

# BIBLIOTHECA BOTANICA

---

ORIGINAL-ABHANDLUNGEN  
AUS DEM GESAMTGEBIETE DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN  
VON

PROF. DR. H. MELCHIOR  
BERLIN-DAHLEM

---

HEFT 133

ERIC BEURET

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA  
DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET DE LA PHYSIOLOGIE DE  
TAXONS AFFINES DI- ET POLYPLOIDES

AVEC 1 CARTE, 20 FIGURES ET 15 TABLEAUX DANS LE TEXTE

---

STUTTGART 1977  
E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG  
(NÄGELE u. OBERMILLER)

## Bibliotheca Botanica

### Verzeichnis der bisher erschienenen Hefte

1. Schenck, Dr. H., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Mit 10 Tafeln. 1886. (67 S.)
2. Zopf, Dr. W., Botanische Untersuchungen über die Gerbstoff- und Anthocyan-Behälter der Fumariaceen. Mit 3 farbigen Doppeltafeln. 1886. (40 S.)
3. Schiffner, D. V., Über *Verbascum* Hybriden und einige neue Bastarde des *Verbascum pyramidatum*. Mit 2 Tafeln. 1886. (15 S.)
4. Vöchting, Dr. H., Über die Bildung der Knollen. Mit 5 Tafeln und 5 Figuren im Text. 1887. (55 S.)
5. Dietz, Dr. Sándor, Über die Entwicklung der Blüte und Frucht von *Sparganium Tourn.* und *Typha Tourn.* Mit 3 Tafeln. 1887. (55 S.)
6. Schenk, Prof. Dr., Fossile Pflanzen aus der Albourskette. Mit 9 Tafeln. 1887. (12 S.)
7. Rees, Dr. Max, und Dr. C. Fisch, Untersuchungen über Bau und Lebensgeschichte der Hirschtrüffel, *Elaphomyces*. Mit 1 Tafel und 1 Holzschnitt. 1887. (24 S.)
8. Buchtien, Dr. O., Entwicklungsgeschichte des Prothallium von *Equisetum*. Mit 6 Tafeln. 1887. (49 S.)
9. Huth, Dr. E., Die Klettpflanzen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Verbreitung durch Tiere. Mit 78 Holzschnitten. 1887. (36 S.)
10. Schulz, Aug., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. I. Teil. Mit 1 Tafel. 1888. (103 S.)
11. Wiegand, Dr. A., *Nelumbium speciosum*. — Nach des Verfassers Tode herausgegeben von Dr. E. Dennert. Mit 6 Tafeln. 1888. (68 S.)
12. Stenzel, Dr. G., Die Gattung *Tubicaulis* Cotta. Mit 7 Tafeln. 1889. (50 S.)
13. Geheeb, Adalbert, Neue Beiträge zur Moosflora von Neu-Guinea. Mit 8 Tafeln. 1889. (12 S.)
14. Oltmanns, Dr. Friedrich, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Mit 15 Tafeln. 1889. (94 S.)
15. Schumann, Dr. C. R. G., Anatomische Studien über die Knospenschuppen von Coniferen und dicotylen Holzgewächsen. Mit 5 Tafeln. 1889. (32 S.)
16. Bucherer, Dr. Emil, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoreaceen. Mit 5 Tafeln. 1889. (34 S.)
17. Schulz, August, Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. II. Teil. 1890. (224 S.)
18. Walter, Dr. Georg, Über die braunwandigen, sklerotischen Gewebeelemente der Farne, mit besonderer Berücksichtigung der sogenannten „Stützbündel“ Russow's. Mit 3 farbigen Tafeln. 1890. (21 S.)
19. Beck von Mannagetta, Dr. Günther Ritter, Monographie der Gattung *Orobanche*. Mit 4 farbigen Tafeln und 3 Karten. 1890. (275 S.)
20. Rostowzew, J., Die Entwicklung der Blüte und des Blütenstandes bei einigen Arten der Gruppe *Ambrosieae* und Stellung der letzteren im System. Mit 7 Tafeln. 1890. (23 S.)
21. Stenzel, Prof. Dr. G., Blütenbildungen beim Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*) und Samenformen bei der Eiche (*Quercus pedunculata*). Mit 6 Tafeln. 1890. (64 S.)
22. Karsten, G., Über die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Mit 11 Tafeln. 1891. (71 S.)
23. Reinke, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen. Mit 13 Tafeln. 1891. (40 S.)
24. Berckholtz, W., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie von *Gunnera manicata* Linden. Mit 9 Tafeln. 1891. (20 S.)
25. Krick, Fr., Über die Rindenknollen der Rotbuche. Mit 2 Tafeln. 1891. (28 S.)
26. Wettstein, Dr. R. von, Beitrag zur Flora Albanens. Mit 5 Tafeln. 1892. (103 S.)
27. Buchenau, Prof. Dr. Fr., Über den Aufbau des Palmiet-Schilfes aus dem Kaplande. (*Pronium serratum* Drège.) Mit 3 teilweise kolorierten Tafeln. 1893. (26 S.)
28. Luerssen, Prof. Dr. Chr., Beiträge zur Kenntnis der Flora West- und Ostpreußens. I.—III. Mit 23 Tafeln. 1894. (58 S.)
29. Pohl, Dr. Jul., Botanische Mitteilung über *Hydrastis canadensis*. Mit 4 Tafeln. 1894. (12 S.)
30. Elfert, Dr. Th., Über die Auflösungsweise der sekundären Zellmembranen der Samen bei ihrer Keimung. Mit 2 Tafeln. 1894. (26 S.)
31. Groppler, Dr. Rob., Vergleichende Anatomie des Holzes der Magnoliaceen. Mit 4 Tafeln. 1894. (49 S.)
32. Jungner, J. R., Wie wirkt träufelndes und fließendes Wasser auf die Gestaltung des Blattes? Einige biologische Experimente und Beobachtungen. Mit 3 Tafeln. 1895. (40 S.)
33. Mänle, C., Der Faserverlauf im Wundholz. Eine anatomische Untersuchung. Mit 2 Tafeln. 1896. (32 S.)
34. Jarius, M., Untersuchungen über *Ascochyta Pisi* bei parasitischer und saprophyter Ernährung. Mit 1 Tafel. 1896. (21 S.)
35. Schlickum, A., Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen. Mit 5 Tafeln. 1896. (88 S.)
36. Grob, A., Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter. Mit 10 Tafeln. 1896. (112 S.)
37. Zander, R., Die Milchsafthaare der Cichoriaceen. Mit 2 Tafeln. 1896. (44 S.)
38. Gruber, F., Über Aufbau und Entwicklung einiger Fucaceen. Mit 7 Tafeln. 1896. (34 S.)
39. Grüss, J., Über Lösung und Bildung der aus Hemicellulose bestehenden Zellwände und ihre Beziehung zur Gummosis. Mit 1 Tafel. 1896. (13 S.)
40. Wahl, Dr. C. von, Vergleichende Untersuchungen über den anatomischen Bau der geflügelten Früchte und Samen. Mit 5 Tafeln. 1897. (25 S.)
41. Heydrich, F., Neue Kalkalgen von Deutsch-Neu-Guinea (Kaiser-Wilhelms-Land). Mit 1 Tafel. 1897. (11 S.)
42. Vanhöffen, Dr. E., Botanische Ergebnisse der von der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin unter Leitung Dr. v. Drygalski's ausgesandten Grönlandexpedition nach Dr. Vanhöffen's Sammlungen bearbeitet. A.: Kryptogamen. Mit 1 Tafel. 1897. (75 S.)
- 42<sup>b</sup>. — — B.: Phanerogamen aus dem Ulmanaks- und Ritenbenks-Distrikt. Bearbeitet von Dr. J. Abromeit, Königsberg. Mit 4 Tafeln und 1 Textfigur. 1899. (105 S.)
43. Richter, Dr. A., Über die Blattstruktur der Gattung *Cecropia*, insbesondere einiger bisher unbekannter *Imbauba*-Bäume des tropischen Amerika. Mit 5 Doppel- und 3 einfachen Tafeln. 1898. (25 S.)
44. Geheeb, A., Weitere Beiträge zur Moosflora von Neu-Guinea. Mit 21 Tafeln. 1898. (29 S.)
45. Darbishire, O. V., *Monographica Rocceleorum*. Ein Beitrag zur Flechtensystematik. Mit 29 Figuren im Text und 30 Tafeln. 1898. (102 S.)
46. Minden, M. v., Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis Wasser-secernierender Organe. Mit 7 Tafeln. 1899. (76 S.)
47. Knoch, E., Untersuchungen über die Morphologie, Biologie und Physiologie der Blüte von *Victoria regia*. Mit 8 Tafeln. 1899. (60 S.)
48. Fisch, E., Beiträge zur Blütenbiologie. Mit 6 Tafeln. 1899. (61 S.)
49. Heydrich, F., Über die weiblichen Conceptakeln von *Sporolithon*. Mit 2 Tafeln. 1899. (25 S.)
50. Hämmerle, J., Zur Organisation von *Acer Pseudoplatanus*. Mit 1 Tafel. 1899. (101 S.)

**Thèse**  
**présentée à la Faculté des Sciences**  
**de l'Université de Neuchâtel**  
**pour l'obtention du grade de docteur ès sciences**  
  
**par Eric Beuret**

Université de Neuchâtel

Faculté des Sciences

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

Messieurs les professeurs C. Favarger, P.-A. Siegenthaler et M. Bidault (Besançon)

autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont contenues.

Le doyen:

(P. Huguenin)

# Contribution à l'étude de la distribution géographique et de la physiologie de taxons affines di- et polyploïdes

Par

Eric Beuret

Neuchâtel, Suisse

Avec 1 carte, 20 figures et 15 tableaux dans le texte



STUTT GART 1977  
E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG  
(NÄGELE u. OBERMILLER)

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, vorbehalten

Printed in Germany

ISBN 3 510 48004 X

Jegliche Vervielfältigung einschließlich photomechanischer Wiedergabe der in dem Band enthaltenen Beiträge  
oder Teile daraus nur mit ausdrücklicher Genehmigung durch den Verlag

## Contenu

Avant — Propos . . . . .	1
Introduction — But du travail . . . . .	2
<b>Chapitre I Cytologie et distribution des espèces étudiées</b>	
1. Introduction . . . . .	5
2. Matériel et méthodes . . . . .	5
3. <i>Arum grex maculatum</i> L. emend. MILL. et <i>grex italicum</i> MILL. . . . .	5
4. <i>Trisetum distichophyllum</i> (VILL.) P. B. et <i>Trisetum argenteum</i> (WILLD.) ROEM et SCHULT. . . . .	15
5. <i>Arenaria moebringioides</i> MURR et <i>Arenaria ciliata</i> L. . . . .	16
6. <i>Lotus corniculatus</i> L. s. lat. . . . .	19
<b>Chapitre II La transpiration des espèces étudiées</b>	
1. Introduction . . . . .	21
2. Méthodes . . . . .	22
3. Matériel biologique . . . . .	25
4. Résultats . . . . .	29
5. Discussion générale sur la transpiration. . . . .	33
<b>Chapitre III Photosynthèse et respiration des <i>Arum</i></b>	
1. Introduction . . . . .	42
2. Méthodes utilisées pour le dosage du CO <sub>2</sub> . . . . .	44
3. Dosage des chlorophylles . . . . .	48
4. Dosage des protéines solubles . . . . .	48
5. Détermination des premiers produits de la photosynthèse . . . . .	48
6. Mesure de la surface des feuilles et de la grandeur des stomates . . . . .	49
7. Matériel biologique . . . . .	49
8. Résultats . . . . .	50
Considerations générales . . . . .	68
Résumé et rappel des principaux résultats. . . . .	70
Summary and recapitulation of the principal results . . . . .	72
Zusammenfassung und Sammlung der Hauptresultate . . . . .	74
Bibliographie . . . . .	76

## Avant — Propos

Au début de ce travail, nous tenons à assurer de notre profonde reconnaissance le professeur C. FAVARGER, notre maître qui, après nous avoir proposé ce sujet, a suivi son élaboration, et nous a guidé avec beaucoup de bienveillance, en nous faisant part de sa riche expérience, et de ses nombreuses connaissances. Nos remerciements s'adressent aussi au professeur P.A. SIEGENTHALER et à son équipe pour l'accueil que nous avons trouvé au laboratoire de physiologie végétale, au professeur M. BIDAULT pour l'honneur qu'il nous a fait de participer au jury de cette thèse, à Monsieur P. JOVET qui nous a fourni de nombreux renseignements intéressants sur les *Arum* de France, et à Monsieur Th. KELLER qui a gracieusement mis à notre disposition un appareil d'analyse infra-rouge des gaz de l'Institut Forestier de Birmensdorf. Nous tenons encore à témoigner notre gratitude à Monsieur P. CORREVON, chef des cultures, pour le soin avec lequel il a cultivé nos plantes, ainsi qu'aux professeurs, chefs de travaux, assistants, et employés techniques de l'Institut de botanique de Neuchâtel pour l'aide et la compréhension que nous avons toujours trouvées auprès d'eux. Enfin, nous rendons hommage à notre mère, qui a assumé la tâche ingrate de la dactylographie de notre manuscrit, et à notre femme pour son aide efficace dans les traductions de textes allemands.

