantal, Puy de Bataillouze, pâturage, pH = 5, 1300m, 83-1172-3, 3A-2B-2MM-2PM, FGI.

Cantal, Ydes, pâturage, pH = 5, 420m, 2n = 20, 83-1119-2, F.

Gard, Aulas, versant E, châtaigneraie, pH = 4, 390m, 82-1532-3, 2A-2B-2MM-2PM, F.

Hérault, Escandorgue, versant SO, pâturage, pH = 5, 650m, 83-1117-5, 3A-1B-1GM-2MM-2PM, F.

Haut-Rhin, Tête des Faux, versant E, pelouse, dans trous d'obus, silice, pH = 4, 1130m, 83-1212-2, 3A-2B-2MM-2PM, FP.

Haute-Savoie, Salève, pelouse dominant la Petite Gorge, *Festuco-Cynosuretum*, calcaire, 1230m, 85-1488-1, 3A-2B-2MM-2PM, D.

Isère, col de l'Arzelier, versant S, lande à *Juniperus communis*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 6, 1650m, 83-1183-4, 3A-2B-2MM-2PM, F.

Isère, col du Mont Noir, lisière de hêtraie, pelouse, calcaire, pH = 4, 1350m, 83-1182-3, 3A-2B-2MM-2PM, FGI.

Jura, Mont-d'Or, versant E, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, 1450m, 86-1122-1, 4A-2B-2MM-2PM, FG.

Ibid., 86-1122-2, 3A-2B-2MM-2PM, FG.

Loire, Mont Pilat, sommet, pelouse à *Nardus stricta*, *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*, pH = 4, 1430m, 83-1168-2, 3A-2B-2MM-2PM, FGI.

Lozère, Aigoual, versant NNE, lande à *Calluna vulgaris* et *Vaccinium myrtillus*, silice, pH = 4, 1500m, 83-1263-2, 3A-2B-2MM-2PM, F.

Lozère, Truc de Fortunio, versant O, lisière de hêtraie, silice, pH = 4, 1550m, 83-1177-2, 4A-2GM-1MM-2PM, FGI.

Pyrénées-Orientales, Col de Puymorens, 1850m, 85-434-2, 4A-2B-2MM-2PM, JBGU.

Puy de Dôme, Ambert, versant O, pH = 5, 640m, 83-1120-6, 4A-2B-2MM-2PM, F.

Puy de Dôme, Pont-Gibaud, pH = 5, 900m, 82-1536-2, 4A-2B-2MM-2PM, F.

Savoie, Mont Revard, versant O, pâturage, pH = 5, 1480m, 83-1185-2, 2A-2B-2MM-2PM, FGI.

Vosges, Ballon d'Alsace, versant S, marais de pente, silice, pH = 4, 1200m, 83-1218-8, 3A-2B-2MM-2PM, F.