## Introduction — But du travail

Les «races chromosomiques» sont à l'ordre du jour actuellement, car elles sont beaucoup plus répandues qu'on ne le pensait il y a seulement 30 ans. Depuis que les recherches cytotoxonomiques se sont intensifiées sur la flore d'Europe, on en découvre chaque année de nouvelles. De très nombreuses espèces à morphologie variable, et à large amplitude écologique, se sont révélées constituées d'un nombre plus ou moins grand de sippes diploïdes et polyploïdes. Autrement dit, le nombre de «polyploid complexes» (STEBBINS 1971), est élevé dans la flore des régions tempérées.

Les cytotoxonomistes de Neuchâtel ont à leur actif la découverte d'un assez grand nombre de ces complexes (SÖLLNER 1954), FAVARGER (1953, 1959, 1960, 1962), ZELTNER (1970), GERVAIS (1973), KÜPFER (1974), aussi, leur étude détaillée fait-elle partie du programme de recherches du laboratoire de Phanérogamie et de Biosystématique de Neuchâtel.

Q'entend-on exactement par «races chromosomiques»? Au sens où l'a toujours entendu FAVARGER, il s'agit de taxons infraspécifiques qui diffèrent très peu par leurs caractères morphologiques, mais possèdent une distribution géographique propre et (ou) une écologie particulière. Cette définition est assez élastique: en effet, où situer la frontière entre cytotypes, sous-espèces, ou espèces distinctes mais voisines? Pour prendre un exemple, la flore de HESS et coll. (1970) traite *Lotus alpinus* comme une bonne espèce, alors que ce taxon représente pour d'autres auteurs une sous-espèce ou une variété du *L. corniculatus*. C'est la raison pour laquelle, dans notre travail, nous ne nous sommes pas tenu exclusivement à la définition des races chromosomiques (sensu FAVARGER), mais y avons inclus des taxons affines différant par leur degré de polyploïdie et leur distribution géographique.

Le fait le plus frappant demeure l'existence de races di- et polyploïdes, à peine distinctes par leur morphologie, mais n'ayant pas la même distribution géographique ou la même écologie, au point qu'il est souvent possible de prédire leur nombre chromosomique en connaissant leur origine géographique ou leur écologie.

Sur quoi repose cette bonne corrélation entre les données cytologiques d'une part et la distribution géographique ou l'écologie d'autre part? Deux explications peuvent être envisagées:

- Ce comportement tient à l'augmentation du nombre chromosomique, c'est-à-dire qu'il est un effet direct de la polyploïdie.
- C'est un effet de la sélection par le climat ou d'autres facteurs du milieu, étant bien entendu que cette sélection aboutira d'autant mieux que les combinaisons de gènes offertes par un polyploïde sont plus nombreuses et plus variées que celles offertes par un diploïde.

Le problème est difficile à résoudre, car d'une part, les polyploïdes artificiels n'ont pas de distribution géographique ni d'écologie propre, et d'autre part, les races polyploïdes naturelles peuvent être des auto- ou des allopolyploïdes avec tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes (MÜNTZING 1936, 1961, STEBBINS 1947), les autopolyploïdes stricts étant selon toute vraisemblance les plus rares dans la nature, si toutefois ils s'y rencontrent.

Les expériences sur les polyploïdes expérimentaux (presque toujours des autopolyploïdes stricts) ne révèlent pas de variation uniforme ou générale des propriétés physiologiques, ce qui semble montrer que la réaction tient plutôt aux diverses combinaisons géniques possibles du matériel d'expérience. Peut-être qu'en travaillant sur un autre biotype du même taxon, serait-on arrivé à des résultats différents?

On peut citer à ce sujet le cas de la photosynthèse des polyploïdes artificiels. Il est généralement admis que l'activité photosynthétique tend à diminuer avec l'augmentation du nombre chromosomique. Un tel résultat fut obtenu par de nombreux auteurs dont ANDERSSON (1943) et EKDAHL (1944) sur *Hordeum vulgare*; LARSEN (1943) sur *Solanum nudiflorum*; STÄLFELT (1943) sur *Trifolium repens*; EKDAHL (1949) sur *Galeopsis pubescens*; BJURMAN (1959) sur *Ribes satigrum*\*; GEISLER (1961) sur *Vitis vinifera*; FRYDRYCH (1965) sur *Raphanus sativus*; FRYDRYCH (1967) sur *Brassica oleracea* var. *gongylodes*; CUKROVA & AVRATOVSCUKOVA (1968) sur *Datura stramonium*. D'autres auteurs

\* *Ribes satigrum* est un hybride  $F_1$  entre *R. sativum* et *R. nigrum*.

cependant (HEILBRONN 1928, PETO & BOYES 1940) indiquent au contraire que chez des fougères et des betteraves, l'intensité de la photosynthèse des polyploïdes artificiels est supérieure à celle des diploïdes correspondants.

Sous le rapport de la transpiration, les résultats sont également contradictoires; TISCHLER & WULF (1963) mentionnent par exemple que d'après les travaux de GYÖRFFY, CHEN & TANG, NOGGLE, et SCHWANITZ, la transpiration est plus faible chez les polyploïdes que chez les diploïdes, alors que d'après des études effectuées par RUDORF & SCHWARZE (in TISCHLER & WULF OP. CIT.), ce sont au contraire les diploïdes qui transpirent le moins.

Si nécessaires que soient ces expériences, elles n'éclairent pas, ou peu, le problème de la distribution géographique des races chromosomiques, sinon en mettant l'accent sur l'importance des combinaisons de gènes. On est donc ramené plutôt à l'idée de la sélection s'opérant par les conditions stationnelles sur un matériel « neutre » du point de vue de la propriété physiologique considérée, mais plus variable que le matériel diploïde. Cela suppose évidemment qu'il y a des gènes ou des combinaisons de gènes à effet principalement physiologique, et sans effet sur la « grosse » morphologie.

L'expérience bien connue de GAUMANN (1945) sur la résistance des flouves à la rouille *Puccinia sardonensis* montre l'existence de gènes à effet physiologique sur une plante de la flore suisse. L'*Antboxanthum alpinum* LÖVE et LÖVE, et l'*A. odoratum* L. sont difficiles à distinguer par la morphologie, mais, comme l'ont montré les recherches de FAVARGER (1962) et de HEDBERG (1967, 1969), on peut dire en gros que le premier croît en Suisse aux étages subalpin et alpin, le second aux étages collinéen et montagnard. Or seul le premier est sensible aux écidiospores du *Puccinia sardonensis* qui se rencontrent sur *Callianthemum*. Cet effet physiologique tient-il à la polyploïdie ou à une combinaison de gènes? Seule une expérience de polyploïdisation artificielle d'*Antboxanthum alpinum* permettrait de répondre à la question; mais d'emblée, nous pensons que la seconde hypothèse est plus probable, car il se pourrait bien que *A. odoratum* soit un allopolyploïde génique (ou un autopolyploïde intervariétal) de *A. alpinum* et d'un autre taxon diploïde qu'il conviendra de préciser (TEPPNER in KÜPFER 1974). Aussi nous a-t-il paru intéressant de rechercher dans quelques groupes de taxons, si les races (ou éventuellement les espèces affines) di- et polyploïdes ne différaient pas par leur physiologie, ce qui serait de nature à mieux comprendre leur adaptation actuelle à des stations ou à des climats différents.

De telles recherches ne prétendent pas apporter de contribution à la connaissance de l'effet de la polyploïdie sur la physiologie, puisqu'il aurait fallu travailler avec des polyploïdes artificiels. Elles ne font pas non plus double emploi avec l'étude physiologique des écotypes dont on sait qu'elle fournit des résultats intéressants (GUINOCHET & LEMÉE 1950, SOUCHON 1972), puisque les écotypes d'une espèce déterminée ont en général le même nombre de chromosomes. Elles se rapprochent plutôt de la génécologie dont elle pourrait représenter une branche particulière.

Pour cette étude, nous avons choisi quatre groupes de taxons :

1. *Arum* grex *maculatum-italicum*
2. *Trisetum* subgen. *Distichotrisetum*
3. *Arenaria* grex *ciliata*
4. *Lotus* grex *corniculatus*

Ce choix nous permettait d'envisager les deux cas principaux suivants :

- Cas de *races chromosomiques* d'une même espèce, différant par la distribution géographique: *Trisetum distichophyllum* 4 x et 8 x; *Arenaria ciliata* ssp. *ciliata* 4 x, 6 x, et 8 x; *Arenaria ciliata* ssp. *bernensis* 10 x et 12 x.
- Cas de *taxons voisins* différant par la cytologie et la distribution géographique ou l'écologie: *Arum alpinum*, *A. maculatum*, et *A. italicum*; *Trisetum distichophyllum* (8 x) et *T. argenteum*; *Arenaria moebrioides* et *A. ciliata*; *Lotus corniculatus* et *L. alpinus*; *Lotus corniculatus* et *L. tenuis*.

Dans la plupart des cas, les taxons comparés étaient allopatriques (pseudo-vicariance géographique); dans quelques cas seulement, ils étaient sympatriques, mais présentaient alors une écologie différente: *Lotus* (les trois taxons); *Arenaria ciliata* ssp. *bernensis* et *A. moebrioides*.

Ce choix nous permettait enfin d'examiner les types de pseudo-vicariance suivants :

- Pseudo-vicariance de type alpine-planitiaire: *Lotus alpinus* et *L. corniculatus*.
- Pseudo-vicariance de type occidental-oriental: *Arenaria ciliata* ssp. *ciliata* tétraploïde et hexaploïde à octoploïde; *Trisetum distichophyllum* tétraploïde et octoploïde.
- Pseudo-vicariance de type Europe centrale-Méditerranée: *Arum maculatum* et *A. italicum*.
- Polyploïdes localisés: *Arenaria ciliata* ssp. *bernensis*.

La répartition géographique et l'écologie de ces taxons, de même que les problèmes taxonomiques qu'ils posent, feront l'objet de la première partie de ce travail; dans une deuxième partie, nous envisagerons quelques aspects de leur comportement physiologique.

Dans la partie cytologique et chorologique, nous avons étudié plus particulièrement le problème des *Arum alpinum*, *maculatum* et *italicum*. En effet, les autres taxons ont déjà fait l'objet d'études antérieures par d'autres auteurs. Cependant, nous avons jugé utile d'apporter notre contribution personnelle à la connaissance, encore incomplète, des races chromosomiques des espèces précitées, appartenant aux genres *Trisetum*, *Arenaria* et *Lotus*.

Bien que nous ayons réalisé la plupart de nos comptages chromosomiques sur des plantes en culture au Jardin Botanique de Neuchâtel, nous avons aussi effectué des voyages dans les Alpes de France, Suisse, Allemagne et Autriche, ainsi qu'en Italie centrale et dans une partie de la France (ces derniers avec Monsieur P. JOVET, dont les larges connaissances nous ont été précieuses). Ces voyages avaient pour but non seulement de récolter et de fixer du matériel sur place, mais et surtout, d'observer l'écologie des plantes sur lesquelles nous devons travailler. Nous n'avons pas fait de mesures écologiques sur le terrain, ni de relevés au sens des phytosociologues, mais nous avons observé chaque fois les caractères principaux de la station, et fait la liste des espèces compagnes.

La partie consacrée à la physiologie ne traite pas non plus tous les taxons de manière équivalente. Nous avons tout d'abord entrepris une étude comparative des échanges gazeux (photosynthèse et respiration) chez *Arum* grex *maculatum-italicum*, puis nous avons complété cette étude par des mesures de transpiration. Pour des raisons indépendantes de notre volonté (l'analyseur infra-rouge n'étant plus disponible), nous n'avons pas pu poursuivre les mesures d'échanges gazeux sur les autres groupes. Chez ces derniers, nous nous sommes donc limité à comparer les activités transpiratoires.

## Chapitre I

### Cytologie et distribution des espèces étudiées

#### 1. Introduction

Comme nous l'avons déjà précisé, le but du présent travail est d'étudier dans quelle mesure le comportement physiologique d'espèces très voisines, différant en général par leur degré de polyploidie, peut expliquer leur répartition géographique ou leur écologie.

Dans ce but, il est nécessaire de définir d'abord clairement la position taxonomique et la distribution des taxons dont nous étudierons ensuite la physiologie.

#### 2. Matériel et méthodes

Le matériel servant de base à cette étude a été récolté *in situ* par nous-même ou par différents collaborateurs de l'Institut de Botanique de Neuchâtel. Une partie nous a également été envoyée sous forme de graines récoltées dans la nature par divers jardins botaniques de Suisse et de l'étranger. Les plantes ont été cultivées en pots au jardin expérimental dans des conditions assez uniformes; toutefois, pour les études de physiologie, nous avons eu recours à l'emploi d'une chambre de culture (voir chapitres II et III).

Pour les études cytologiques, nous avons toujours utilisé la méthode des écrasements après fixation dans un mélange d'alcool absolu et d'acide acétique glacial (3:1). Les méristèmes radiculaires ont été préalablement traités par la colchicine (0,5 %) ou l' $\alpha$  monobromonaphtalène (solution saturée) pour étaler et raccourcir les chromosomes. La coloration a été réalisée soit par macération suivie d'un léger chauffage dans du carmin acétique, soit par le réactif de Schiff après une hydrolyse dans HCl IN.

Les diverses techniques que nous avons utilisées pour les études physiologiques: dosage des gaz, mesure de la transpiration, dosage des pigments et des protéines, seront exposées dans les chapitres correspondants.

#### 3. *Arum grex maculatum* L. emend. MILL. et *grex italicum* MILL.

##### 3.1 Introduction

La première monographie complète servant de base à l'étude du genre *Arum* est le «*Prodromus systematis Aroidearum*» de SCHOTT (1860). Cette étude est reprise par la suite, plus ou moins complétée et modifiée par les travaux de ASCHERON & GRAEBNER (1904), HRUBY (1912) et ENGLER (1920).

Depuis ces pionniers, nombreux sont les auteurs qui ont apporté leur contribution à la connaissance taxonomique du genre *Arum*. Notre but n'étant cependant pas de discuter ni de modifier la systématique de ce genre, mais simplement de préciser le statut taxonomique des plantes que nous avons étudiées, nous ne citerons que les travaux qui présentent un rapport direct avec notre problème.

### 3.2 Le problème des *Arum* du groupe *maculatum* L. emend. MILL.

En Europe centrale, ce groupe a été bien étudié par RIEDL (1967), alors que pour l'Europe orientale, on dispose des travaux de DIHORU (1970 a et b), TERPO (1971 et 1973) et BEDALOV (1973). Un certain nombre d'études cytologiques a également été réalisé sur ce groupe complexe; les résultats détaillés sont exposés dans les travaux de TERPO et de BEDALOV (*opera citata*). Le fait marquant qui ressort des études cytologiques est que tous les diploïdes ( $2n = 28$ ), quel que soit leur statut taxonomique, ont un tubercule aplati, formant un disque au centre duquel sort le bourgeon (Fig. 1), alors que les tétraploïdes ont un tubercule allongé horizontalement comme un rhizome. (Fig. 2).

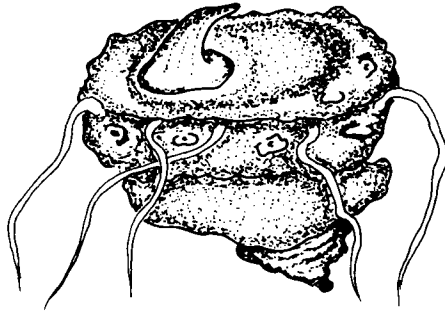


Fig. 1. Tubercule de *Arum alpinum* diploïde ( $2n = 28$ ).

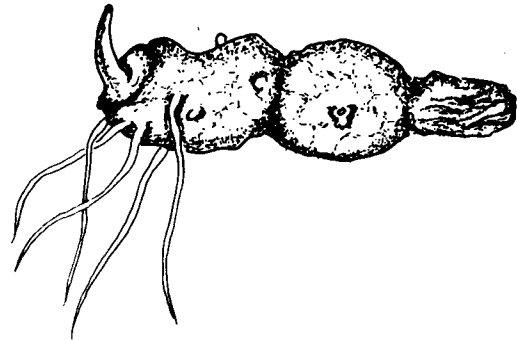


Fig. 2. Tubercule de *Arum maculatum* tétraploïde ( $2n = 56$ ).

La grande variabilité des feuilles et des organes floraux, en particulier spathe, spadice et staminodes, de même que celle du tubercule, ont donné lieu à des interprétations diverses, et tous les auteurs ne s'accordent pas sur la valeur taxonomique des divers caractères. Dans la mesure du possible, nous suivons ici la classification de TERPO (1973) parce qu'elle nous paraît claire, et qu'elle tient compte de la diversité des formes orientales.

Nous avons déterminé le nombre chromosomique des *Arum* de ce groupe sur plus de 130 populations réparties dans toute l'Europe. Ces résultats sont présentés dans le Tableau I (voir p. 12-14), et résumés sur une carte de répartition (voir p'11). Précisions encore que nous reprenons ici les provenances que nous avons déjà étudiées dans une note préliminaire (BEURET 1971).

Il apparaît clairement sur la carte que la sippe tétraploïde ( $2n = 56$ ) est largement répandue dans toute l'Europe centrale et occidentale; elle y est représentée par les deux taxons: *Arum maculatum* L. emend. MILL. var. *maculatum*, et *A. maculatum* L. emend. MILL. var. *immaculatum* REICHENB.

Ni la présence des taches du var. *maculatum*, ni l'extrême diversité de couleur ou de forme des organes floraux (essentiellement spathe et massue du spadice) ne semblent liées à une variation du nombre de chromosomes. En France, nous avons étudié, notamment à Conneré (Sarthe) et à Tressaint (Côtes du Nord), de nombreux individus de la même population ou de populations voisines qui présentaient toute une gamme de variations dans la pigmentation des feuilles, de la spathe et du spadice. Or, nous avons invariablement dénombré 56 chromosomes sur tous ces individus. Malgré la couleur presque jaune de la massue chez certaines plantes, il ne saurait être question ici d'hybrides avec *A. italicum* en raison du nombre de chromosomes; cette dernière espèce est en effet hexaploïde ( $2n = 84$ ).

Notons encore que la présence ou l'absence de macules noires sur les feuilles semble être un caractère sujet à quelques fluctuations. Nous avons remarqué chez les plantes fortement maculées que toutes les feuilles présentaient de nombreuses taches, et que ce caractère reste constant pendant plusieurs années de culture. En revanche, il existe des plantes peu maculées chez lesquelles certaines feuilles seulement présentent quelques macules noires, alors que les autres sont entièrement vertes; d'autre part, la proportion des feuilles maculées par rapport aux feuilles immaculées peut varier, en culture, d'une année à l'autre. Il y a peut-être, dans l'apparition des taches, un effet cumulatif de plusieurs gènes pouvant s'exprimer de façon variable suivant l'âge de l'individu, comme les caractères de pigmentation des yeux et des cheveux chez l'homme. Des hybrides interraciaux de diverses générations pourraient alors peut-être expliquer l'extrême variation que nous observons.

La répartition géographique des *Arum* diploïdes ( $2n = 28$ ) est assez curieuse: nous observons que des plantes de ce niveau de polyploïdie se rencontrent principalement dans l'est de l'Europe, mais qu'on en trouve également dans le nord

(Danemark), et dans le sud (Italie, France) (voir carte). Les feuilles de la sippe diploïde ne sont jamais tachées de noir, si bien que beaucoup d'auteurs l'ont assimilée au var. *immaculatum* REICHENB.

Sur la base des travaux de TERPO (1973) et de BEDALOV (1973), nous considérons que tous ces diploïdes sont à rattacher à *Arum alpinum* SCHOTT et KOTSCHY emend. TERPO.

*Arum alpinum* est une espèce polymorphe comprenant, d'après TERPO, plusieurs sous-espèces différentes dont l'une (ssp. *alpinum*) paraît essentiellement orientale; elle comprend elle-même plusieurs variétés et formes. Notre connaissance des *Arum* orientaux est cependant encore trop incomplète pour préciser à quelles variétés ou à quelles formes nous avons eu affaire, et cela d'autant plus que certaines plantes, nous ayant été envoyées sous forme de graines, n'ont pas encore fleuri. Nous n'indiquerons donc, pour toutes les provenances de l'est de l'Europe, que *Arum alpinum* SCHOTT et KOTSCHY emend. TERPO s. lat.

L'*Arum* diploïde du Danemark, que nous a obligeamment envoyé le professeur LARSEN de l'Université de Aarhus, correspond au taxon *danicum* décrit par PRIME (1961); dans le système de TERPO, il devient donc *Arum alpinum* SCHOTT et KOTSCHY emend. TERPO ssp. *danicum* (PRIME) TERPO.

Les *Arum* diploïdes du sud de l'Europe posent un problème plus délicat. Nous avons déjà signalé (BEURET 1972) la présence d'un *Arum* diploïde en Italie, dans la région de Pescina (province de l'Aquila), sans pouvoir toutefois préciser son statut taxonomique. Récemment, MARCHI et coll. (1974) ont publié  $2n = 28$  pour *Arum cylindraceum* GASPAR. in GUSSONE, récolté à Lucoli (province de l'Aquila). Il est très vraisemblable qu'il s'agit dans les deux cas du même taxon, et maintenant que nous avons vu fleurir notre plante de Pescina, nous pensons qu'il s'agit d'une forme à rapprocher de *Arum alpinum* SCHOTT et KOTSCHY emend. TERPO.

Nous pensons également que l'*Arum* diploïde de France (Plateau de Caussols, Alpes Maritimes) est une forme à rapprocher de *A. alpinum*. On peut se demander d'ailleurs s'il n'y a pas là synonymie avec *Arum Pyrenaeum* DUFOUR in LAP. En effet, selon ROUY (1912), *A. Pyrenaeum* est une plante ambiguë, d'origine orientale, et qui paraît se rapporter à *Arum maculatum*  $\beta$  *angustatum* ENGL. Or, le taxon *alpinum* est considéré par ENGLER (1920) comme une sous-variété du var. *angustatum*.

Notons encore qu'il existerait aux Baléares une sippe diploïde de *Arum italicum* MILL. d'après les travaux de NILSSON et LASSEN (1971), et DAHLGREN et coll. (1971). Il serait fort intéressant de savoir s'il s'agit vraiment là d'*Arum italicum* MILL. ou plutôt d'une forme à rapprocher des *Arum* diploïdes que nous avons observés en France et en Italie. Malheureusement, nous n'avons pas pu voir les exsiccata de ces plantes. Le problème des *Arum* diploïdes du sud de l'Europe n'est donc pas encore résolu, et nous nous proposons de poursuivre son étude.

### 3.3 Le problème des *Arum* du groupe *italicum* MILL.

Comme l'espèce précédente, *Arum italicum* présente un certain nombre de formes diversement colorées pour lesquelles les systématiciens ont créé plusieurs variétés; nous ne discuterons pas ici de leur valeur taxonomique.

Nous avons déterminé le nombre chromosomique d'une quarantaine de plantes du groupe de l'*Arum italicum* MILL. provenant en grande partie de France et d'Italie; nous avons effectué cependant encore quelques comptages isolés sur du matériel provenant des pays suivants: Espagne, Portugal, Yougoslavie, et Suisse. Les résultats de ces comptages sont consignés dans le Tableau II (voir p. 14-15), et sur la carte de répartition (voir p. 11).

Excepté une plante hybride à  $2n = 70$ , dont nous parlerons plus tard, tous les *Arum* de ce groupe sont hexaploïdes ( $2n = 84$ ). Malgré une variation morphologique assez importante, ils présentent tous le même rythme de développement: les feuilles apparaissent dès l'automne, et la plante reste feuillée tout l'hiver; d'autre part, pour les plantes en culture au jardin expérimental, la floraison est plus tardive (environ 2 à 3 semaines) que celle des *Arum* du groupe *maculatum*. Le tubercule des *Arum* hexaploïdes est allongé comme un rhizome (Fig. 3), assez semblable à celui des tétraploïdes, quoique généralement plus volumineux; il n'est jamais rond ou en forme de disque comme celui des diploïdes.

La répartition géographique de la sippe hexaploïde montre que celle-ci est liée aux climats méditerranéen et atlantique. D'après HRUBY (1912), *Arum italicum* est une race méditerranéenne qui est remplacée par *A. maculatum* dès que cesse l'influence de la mer. De même, *Arum italicum* MILL. ssp. *neglectum* (TOWNS.) Prime est généralement localisé au sud de l'Angleterre et au nord-ouest de la France, dans des stations relativement proches des côtes (PRIME, BUCKLE & LOVIS 1955 et 1960, PRIME & BUCKLE 1964). Il existe cependant des provenances plus continentales de cette espèce, comme l'a montré MALVESIN-FABRE (1945). Il s'agit alors de stations à climat relativement chaud, comme c'est le cas pour les

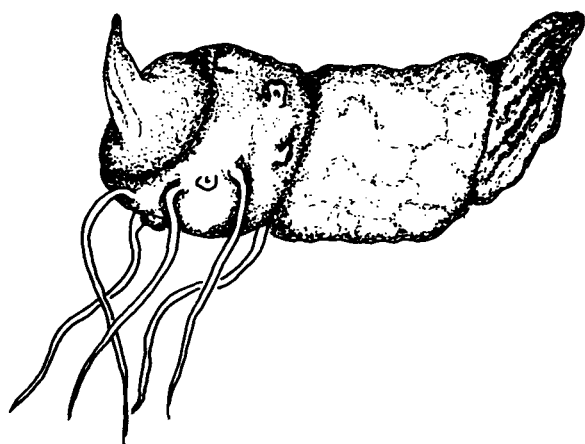


Fig. 3. Tubercule de *Arum italicum* hexaploïde ( $2n = 84$ ).

plantes du Tessin en Suisse, ou bien alors de plantes échappées de culture: dans la région parisienne, par exemple, on trouve fréquemment *Arum italicum* dans des parcs, ou dans des stations peu éloignées de ceux-ci.

S'il est évident que tous les *Arum* hexaploïdes que nous avons observés se rapportent à l'espèce collective *Arum italicum* MILL., tous n'appartiennent pas à la même sous-espèce. Nous mentionnerons ci-dessous les stations où nous avons relevé des formes particulières.

Au Portugal, à côté des plantes typiques à spathe immaculée, nous avons observé des plantes à spathe mouchetée de taches rouge bordeaux, et à feuilles plus ou moins veinées de jaune. Ces plantes, qui nous ont été envoyées par les jardins botaniques de Porto et de Coïmbra, sont à rattacher à la variété *pictum* que signale PEREIRA COUTINHO (1939).

En France, nous pouvons signaler dans la région parisienne (Parc d'Avocourt, Athis), un *Arum* hexaploïde qui présente des feuilles vert clair et un spadice violet. Il s'agit d'une forme voisine du var. *Foucaudi* CORB., c'est-à-dire d'un *Arum italicum* à spadice violet. Toutefois, d'après CORBIÈRE (1898), la variété *Foucaudi* a, mis à part la couleur de spadice, «tous les autres caractères de *Arum italicum*»; or ce n'est pas tout à fait le cas de notre plante, puisque celle-ci n'avait pas les feuilles veinées de blanc. En Bretagne, bien que nous ayons rencontré le plus souvent la sous-espèce *italicum*, nous avons trouvé toutefois quelques plantes appartenant à la sous-espèce *neglectum*; c'est le cas notamment à St-Jouan-des-Guérets, à Saint-Suliac, et à l'Etang du Moulin Neuf, près de la Richardais. Ces trois stations se trouvent au bord de l'estuaire de la Rance, en Ille-et-Vilaine. PRIME & BUCKLE (1964), qui ont étudié la répartition de ces deux sous-espèces en Bretagne, signalent également le ssp. *neglectum* à Saint-Jouan-des-Guérets et à Saint-Suliac, mais à la Richardais, ils ne mentionnent que le ssp. *italicum*.

Nous avons encore effectué un comptage hexaploïde sur une plante du Pays Basque que nous a envoyée M. JOVET. Cet *Arum* d'Ixassou (Basses Pyrénées) a des feuilles de type *neglectum* qui de plus, sont maculées de noir. A ce sujet, il est intéressant de noter que PRIME & BUCKLE (op. cit.) signalent en Bretagne l'existence d'*Arum* à feuilles maculées dans 6 localités différentes; dans 4 cas, il s'agit du ssp. *neglectum*, et dans les deux autres, du ssp. *italicum*.

Le problème des *Arum* du Pays Basque est assez complexe, et JOVET (1941 a et 1941 b) a fait à ce sujet plusieurs observations intéressantes. Dans la région d'Ixassou, cet auteur nous a signalé une grande diversité chez les *Arum*, diversité se marquant dans la couleur du spadice, dans les taches sur la spathe, ainsi que dans la nervation, les marbrures et les macules des feuilles. Il y a peut-être là des plantes de nature hybride dans lesquelles interviennent les var. *Foucaudi* CORB et *maculatum* HOSCHEDÉ; quoi qu'il en soit, elles sont certainement à rapprocher de *A. italicum*, car d'après une observation de JOVET, toutes ces formes développent leurs premières feuilles dès l'automne. D'autres observations seront nécessaires pour éclaircir ce problème, et nous nous proposons, dans un prochain travail, de poursuivre cette étude.

### 3.4 Les *Arum* hybrides

Au cours de ce travail, nous n'avons rencontré que deux fois des hybrides dont nous ayons pu prouver l'authenticité par l'étude chromosomique. Il s'agit premièrement d'une plante de Roumanie, triploïde, dont nous avons déjà signalé la

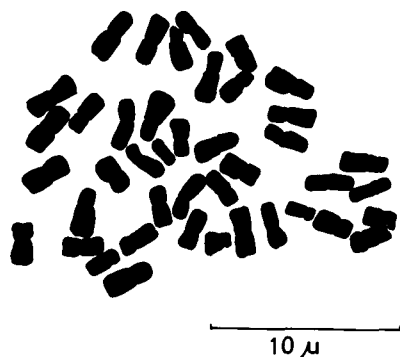


Fig. 4. Mitose de racine d'un *Arum* triploïde  $2n = 42$  (67-764).

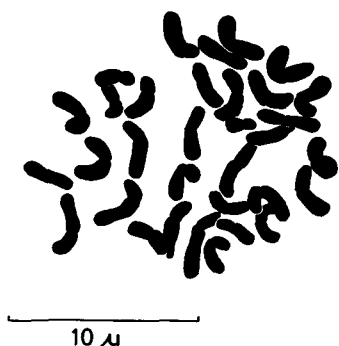


Fig. 6. Mitose pollinique de l'hybride naturel *Arum maculatum* X *Arum italicum*  $n = 33$  (71-1232).

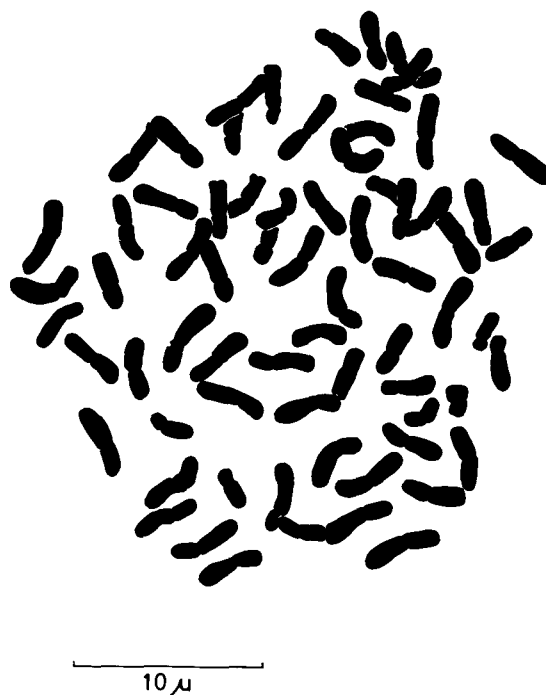


Fig. 5. Mitose de racine de l'hybride naturel *Arum maculatum* X *Arum italicum*  $2n = 70$  (71-1232).

présence dans une note préliminaire (BEURET 1971), et deuxièmement d'une plante pentaploïde que nous avons récoltée dans la région parisienne.

La plante de Roumanie, provenant de la région de Branesti, nous a été envoyée sous forme de graines par le jardin botanique de Bucarest. Nous avons pu compter clairement 42 chromosomes sur plusieurs métaphases d'une plantule (Fig. 4), alors que les autres plantules étaient diploïdes ( $2n = 28$ ), et correspondaient à des germinations de *A. alpinum*. Cette plante triploïde n'a malheureusement pas survécu jusqu'au stade adulte, et nous ne l'avons pas vu fleurir. Nous ne pouvons donc pas affirmer qu'il s'agit d'un hybride, mais la présence dans cette région d'*Arum maculatum* tétraploïde (BEDALOV 1973) rend plausible l'hypothèse d'une origine par croisement entre *Arum alpinum* et *A. maculatum*.

Nous avons rencontré le second hybride dans le parc d'Avocourt à Athis, près de Paris. Dans ce parc poussaient côte à côte des *Arum italicum* hexaploïdes ( $2n = 84$ ), et des *A. maculatum* tétraploïdes ( $2n = 56$ ). Ce n'est qu'au laboratoire que nous avons décelé la présence d'un hybride pentaploïde ( $2n = 70$ ), car morphologiquement nous ne pouvions pas le distinguer des *italicum*. L'hybride possède en effet des feuilles veinées de blanc, exactement comme celles des *italicum* typiques, et son rythme végétatif est également identique à celui des hexaploïdes : les premières feuilles apparaissent en automne. Dans les méristèmes radiculaires, nous avons observé plusieurs métaphases à  $2n = 70$  (Fig. 5). Cette plante n'a fleuri qu'une seule fois au jardin expérimental, et nous avons pu remarquer que l'inflorescence est également du type *italicum* : la spathe est longue, vert clair, sans taches, le spadice est jaune, avec une massue volumineuse, aussi longue que la partie pédonculaire. Nous n'avons pas pu observer la méiose, mais des mitoses polliniques dans lesquelles nous avons dénombré entre 32 et 39 chromosomes (voir Fig. 6); nous n'avons observé aucune mitose pollinique à  $n = 35$ , il y a donc une disjonction inégale à la méiose. Le pollen est en partie stérile, pour 1/3 environ.

Le fait que cet hybride ne présente, en première analyse, aucun caractère du parent tétraploïde, laisse supposer que les gènes «*italicum*» sont dominants sur les gènes «*maculatum*», et qu'on a affaire ici à un hybride de première génération; il se pourrait aussi qu'il y ait un effet cumulatif de gènes sans dominance, et que ceux de l'hexaploïde, plus nombreux, l'emportent sur ceux du tétraploïde. Les hybrides naturels entre *italicum* et *maculatum* ne sont certainement pas fréquents; on trouve rarement ces deux espèces ensemble, et lorsque c'est le cas, elles présentent généralement un décalage dans la période de floraison, le tétraploïde étant plus précoce que l'hexaploïde. La seule mention d'un hybride naturel que nous connaissons est celle de LOVIS (1954) qui signale à Arundel, dans le Sussex, un hybride entre *Arum neglectum* (TOWNS.) RIDL. et *Arum maculatum* L., dont le nombre chromosomique est  $2n = 69$  ou  $70$ .

### 3.5 Conclusions

Les *Arum* que nous avons étudiés se répartissent en trois groupes de degrés de polyploïdie différents: les diploïdes ( $2n = 28$ ), les tétraploïdes ( $2n = 56$ ), et les hexaploïdes ( $2n = 84$ ).

Les diploïdes représentés par l'espèce *Arum alpinum* SCHOTT et KOTSCHY emend. TERPO sont principalement localisés à l'est de l'Europe où ils ont différencié plusieurs sous-espèces et variétés. On les trouve cependant encore au Nord avec le ssp. *danicum* (PRIME) TERPO, et au Sud avec une sous-espèce non encore bien définie, mais qui englobe en tout cas l'*A. cylindraceum* GASP. in GUSSONE.

Les tétraploïdes comprennent les formes maculées et immaculées de *Arum maculatum* L. emend. MILL. C'est un groupe important, largement répandu en Europe centrale, mais peu fréquent dans la région méditerranéenne.

Les hexaploïdes sont représentés par *Arum italicum* MILL. Dans la région méditerranéenne, on trouve essentiellement le ssp. *italicum*, alors qu'au nord-ouest de la France, et en Angleterre on rencontre les deux sous-espèces *italicum* et *neglectum* (TOWNS.)

PRIME. Il existe encore dans le sud-ouest de la France et au Portugal quelques formes particulières encore mal définies.

La présente étude nous permet de préciser un certain nombre de faits:

- En Europe, les *Arum* présentent une augmentation du degré de polyploïdie de l'Est vers l'Ouest. Le foyer de différenciation du genre *Arum* étant situé à l'est de l'Europe, on remarque que ce sont les taxons les plus éloignés de leur lieu d'origine qui sont le plus fortement polyploïdes. La polyploïdie a donc accompagné la migration vers l'Ouest. Un cas semblable de migration vers l'Ouest d'un taxon d'origine orientale, accompagnée de sa polyploïdisation, a été mis en évidence chez *Veronica prostrata* par BRANDT (1961). Toutefois, la présence d'*Arum* diploïdes au sud de l'Europe, dans le domaine des hexaploïdes, pose un problème qui n'est pas résolu: sont-ils des reliques témoignant d'une aire autrefois beaucoup plus vaste des diploïdes, ou représentent-ils seulement quelques avant-postes isolés de l'aire des diploïdes? Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons pas trancher.
- Les diploïdes ont un tubercule discoïde, et ne sont jamais maculés. Les tétraploïdes, au contraire, ont un tubercule allongé, et présentent toute une gamme de variations entre les formes totalement immaculées, et les formes tachées de noir ou de pourpre sur les feuilles ou sur la spathe; ces différents caractères sont cependant sans effet sur le nombre chromosomique. Il n'y a pas de différences écologiques fondamentales entre les diploïdes et les tétraploïdes: on les trouve généralement dans des endroits frais et humides, en sous-bois, ou sous des haies.
- Les hexaploïdes ont toujours un tubercule allongé; ils sont liés aux climats méditerranéen et atlantique: leur distribution est donc régie principalement par des exigences écologiques. Lorsqu'on les trouve sous d'autres climats, c'est que les conditions locales leur sont particulièrement favorables, ou qu'ils sont échappés de culture. Notons ici que les diploïdes du sud de la France et d'Italie, bien que disséminés dans l'aire des hexaploïdes, n'en ont pas pour autant l'écologie: on ne les trouve pas ensemble, le diploïde colonisant des stations plus élevées que l'hexaploïde: l'*Arum* de Pescina poussait à 700 m., et ceux de Caussols à 1000 m., alors que d'après notre expérience, l'hexaploïde ne pousse guère au-dessus de 400 m.
- Les hybrides naturels entre ces *Arum* de trois degrés de polyploïdie ne semblent pas fréquents; les croisements sont vraisemblablement rendus difficiles par des barrières soit géographiques et écologiques, soit phénologiques.

Il peut paraître surprenant que nous ayons choisi, pour nos études de physiologie comparée, des plantes qui représentent en fait trois espèces différentes. Ces trois taxons sont cependant très voisins puisqu'ils ont été longtemps

confondus (cas de *A. maculatum* et de *A. alpinum*) ou traités comme deux races de la même espèce (cas de *A. maculatum* et de *A. italicum*).

Si l'on considère que la forme du tubercule est un caractère très important, on admet alors que *A. maculatum* et *A. italicum* sont très proches l'un de l'autre, et se différencient nettement de *A. alpinum*. Si l'on considère au contraire que le rythme végétatif est un caractère plus important que la forme du tubercule, on doit alors admettre que *A. maculatum* et *A. alpinum* sont très voisins, et sont nettement distincts de *A. italicum*.

Quoi qu'il en soit, il est clair que, même s'il ne s'agit pas de races chromosomiques d'une seule espèce, nous avons tout de même affaire à des taxons très voisins qui se différencient par leur nombre chromosomique, leur distribution géographique, et dans une certaine mesure leur écologie, ce qui justifie pleinement une étude de physiologie comparée.



Carte du repartition du genre *Arum*

Tableau I. Nombres chromosomiques des *Arum* du groupe *maculatum* L.

Provenance	No de culture	2n
- Région Branesti, Roumanie (jardin botanique de Cluj)	67- 283	28
- Pasarea, région Branesti, Roumanie (jardin botanique de Bucarest)	67- 764	28-42
- Parcul Hemeins, Roumanie (jardin botanique de Iasi)	72-1276	28
- Ukraine, URSS (jardin botanique de Lvov)	71-1130	28
- Wr. Muszkowice, près de Zabkowice, Pologne (jardin botanique de Wroclaw)	68- 284	28
- Hongrie (jardin botanique de Vacratot)	68- 291	28
- Hongrie (jardin botanique de Vacratot)	72-1278	28
- Montagne de Pilis, Hongrie (jardin botanique de Gödöllö)	67- 280	28
- Hongrie (jardin botanique de Pruhonice)	72-1295	28
- Tchécoslovaquie (jardin botanique de Brno)	71-1825	28
- Colline Pavlovskékopce, Moravie australe, Tchécoslovaquie (jardin botanique de Pruhonice)	68- 397	28
- Monts Malé Karpaty, Slovénie occidentale, Tchécoslovaquie (jardin botanique de Pruhonice)	68- 402	28
- Strecno, Slovaquie septentrionale, Tchécoslovaquie (jardin botanique de Pruhonice)	71-1179	28
- Strecno, Slovaquie septentrionale, Tchécoslovaquie (jardin botanique de Pruhonice)	72-1297	28
- Région «Matricum boreale», Tchécoslovaquie (jardin botanique de Kosice)	71-1128	28
- Raxalpe, Steiermark (jardin botanique de Vienne)	67- 208	28
- Südlcher Wienerwald (jardin botanique de Vienne)	72- 494	28
- Treldeanaes près de Vejle, Danemark, legit prof. K. LARSEN, Université de Aarhus	70-1794	28
- Pescina, Abruzzes, Italie	71-1692	28
- Plateau de Caussols, Alpes Maritimes, France	74- 814	28
- Plateau de Caussols, Alpes Maritimes, France	74-1277	28
- Région Bozovici, Banat, Roumanie (jardin botanique de Iasi)	69- 305	56
- Village de Machnin, Bohême septentrionale, Tchécoslovaquie (jardin botanique de Liberec)	71-1180	56
- Heiligenstadt, Allemagne (jardin botanique de Jena)	71- 992	56
- Région de Weimar, Allemagne (jardin botanique de Jena)	72- 493	56
- Thüringe, district d'Erfurt, Küllsted/Eichsfeld, Allemagne (jardin botanique de Leipzig)	70-1226	56
- Thüringe, district d'Erfurt, Martinfeld/Eichsfeld, Allemagne (jardin botanique de Leipzig)	70-1227	56
- Küllsted, district d'Erfurt, Allemagne (jardin botanique de Leipzig)	72- 817	56
- Freiberg, Saxe, Allemagne (jardin botanique de Halle)	68- 217	56
- Près de Eisleben, Allemagne (jardin botanique de Halle)	68- 243	56
- Hettsted, Harz, Allemagne (jardin botanique de Halle)	68- 244	56
- Rudolstadt, Allemagne (jardin botanique de Halle)	71- 492	56
- Près de Allstedt, Kreis Sanderhausen, Allemagne (jardin botanique de Halle)	71- 493	56
- Lausitz, près de Löbau, Allemagne (jardin botanique de Halle)	71-1392	56
- Harz, près de Gernrode, Allemagne (jardin botanique de Halle)	71-1393	56
- Grillenberg, Harz, Allemagne (jardin botanique de Halle)	72-1272	56
- Région de Weimar, Allemagne (jardin botanique de Halle)	72-1273	56
- Questenberg, Harz, Allemagne (jardin botanique de Halle)	72-1274	56
- Hochdahl, Rheinland, Allemagne (jardin botanique de Oldenburg)	68- 270	56
- Urach, Souabe, Allemagne (jardin botanique de Oldenburg)	68- 271	56
- Stadtkreis Neuss, Reuschenberg, Allemagne (jardin botanique de Düsseldorf)	71-1156	56
- Göttinger Wald, Allemagne (jardin botanique de Göttingen)	72- 371	56
- Environs de Tübingen, Allemagne (jardin botanique de Tübingen)	71- 977	56
- Malente, Schleswig-Holstein, Allemagne (jardin botanique de Hambourg)	69-1027	56
- Environs des chutes du Rhin, Schaffhouse, Suisse	70-1597	56
- Schleithelm, Schaffhouse, Suisse	70-1622	56
- Entre Hohbrugg et Siblingen, Schaffhouse, Suisse	70-1623	56
- Näppenthal, Schaffhouse, Suisse	70-1624	56
- Arlesheim, Bâle, Suisse	70-1539	56
- Région de Pfeffingen, Bâle, Suisse (jardin botanique de Bâle)	72- 487	56
- Région de Bâle, Suisse (jardin botanique de Champex)	72- 489	56
- Région de Delémont, Jura, Suisse	70-1540	56
- Région de Boncourt, Jura, Suisse	70-1621	56
- Porrentruy, Jura, Suisse	61- 689	56
- Entre Porrentruy et Alle, Jura, Suisse	67- 843	56

Tableau 1 cont.

Provenance	No de culture	2n
- Lugnez, Jura, Suisse	70-1633	56
- Le Mail, Neuchâtel, Suisse	70-1536	56
- La Tène, près de Marin, Neuchâtel, Suisse	70-1598	56
- Les Chaumes, Rochefort, Neuchâtel, Suisse	70-1616	56
- Bois de la Râpe, Vaud, Suisse	70-1594	56
- Forêt de Plambois sur Champmartin, Vaud, Suisse	71-1515	56
- Grottes d'Altavilla, près de Morat, Fribourg, Suisse	67- 842	56
- Entre Löwenberg et Altavilla, Fribourg, Suisse	68-1051	56
- Roche, Vaud, Suisse	70-1530	56
- Entre Bouveret et Saint-Gingolph, Valais, Suisse	70-1529	56
- Réserve de Mategnin, Genève, Suisse (jardin botanique de Genève)	67- 779	56
- Région de Genève, Suisse (jardin botanique de Genève)	71-1110	56
- Bord de l'Arve, près de Carouge, Genève, Suisse (jardin botanique de Meyrin)	71-1115	56
- La Dôle, Vaud, Suisse (jardin botanique de Meyrin)	73- 319	56
- San Nicolao, Tessin, Suisse	62- 177	56
- Arzo, Tessin, Suisse	67- 185	56
- Emblem, Belgique (jardin botanique de Liège)	70-1200	56
- Dolembreux, Belgique (jardin botanique de Liège)	71- 922	56
- Bois de Blaimont, Virelles, Belgique (jardin botanique de Bruxelles)	70-1194	56
- Belleville, Meurthe-et-Moselle, France (jardin botanique de Nancy)	67- 621	56
- Zommange, Moselle, France (jardin botanique de Nancy)	72- 821	56
- Strasbourg, Robertsau, Bas-Rhin, France (jardin botanique de Strasbourg)	71-1206	56
- Strasbourg, Robertsau, Bas-Rhin, France (jardin botanique de Strasbourg)	72- 818	56
- Côte d'Arbois, Doubs, France (jardin botanique de Besançon)	72- 490	56
- Chambolle-Musigny, Côte d'Or, France (jardin botanique de Dijon)	71-1097	56
- Francheville, Côte d'Or, France (jardin botanique de Paris)	72- 816	56
- Haute Savoie, France (jardin botanique de La Jaysinia)	71-1389	56
- Saint-Gingolph-Thollon, Haute-Savoie, France	70-1528	56
- Bois-le-Sire, Courcelles, territoire de Belfort, France	70-1620	56
- Entraigues, Berry, Cher, France, legit C. FAVARGER	72- 551	56
- Ouzouer sur Loire, Loiret, France legit R. FORISSIER	72-1596	56
- Région d'Orléans, Loiret, France	71-1298	56
- Parc d'Avocourt, Athis, Essone, France	71-1233	56
- Parc d'Avocourt, Athis, Essone, France	71-1235	56
- Parc des Fontaines, Juvisy, Essone, France	71-1236	56
- Parc des Fontaines, Juvisy, Essone, France	71-1237	56
- Parc des Fontaines, Juvisy, Essone, France	71-1238	56
- Parc des Fontaines, Juvisy, Essone, France	71-1239	56
- Evry, Parc Elisabeth, Essone, France	71-1293	56
- Evry, Parc Elisabeth, Essone, France	71-1294	56
- Evry, Parc Elisabeth, Essone, France	71-1296	56
- Evry, Parc Elisabeth, Essone, France	71-1297	56
- Connerré, bord de route, Sarthe, France	71-1240	56
- Connerré, bord de route, Sarthe, France	71-1241	56
- Connerré, bord de route, Sarthe, France	71-1242	56
- Connerré, bord de route, Sarthe, France	71-1243	56
- Connerré, peupleraie, Sarthe, France	71-1244	56
- Connerré, peupleraie, Sarthe, France	71-1245	56
- Connerré, talus de route, Sarthe, France	71-1246	56
- Connerré, talus de route, Sarthe, France	71-1247	56
- Connerré, lisière forêt, Sarthe, France	71-1249	56
- Connerré, lisière forêt, Sarthe, France	71-1250	56
- Maquère, bord de route, entre le Mans et Conlie, Sarthe, France	71-1251	56
- Tressaint, bord de la Rance, Côtes-du-Nord, France	71-1253	56
- Tressaint, idem	71-1254	56
- Tressaint, idem	71-1255	56

Tableau I cont.

Provenance	No de culture	2n
- Tressaint, idem	71-1256	56
- Tressaint, idem	71-1257	56
- Tressaint, idem	71-1258	56
- Tressaint, idem	71-1259	56
- Tressaint, idem	71-1260	56
- Tressaint, idem	71-1261	56
- Tressaint, idem	71-1262	56
- Tressaint, idem	71-1263	56
- Tressaint, idem	71-1264	56
- Tressaint, idem	71-1265	56
- Tressaint, idem	71-1267	56
- Tressaint, idem	71-1268	56
- Tressaint, idem	71-1270	56
- Tressaint, idem	71-1271	56
- Tressaint, idem	71-1272	56
- Tressaint, idem	71-1273	56
- Tressaint, bord de la Rance, Côtes-du-Nord, France	71-1274	56
- Tressaint, bord de la Rance, Côtes-du-Nord, France	71-1275	56
- Notre-Dame du Guildo, Côtes-du-Nord, France	71-1280	56
- Notre-Dame du Guildo, Côtes-du-Nord, France	71-1281	56
- Notre-Dame du Guildo, Côtes-du-Nord, France	71-1282	56
- Notre-Dame du Guildo, Côtes-du-Nord, France	71-1283	56
- Notre-Dame du Guildo, Côtes-du-Nord, France	71-1284	56
- Hautes-Pyrénées, France (jardin botanique de Paris)	67- 712	56
- Adast, Hautes-Pyrénées, France (jardin botanique de Paris)	71-1396	56
- Betharram, Basses Pyrénées, France	75-1384	56
- Larrau, Basses Pyrénées, France	75-1386	56

Tableau II. Nombre chromosomique des *Arum* du groupe *italicum* MILL.

Provenance	No de culture	2n
- Pyran, Istrie, Yougoslavie, (jardin botanique de Graz)	67- 200	84
- Muzzano, Tessin, Suisse (det. C. FAVARGER)	68-1116	84
- Vegliasco-Moglio, Ligurie, Italie	69- 598	84
- San Damiano, Ligurie, Italie	69- 600	84
- Alassio, Ligurie, Italie	70- 702	84
- Migliarino, Pise, Italie (jardin botanique de Pise)	71-1397	84
- Pacentro, Abruzzes, Italie	70- 621	84
- Massif de la Majella, Abruzzes, Italie	71-1693	84
- Pied du Morrone, Abruzzes, Italie	71-1691	84
- Foresta Umbra, Gargano, Italie	72-1624	84
- San Rosalia, Monreale, Palerme, Sicilie(jardin botanique de Palerme)	72- 938	84
- Saint-Gilles - Saintes-Maries-de-la-Mer, Camargue, France	68-1152	84
- Antibes, Alpes-Maritimes, France	74- 845	84
- Itxassou, Pays Basque, Basses-Pyrénées, France	71-1824	84
- Arette, pied du Pic Mandrya, Basses Pyrénées, France	75-1385	84
- Athis, Essone, France	71-1228	84
- Athis, Essone, France	71-1229	84
- Parc d'Avocourt, Athis, Essone, France	71-1230	84
- Parc d'Avocourt, Athis, Essone, France	71-1231	84
- Parc d'Avocourt, Athis, Essone, France	71-1232	70
- Parc d'Avocourt, Athis, Essone, France	71-1234	84
- Etables de Bretagne, Côtes-du-Nord, France (jardin botanique de Rouen)	68- 148	84

Tableau II cont.

Provenance	No de culture	2n
- Saint-Ilan, Côtes-du-Nord, France	71-1276	84
- Saint-Ilan, Côtes-du-Nord, France	71-1277	84
- Saint-Ilan, Côtes-du-Nord, France	71-1278	84
- Saint-Ilan, Côtes-du-Nord, France	71-1279	84
- La Vallée, Dinard, Ille-et-Vilaine, France	71-1285	84
- Saint-Jouan-des-Guérets, Ille-et-Vilaine, France	71-1286	84
- Saint-Suliac, Ille-et-Vilaine, France	71-1287	84
- Etang du Moulin Neuf, La Richardais, Ille-et-Vilaine, France	71-1288	84
- Etang du Moulin Neuf, La Richardais, Ille-et-Vilaine, France	71-1289	84
- Etang du Moulin Neuf, La Richardais, Ille-et-Vilaine, France	71-1290	84
- Etang du Moulin Neuf, La Richardais, Ille-et-Vilaine, France	71-1291	84
- La Landriais, Ille-et-Vilaine, France	71-1292	84
- Portugal (jardin botanique de Porto)	67- 268	84
- Portugal (jardin botanique de Porto)	71- 495	84
- Azeitas, Lisbonne, Portugal (jardin botanique de Lisbonne)	70-1406	84
- Monte Junto, Portugal (jardin botanique de Lisbonne)	71-1395	84
- Portugal (jardin botanique de Oeiras)	69- 214	84
- Portugal (jardin botanique de Coïmbra)	71-1394	84

#### 4. *Trisetum distichophyllum* (VILL.) P.B. et *Trisetum argenteum* (WILLD.) ROEM et SCHULT.

##### 4.1 Introduction

Dans une note préliminaire (BEURET 1974), nous avons déjà précisé un certain nombre de faits sur la cytologie et la distribution géographique des trisetes alpins; aussi, pour éviter des redites inutiles, nous nous permettons de renvoyer le lecteur à ce travail. Par souci de clarté, nous rappellerons toutefois ici les faits principaux qui ressortent de cette étude.

##### 4.2 Les faits

*Trisetum distichophyllum* est vraisemblablement une espèce endémique de l'arc alpin et du Jura méridional; sa présence dans les Pyrénées, signalée par quelques flores, exige confirmation. La présence de ce taxon dans les Carpates est mise en doute par SAVULESCU (1972); il s'agirait plutôt, d'après cet auteur, de *Trisetum macrotrichum* HACK. qui serait un vicariant oriental du *Trisetum distichophyllum* (VILL.) P.B.

Les populations des Alpes occidentales sont toutes tétraploïdes ( $2n = 28$ ), à l'exception de deux individus hexaploïdes ( $2n = 42$ ) récoltés respectivement au Ventoux et au Col de l'Iseran.

Dans les Alpes orientales, les populations sont généralement octoploïdes ( $2n = 56$ ); nous y avons cependant décelé la présence de deux individus tétraploïdes, l'un dans les Alpes bavaroises, l'autre dans le Gschnitztal, ainsi que de deux individus hexaploïdes, l'un en Carinthie, et l'autre en Engadine.

Les individus hexaploïdes sont très dispersés dans toute la chaîne des Alpes, et ne représentent probablement pas une sippe particulière; il est d'ailleurs fort probable que leur origine n'est pas la même partout. Pour les plantes des Alpes orientales, on peut penser à une origine hybride entre *Trisetum distichophyllum* octoploïde, et *Trisetum argenteum* tétraploïde; en effet, les aires de ces deux taxons présentent des points de contact. En revanche, pour les plantes des Alpes occidentales, on ne peut pas invoquer une origine semblable, car on n'y trouve ni *Trisetum distichophyllum* octoploïde, ni *Trisetum argenteum*; une origine possible serait alors la rencontre fortuite d'un gamète réduit ( $n = 14$ ) et d'un gamète non réduit ( $n = 28$ ).

*Trisetum distichophyllum* présente deux races chromosomiques dont l'une, tétraploïde, a son centre de gravité à l'ouest, tandis que l'autre, octoploïde, l'a à l'est. Il semble donc, à première vue, qu'on puisse considérer ces deux sippes comme des pseudo-vicariants de type occidental-oriental (FAVARGER 1962). Or, la découverte du tétraploïde à l'est

de l'aire de l'octoploïde remet en question cette interprétation des faits. On peut alors se demander si l'octoploïde n'occupe pas plutôt une position centrale dans les Alpes, encadré qu'il serait à l'ouest et à l'est par des populations tétraploïdes qui occupent probablement des territoires ayant servi de refuges pendant les glaciations. Un cas de distribution très semblable se retrouve d'ailleurs chez *Senecio incanus* (FAVARGER 1964).

*Trisetum argenteum* est un taxon que nous avons toujours trouvé tétraploïde. C'est une espèce des Alpes austro-orientales dont le centre de gravité se trouve aux Dolomites; on peut le considérer comme un vicariant vrai de *Trisetum distichophyllum* tétraploïde des Alpes occidentales.

Les caractères qui permettent de séparer *Trisetum distichophyllum* de *T. argenteum* ne sont pas toujours bien tranchés, et sont plutôt d'ordre quantitatif que qualitatif; de plus, il est probable qu'on ait parfois affaire à des formes intermédiaires de nature hybride. Ces hybrides pouvant théoriquement se produire, en Autriche notamment, avec les deux sippes de *T. distichophyllum*, on voit à quel point les choses peuvent être complexes. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons pas encore débrouiller ce problème pour lequel des études supplémentaires seront nécessaires.

En 1957, FAVARGER publiait  $2n = \text{env. } 49$  pour un *Trisetum distichophyllum* de Il Fuorn dans les Grisons, et signalait plus tard (FAVARGER 1959) que la méiose de cette plante présentait des anomalies: 6 à 8 univalents en métaphase I. Nous avons émis l'hypothèse (BEURET 1974) qu'il s'agissait peut-être d'un hybride entre une plante à  $2n = 56$  et une plante à  $2n = 42$  ( $28 + 21 = 49$ ), ces deux degrés de polyploidie étant représentés dans la région. Nous avons pu nous procurer l'an dernier des plantes provenant du même endroit que celles étudiées par FAVARGER, et cette année, nous en avons étudié la méiose. Cependant, les méioses que nous avons observées étaient assez régulières, et on pouvait compter généralement 28 bivalents; dans certains cas, nous avons observé quelques multivalents. Quoi qu'il en soit, ces plantes étaient rigoureusement octoploïdes. Nous n'avons donc pas pu retrouver de *Trisetum* heptaploïde, mais il est fort probable qu'il en existe dans ces régions du sud-est des Alpes où se côtoient *Trisetum distichophyllum* et *Trisetum argenteum*.

### 4.3 Conclusions

Le groupe des trisetes alpins est un matériel très intéressant pour les recherches de physiologie comparée: il s'agit de taxons très voisins qui diffèrent par leur nombre chromosomique, leur distribution géographique, ou leur écologie. Nous n'avons pas remarqué de différences écologiques importantes entre *Trisetum distichophyllum* tétraploïde et octoploïde: ils colonisent l'un et l'autre les mêmes stations, des éboulis calcaires grossiers ou moyens, souvent assez secs. *Trisetum argenteum* en revanche se rencontre fréquemment dans des éboulis plus fins, retenant mieux l'humidité et la terre végétale. Il croît d'autre part dans des stations souvent moins élevées et plus chaudes que *T. distichophyllum*.

## 5. *Arenaria moebringioides* MURR et *Arenaria ciliata* L.

### 5.1 Introduction

Les problèmes taxonomiques posés par la grande variabilité de la sabline ciliée dans nos Alpes, ainsi que les relations de cette plante avec les taxons affines du nord et de l'est de l'Europe ont été étudiés par FAVARGER (1960, 1963 et 1965). Il ressort de ces études que le groupe de *Arenaria ciliata* L. s. lat. comprend dans nos Alpes trois taxons qui se différencient par leur morphologie, leur nombre chromosomique, et leur distribution géographique. Il s'agit de:

<i>Arenaria moebringioides</i> MURR	$n = 20$
<i>Arenaria ciliata</i> L. ssp. <i>ciliata</i>	$n = 40, 60, 80$
<i>Arenaria ciliata</i> L. ssp. <i>bernensis</i> FAVARGER	$n = 100, 120$

D'après HALLIDAY (1961) (in FAVARGER 1965), le nombre de base du groupe est  $x = 20$ . On peut donc considérer *A. moebringioides* comme diploïde, les cytotypes de *A. ciliata* ssp. *ciliata* respectivement comme tétra-, hexa-, et octoploïde, enfin ceux de *A. ciliata* ssp. *bernensis* comme déca-, et dodécaploïde.

## 5.2 Les faits

Les études de FAVARGER et de HALLIDAY (*opera citata*) ont permis de préciser la position taxonomique de ces taxons du groupe *ciliata*, leurs relations, et dans une certaine mesure, leur origine. On peut résumer les résultats de ces investigations de la manière suivante:

Le taxon *A. moebringioides* MURR doit être séparé de *A. ciliata* L.: le nombre élevé de sous-espèces rattachées à *A. ciliata* L., ainsi que des différences morphologiques et biométriques importantes entre *A. moebringioides* et *A. ciliata* ssp. *ciliata* sont des arguments qui parlent en faveur du rétablissement de *A. moebringioides* MURR comme espèce indépendante.

*Arenaria ciliata* L. ssp. *ciliata* est représenté par trois cytotypes:  $n = 40$ ,  $60$ , et  $80$ . Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne trouve jamais le tétraploïde ( $n = 40$ ) à l'est du méridien  $10^\circ$  de longitude est, et l'octoploïde ( $n = 80$ ) ne franchit jamais cette limite vers l'ouest. Ces deux cytotypes se comportent donc comme des pseudo-vicariants du type occidental-oriental (FAVARGER 1962). Au contact des deux aires, on peut trouver des individus probablement hybrido-gènes à  $n = 60$  (Ofenpass, et Val dal Botsch). Notons cependant qu'à la Marmolada, dans les Dolomites italiennes, on trouve également des plantes à  $n = 60$  (FAVARGER, non publ.); il semble donc que cette race hexaploïde ait une aire plus étendue que la seule zone de contact entre les tétraploïdes et les octoploïdes. Il n'a pas été possible jusqu'ici de distinguer ces trois races par la morphologie ni par l'écologie; il se pourrait cependant qu'elles diffèrent par la physiologie.

*Arenaria ciliata* L. ssp. *bernensis* FAVARGER présente deux cytotypes: l'un décaploïde ( $n = 100$ ) au Wiener Schneeberg et à la Raxalpe (Autriche), et l'autre dodécaploïde ( $n = 120$ ) dans les Préalpes suisses (Gantrisch). Les plantes de ces deux provenances pourtant très éloignées sont pratiquement identiques, tant par leur morphologie que par leur écologie.

Il semble que la séparation entre le taxon diploïde nordique *Arenaria ciliata* L. ssp. *frigida* OSTENF. et DAHL et *Arenaria moebringioides* MURR, taxon principalement alpine-pyrénéen, ait eu lieu au Tertiaire déjà; pendant les glaciations, *A. moebringioides* s'est vraisemblablement réfugié dans les Alpes occidentales et méridionales, et a subsisté dans les nunatakker préalpines.

*A. ciliata* ssp. *ciliata* pourrait être apparu dans les Alpes pendant les périodes interglaciaires par polyploïdisation de la sous-espèce *pseudofrigida* immigrée; mais ce qui paraît plus probable encore, c'est que ce taxon polyploïde ait pris naissance après les glaciations par croisement entre deux sippes diploïdes réfugiées pendant les glaciations aux deux extrémités de l'arc alpin: *Arenaria moebringioides* MURR. à l'ouest, et *Arenaria ciliata* L. ssp. *tatrensis* (ZAPAL.) FAVARGER à l'est. Il est intéressant de constater à ce sujet que dans les Pyrénées, on ne rencontre que *Arenaria moebringioides*, toujours diploïde (KÜPFER (1974).

Il est difficile de savoir si les deux cytotypes de *Arenaria ciliata* L. ssp. *bernensis* FAVARGER, séparés par une distance de plus de 600 km, ont une origine commune ou indépendante, c'est-à-dire si le taxon est monotopique ou polytopique. La grande ressemblance morphologique parle peut-être en faveur d'une origine commune, mais la découverte récente par STRUB & BOURGNON (non publ.) dans les Préalpes fribourgeoises d'une plante que FAVARGER a trouvée décaploïde (non publ.), semble plutôt indiquer que le cytotype à  $n = 120$  est issu du croisement du cytotype à  $n = 100$  avec *Arenaria moebringioides* très fréquent dans les régions basses du massif du Gantrisch. Si le cytotype à  $n = 100$  des Alpes autrichiennes (Wiener Schneeberg, Raxalpe) a la même origine que celui des Préalpes fribourgeoises (Morteys, Dent de Bimmis), ce qui paraît vraisemblable en raison de leur grande ressemblance, il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de préciser où il a pris naissance. Quoi qu'il en soit, aussi bien ces plantes décaploïdes que le taxon dodécaploïde du Gantrisch représentent un endémisme local récent, un apendémisme au sens de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961).

## 5.3 Résultats

Nous avons personnellement très peu travaillé sur la cytotaxonomie de ce groupe déjà fort bien étudiée par FAVARGER (*opera citata*). Toutefois, pour nos expériences de physiologie, nous avons besoin de matériel neuf à côté des plantes en culture au jardin botanique depuis quelques années. Or, il nous fallait déterminer leur nombre chromosomique, ce qui nous a permis d'ajouter quelques provenances nouvelles à celles de FAVARGER.

Nous avons donc effectué un certain nombre de comptages chromosomiques sur différentes provenances de *Arenaria moebringioides* et *A. ciliata*. Ces résultats ne font que confirmer la répartition géographique des différents cytotypes telle qu'elle a été définie par FAVARGER (1965), mais n'apportent aucun fait très nouveau. Nous mentionnerons cependant ci-dessous ces quelques résultats, sans pour autant refaire une carte de distribution: Tableau III.

Tableau III. Nombres chromosomiques de *Arenaria ciliata* L. s. lat.

Provenance	Taxon	No de culture	n	2n
Col du Sanetsch, Valais, Suisse	<i>A. moebringioides</i>	72-1653		40
Alpe d'Isenau, Vaud, Suisse	<i>A. moebringioides</i>	73-1048		40
Grande Scheidegg, Berne, Suisse	<i>A. moebringioides</i>	74- 353	20	
Belle Combe, Haute-Maurienne, France	<i>A. moebringioides</i>	74- 199	20	
Unterrothorn, Valais, Suisse	<i>A. ciliata</i>			
	ssp. <i>ciliata</i>	73-1241		40
Heiligenblut, Schareck, Autriche	<i>A. ciliata</i>			
	ssp. <i>ciliata</i>	74-1130		ca 160
Marmolada, Dolomites, Italie	<i>A. ciliata</i>			
	ssp. <i>ciliata</i>	72-1706	60	
Dent de Bimmis, Fribourg, Suisse	<i>A. ciliata</i>			
	ssp. <i>bernensis</i>	73-1277		ca 100

Il ne faut pas s'étonner du manque de précision de certains comptages: d'une part, il est possible que ces hauts polyploïdes présentent une certaine variation du nombre de chromosomes, et d'autre part, il est très difficile, en raison des nombreuses superpositions inévitables, d'assurer un comptage sans équivoque. Il n'en reste pas moins que dans ces comptages peu précis, le niveau de polyploïdie est assuré.

#### 5.4 Conclusions

En résumé, nous avons à notre disposition pour les études comparatives de transpiration des *Arenaria*, six niveaux de polyploïdie différents:

- *Arenaria moebringioides* MURR, diploïde ( $n = 20$ ), taxon dont le centre de gravité est à l'ouest, mais qui s'étend vers l'est par deux voies différentes: d'une part par les Préalpes et les Hautes Alpes calcaires, et d'autre part par le sud des Alpes jusqu'aux Dolomites. D'après MERXMÜLLER (non publ.), on le trouve également en Bavière.
- les trois cytotypes de *Arenaria ciliata* L. ssp. *ciliata*, tétraploïde, hexaploïde, et octoploïde ( $n = 40, 60$  et  $80$ ). Ces trois cytotypes colonisent les massifs centraux des Alpes, avec une augmentation du degré de polyploïdie d'ouest en est.
- les deux cytotypes de *Arenaria ciliata* L. ssp. *bernensis* FAVARGER, décaploïde et dodécaploïde ( $n = 100$  et  $120$ ) qui sont des endémiques très localisés, aux exigences écologiques plus strictes que les deux taxons précédents.

Même si nous traitons ici *Arenaria moebringioides* MURR comme une espèce, il s'agit tout de même d'un taxon très voisin de *Arenaria ciliata* L. D'ailleurs, dans «Flora Europaea» TUTIN et coll. (1964) considèrent à nouveau ce taxon comme une sous-espèce de *A. ciliata* L.

Les différents taxons de ce groupe complexe des sablines ciliées diffèrent les uns par la distribution géographique, les autres par l'écologie, de sorte que nous avons là un matériel particulièrement intéressant pour voir si la distribution géographique et l'écologie sont liées à des différences physiologiques.

## 6. *Lotus corniculatus* L. s. lat.

### 6.1 Introduction

D'après HESS et coll. (1970), le groupe des lotiers corniculés serait formé en Suisse de cinq taxons différents:

- *Lotus uliginosus* SCHKUHR
- *Lotus corniculatus* L.
- *Lotus pilosus* JORDAN
- *Lotus alpinus* (D.C.) SCHLEICHER
- *Lotus tenuis* WALDST. et KIT.

*Lotus corniculatus* (s. lat.) est représenté dans les associations végétales les plus diverses par des plantes montrant une variation morphologique importante. Ces formes n'ont pas toutes la même valeur taxonomique, si bien qu'il en résulte une certaine confusion dans la systématique.

Si le problème est encore assez mal connu en Suisse, il a été bien étudié en Hongrie par UJHELYI (1960) et BORSOS (1966, 1969, et 1971), ainsi qu'en Tchécoslovaquie et en Europe centrale par ZERTOVA (CHRTKOVA-ZERTOVA) dans de nombreuses publications dont nous ne pouvons pas donner ici le détail. Nous mentionnerons cependant l'étude sur les espèces du genre *Lotus corniculatus* L. en Tchécoslovaquie I à V (ZERTOVA 1961, 1962, 1964, 1966, et 1972), et la monographie de *Lotus corniculatus* L. en Europe centrale et septentrionale (CHRTKOVA-ZERTOVA 1973).

La cytologie et la génétique de ce groupe complexe ont été étudiées par de nombreux auteurs que nous ne pouvons pas mentionner dans le cadre de ce travail (cf. HESS et coll. 1970, et BOLKHOVSKIKH et coll. 1969). L'étude des lotiers fait en effet l'objet d'un grand nombre de recherches partiellement dirigées et coordonnées par le généticien canadien W.F. GRANT.

### 6.2 Les faits

Les taxons de ce groupe présentent une différenciation tantôt cytologique, tantôt écologique (l'un n'excluant pas l'autre); ils constituent donc un matériel intéressant pour les études de physiologie que nous envisageons ici. Nous avons alors choisi, au sein du groupe, trois taxons que nous pouvions nous procurer facilement; à savoir: *Lotus corniculatus* L. s. str., *Lotus alpinus* (D.C.) SCHLEICHER, et *Lotus tenuis* WALDST. et KIT.

*Lotus corniculatus* L. est une espèce polymorphe, tétraploïde ( $2n = 24$ ), qui comprend toute une série de taxons plus ou moins génétiquement différents. Ceci se manifeste par une grande variabilité morphologique, et par une amplitude écologique importante. Dans les stations à caractère xérique, on trouve généralement les formes les plus velues; cependant, d'après LARSEN & ZERTOVA (1963), il existe des formes de passage entre les plantes glabres et les plantes velues.

*Lotus alpinus* (D.C.) SCHLEICHER croît exclusivement en altitude à l'étage alpin, et rarement à l'étage subalpin. C'est une espèce diploïde ( $2n = 12$ ) dont le nombre chromosomique fut publié pour la première fois indépendamment par FAVARGER (1953) et par LARSEN (1953). Si *Lotus alpinus* ne descend jamais en plaine, *L. corniculatus* est en revanche largement répandu dans les Alpes (FAVARGER op. cit.); on ne le trouve cependant guère au-dessus de 2000 m. Tout en restant tétraploïde, *L. corniculatus* peut alors présenter une grande ressemblance avec *L. alpinus*.

*Lotus tenuis* WALDST. et KIT. est diploïde ( $2n = 12$ ); c'est une espèce de plaine généralement,\* qu'on rencontre dans des stations chaudes et plutôt humides. On la trouve sur des sols calcaires, parfois légèrement salés. C'est une plante peu répandue, certainement en raison de ses exigences écologiques assez strictes.

Si *Lotus tenuis* est une espèce à part, bien définie par son écologie, sa morphologie, et sa cytologie, *L. corniculatus* et *L. alpinus* sont deux taxons très voisins qui présentent la pseudo-vicariance de type alpino-planitiaire définie par FAVARGER (1964).

\* Il faut signaler cependant que dans certains endroits bien exposés, ce taxon peut atteindre des altitudes relativement élevées. C'est le cas notamment dans le Queyras, où FAVARGER (non publ.) l'a observé à 2000 m.

Contrairement à l'opinion de PRZYWARA & SCHMAGER (1967), *Lotus alpinus* diploïde ne se trouve pas seulement dans les Alpes. KÜPFER (1974) a montré que dans les Pyrénées ce taxon remplaçait aussi *L. corniculatus* tétraploïde en altitude. En Sierra Nevada, d'autre part, *L. alpinus* est remplacé par *L. glareosus*, taxon très affiné, également diploïde. Dans les Apennins, nous avons trouvé récemment une race hexaploïde ( $2n = 36$ ) de *L. alpinus* (BEURET, à paraître). En revanche, nous n'y avons pas rencontré la sippe diploïde.

### 6.3 Conclusions

Comme dans le cas des sablines ciliées, nous avons personnellement très peu travaillé sur la cytologie des lotiers. Toutefois, pour pouvoir mener à bien nos expériences sur la transpiration, nous avons été amené à déterminer le nombre chromosomique des lotiers de quelques provenances. Mis à part le cas des lotiers hexaploïdes d'Italie, nos résultats sont en accord avec ceux des auteurs cités précédemment, à savoir:

- *Lotus tenuis* est diploïde ( $2n = 12$ ), et se rencontre généralement en plaine dans des stations chaudes.
- *Lotus corniculatus* est tétraploïde ( $2n = 24$ ), et présente une grande amplitude écologique; on peut encore le trouver à 2000 m.
- *Lotus alpinus* est diploïde ( $2n = 12$ ), et ne se rencontre qu'aux altitudes élevées.

Nous avons donc à disposition pour les mesures comparative de transpiration trois espèces voisines, ayant chacune un comportement écologique particulier, ou différant par leur degré de polyploïdie.

## Chapitre II

### La transpiration des espèces étudiées

#### 1. Introduction

Comme nous l'avons déjà précisé dans l'introduction générale, la connaissance du comportement physiologique d'un taxon est très importante pour comprendre sa répartition géographique et ses exigences écologiques. Les besoins en eau, caractérisés par la transpiration et la résistance à la sécheresse, représentent certainement un des facteurs les plus importants qui influencent la localisation des espèces.

Dans leur remarquable étude sur la connaissance des races biologiques, GUINOCHET & LEMÉE (1950) arrivent à la conclusion que le comportement hydrique des diverses souches de *Molinia coerulea* est en rapport avec leur localisation écologique et phytosociologique: »Ces caractères hydriques sont tels que chacune des formes est le mieux adaptée aux conditions d'humidité de l'habitat d'où elle provient . . . ». Plus récemment, SOUCHON (1972) tire des conclusions identiques de ces comparaisons sur la physiologie d'écotypes stationnels de *Cardamine pratensis*.

Les activités métaboliques des plantes sont une suite complexe de phénomènes étroitement liés les uns aux autres dans une parfaite coordination qui caractérise la vie. Seule une plante turgescente est capable de réaliser tous les processus biochimiques dont dépend cette vie. Il est alors évident que la photosynthèse et la respiration, deux activités métaboliques parmi les plus importantes puisque ce sont elles qui contrôlent le bilan énergétique de la plante, dépendent dans une large mesure du degré d'hydratation. Selon STOCKER (1947) (in POLSTER 1965), lorsqu'une plante est soumise à une sécheresse croissante, elle passe d'abord par une «phase de réaction» au cours de laquelle la respiration augmente. Cet accroissement, observé également par d'autres auteurs, semble dû à une augmentation des réactions du catabolisme par rapport aux synthèses. Si la période de sécheresse se poursuit, on observe alors une diminution de la respiration d'autant plus grande que le sol est plus sec: c'est la «phase de restitution».

L'effet de l'assèchement sur la photosynthèse est diamétralement opposé à l'effet produit sur la respiration: d'après ILJIN (1925) (in POLSTER, op. cit.), l'intensité de l'assimilation photosynthétique peut diminuer jusqu'à 1/30 de sa valeur normale lors de forts déficits hydriques dans la plante. D'autres auteurs cités par POLSTER rapportent également que la photosynthèse ne dépend pas uniquement de l'ouverture des stomates, mais également dans une grande mesure de l'état d'hydratation du protoplasme. Après cette première diminution, la photosynthèse augmente à nouveau pendant la «phase de restitution», tandis que la respiration diminue (STOCKER, op. cit.)

Il est bien connu qu'au-dessous d'un certain degré d'hydratation (en général environ 60 %), la plante subit des dommages irréversibles. D'après SCHIMPER & von FABER (1935), la variation journalière du contenu en eau ne dépasse généralement pas 1 % chez les mésophytes, alors que certains xérophytes peuvent perdre jusqu'à 30 % de leur eau sans en souffrir. Les plantes ne présentent donc pas toutes la même résistance à la sécheresse, et de nombreux mécanismes d'ordre anatomique et physiologique ont été développés par les xérophytes pour survivre dans les milieux secs. La possibilité pour une plante d'empêcher le dessèchement de ses tissus («avoidance»), et le degré de sécheresse-limite pour lequel les tissus peuvent encore survivre («tolerance») sont considérés par LEVITT (1956) (in SOUCHON 1972) comme les principaux critères qui permettent de caractériser les plantes dans leurs réactions vis-à-vis de la sécheresse; quant à VIEIRA DA SILVA (1967), il utilise la turgescence relative au point de flétrissement. D'après PISEK & WINKLER (1953), une activité métabolique normale est encore possible avec une perte d'eau ne dépassant pas 15 % de la teneur habituelle, alors que 56 % représente la perte d'eau maximum qu'une plante peut tolérer.

Vu le rôle que joue le degré d'hydratations dans l'activité métabolique d'un végétal, nous pouvons admettre que la transpiration est un des processus les plus importants qui régissent la localisation écologique des espèces. L'étude de cette transpiration est donc un aspect essentiel de toute recherche qui tend à découvrir les rapports existant entre la physiologie et la distribution des espèces.

Comme nous l'avons déjà précisé (voir introduction générale), les groupes de taxons que nous avons choisis dans cette étude se différencient de manière variable par leur nombre chromosomique, leur distribution géographique, et leur localisation écologique. Nous avons donc entrepris ici l'étude de la transpiration de ces plantes pour tenter d'éclaircir les relations qui pourraient exister entre la polyplôidie, la distribution géographique ou écologique, et la physiologie.

Notons encore que les mesures de transpiration que nous avons effectuées ne sont qu'une approche grossière du problème complexe des relations plante-eau. Notre but n'est cependant pas de réaliser une étude exhaustive de la transpiration végétale; nous désirons seulement voir s'il est possible d'utiliser la transpiration comme critère de différenciation entre les taxons affines ou les races chromosomiques qui nous intéressent.

## 2. Méthodes

### 2.1 Mesures de la transpiration

De nombreuses méthodes ont été élaborées pour mesurer la transpiration; malgré leur diversité, il est possible de distinguer trois grands groupes:

#### A. Mesures de perte de poids

On mesure la perte de poids d'une plante entière, d'une feuille ou d'un rameau coupé, ou encore d'un disque foliaire, en fonction du temps.

#### B. Mesures du dégagement d'eau

La première expérience de ce type est certainement celle de GUETTARD (1748) (in SIVADJIAN 1965), qui estimait la transpiration d'une plante en pesant l'eau condensée sur les parois du ballon dans lequel la plante était enfermée. On peut encore utiliser des substances hygroscopiques dont on mesure l'augmentation de poids, ou des papiers colorés dont la couleur varie avec le degré d'hydratation. La technique hygrophotographique de SIVADJIAN (1960), est une modification, considérablement améliorée, de la méthode des papiers colorés. On peut encore mesurer les variations d'humidité dans le milieu par conductibilité électrique (STEIGER 1951), par l'utilisation d'un psychomètre à thermocouple (GLOVER 1941), ou par des mesures d'absorption en infra-rouge (DECKER 1956) (in FRANCO & MAGALHAES 1965).

#### C. Mesures de l'eau absorbée

Ce sont les mesures qui sont effectuées au moyen des potomètres. Ces appareils toutefois ne mesurent que l'eau absorbée par la plante pour compenser ses pertes dues à la transpiration. Bien que les deux phénomènes (absorption d'eau et transpiration) soient étroitement liés, et que les deux valeurs soient souvent très proches, il est erroné de considérer les valeurs obtenues au moyen d'un potomètre comme des valeurs absolues de transpiration.

Dans la présente étude, nous avons choisi les méthodes du premier type, à savoir la perte de poids par la plante, qui sont à la fois simples et précises, et nous avons utilisé trois techniques principales: la pesée des plantes en pot, la méthode des pesées rapides, et la méthode de HYGÉN.

### 2.1.1 Méthode de pesée des plantes en pot

Cette méthode, fort ancienne, a été améliorée par de nombreux auteurs. Il est possible, par exemple, d'obtenir un enregistrement continu de la perte de poids en adaptant un système d'enregistrement au fléau de la balance (GÄUMANN & JAAG 1936). Pour des raisons de simplicité, et surtout puisque nous devons travailler avec plusieurs pots, nous avons opté pour des pesées manuelles faites à intervalles réguliers.

Dans une critique de cette méthode, FRANCO & MAGALHAES (1965) ont attiré l'attention sur le fait que les racines, enfermées dans un pot avec une faible quantité de sol, se trouvent dans des conditions assez éloignées des conditions naturelles: d'une part l'absorption d'eau par les racines est fortement influencée par l'aération, et d'autre part, une température trop élevée (au-dessus de 30 °C) au niveau de système racinaire inhibe la croissance et la transpiration. En tenant compte de ces remarques, nous avons procédé de la manière suivante:

De jeunes rejets stériles (ou un tubercule dans le cas des *Arum*) sont plantés dans des pots en matière synthétique de 9 cm de diamètre et 250 ml de capacité. La culture est faite sur perlite régulièrement arrosée d'une solution de HOAGLAND, jusqu'à ce que les racines aient complètement envahi le milieu. Nous arrosons alors une dernière fois les plantes jusqu'à la capacité totale de rétention d'eau déterminée auparavant par pesée, puis nous recouvrons les pots d'une feuille de plastique imperméable, de telle sorte que seules les feuilles soient à l'air libre. La perlite présente l'avantage de s'imbiber d'une manière très uniforme, tout en restant bien aérée, alors que la terre peut présenter le risque de n'être hydratée qu'en surface, ou au contraire, si elle est totalement saturée en eau, d'avoir une aération trop faible. Nous plaçons ensuite les pots dans des caissettes contenant du sable humide pour éviter un échauffement du pot et des racines. Les caissettes sont alors transportées dans une chambre de culture aux conditions suivantes:

- température: 20 °C
- humidité relative: 75 %
- photopériode: 12 heures

Dans ces conditions de température et d'humidité, le déficit de saturation est de 4,38 mm Hg.

Pendant plusieurs jours, nous suivons régulièrement la perte de poids des pots à la lumière et à l'obscurité. Les mesures sont faites deux fois par jour, respectivement à la fin de chacune des périodes de lumière et d'obscurité.

Les conditions climatiques sont très uniformes tout au long de l'expérience, sauf au moment de la pesée qui n'a pas lieu dans la chambre de culture. Nous pensons cependant que la période pendant laquelle est faite la pesée (quelques minutes), est trop courte face à une journée entière dans des conditions uniformes pour avoir une influence déterminante sur les résultats.

### 2.1.2 Méthode des pesées rapides

Il semble que ce soit PFAFF en 1870 qui, le premier, utilisa cette méthode (in FRANCO & MAGALHAES 1965). Elle fut ensuite développée par d'autres auteurs, dont STOCKER (1929 a et b).

On admet que dans les premières minutes qui suivent la coupe du rameau ou de la feuille, la transpiration de ces derniers est égale à celle qu'ils avaient sur la plante. Cette manière de voir a été critiquée par plusieurs auteurs, mais leurs conclusions ne concordent pas toujours. On reconnaît aujourd'hui, que généralement, la transpiration augmente après la coupe. D'après ANDERSSON et coll. (1954), cette augmentation s'explique de la manière suivante: la suppression de la force de cohésion, après la coupe, entraîne une rapide poussée d'eau dans la feuille; il en résulte un accroissement de la turgescence des cellules de garde, et les stomates s'ouvrent. Cependant, pour les mesures comparatives qui nous intéressent, les valeurs absolues n'ont qu'une importance secondaire, et cette méthode, vu sa simplicité, s'est révélée très efficace.

Ce genre de mesure s'effectue généralement sur le terrain au moyen d'une balance à torsion; toutefois, comme nous ne disposions pas d'une telle balance, nous avons réalisé les mesures en laboratoire sur une balance analytique de type courant. Nous avons procédé comme suit:

Les plantes sont cultivées cette fois-ci de manière tout à fait conventionnelle dans des pots de terre cuite disposés dans des couches au jardin expérimental; elles y sont laissées jusqu'au jour de l'expérience. Le matin de l'expérience, les pots sont transportés au laboratoire, et disposés devant une fenêtre en pleine lumière, mais à l'abri du soleil pour éviter l'échauffement. Les plantes sont alors abandonnées une demi-journée dans ce local dont les conditions climatiques sont assez stables: température 19 à 22 °C; humidité relative 70 à 75 %; le déficit de saturation oscille donc théoriquement

entre 4,12 et 5,95 mm Hg, tandis que le déficit moyen est de 5,04 mm Hg. Après cette période de conditionnement, nous pouvons mesurer la transpiration de midi (entre 12 h et 13 h), puis celle du soir (entre 18 h et 19 h), enfin celle du matin (le lendemain, entre 7 h et 8 h).

Les mesures sont effectuées de la manière suivante: on coupe une feuille ou un rameau que l'on suspend immédiatement dans la balance; après avoir lu rapidement le poids au temps zéro, on détache l'objet qu'on place pendant 2 1/2 min à côté de la balance, ceci pour éviter de le laisser dans l'air confiné de la cage de mesure; on pèse à nouveau au temps 3 min. Lorsqu'on travaille sur le terrain avec une balance à torsion, on replace le rameau pendant ces 2 1/2 min à l'endroit où on l'a prélevé.

### 2.1.3 Méthode de HYGÉN

Cette technique, développée par HYGÉN (1951 et 1953), consiste à mesurer, en fonction du temps, la perte de poids frais d'un rameau coupé à partir de son état de turgescence maximum, et d'une ouverture également maximum des stomates. La représentation logarithmique de cette perte de poids donne une courbe caractéristique:  $\log G = f(t)$ , qui présente trois phases distinctes:

- la première phase est une droite exprimant la transpiration à stomates ouverts.
- la seconde phase est une courbe qui représente la fermeture des stomates.
- la phase finale, de nouveau une droite, exprime la transpiration cuticulaire.

A partir de cette courbe, il est possible de calculer les transpirations stomatique et cuticulaire au moyen des formules suivantes (HYGÉN, *opera citata*):

$$E = - \frac{dG}{dt} = - \frac{1}{\log e} \cdot \frac{G}{G_0} \cdot r$$

$$r = - G_0 \cdot \frac{d(\log G)}{dt}$$

où

E = transpiration en mg d'eau.  $g^{-1}$  de poids frais.  $min^{-1}$

G = poids frais ramené à 1000 au temps zéro

t = temps en minute

r représente la pente de la droite

Nous avons utilisé cette méthode sur des plantes cultivées en pot au jardin expérimental, comme pour la méthode précédente.

Afin d'avoir des feuilles en turgescence maximum, et avec les stomates ouverts, nous plaçons le pot, préalablement bien arrosé, sous une cloche de verre, à la lumière, pendant 1 heure. Au moment de la mesure, nous coupons un rameau ou une feuille que nous suspendons dans la balance. Nous suivons alors régulièrement la perte de poids en fonction du temps sans déplacer le matériel.

Au cours de cette perte de poids en fonction du temps, on peut souvent observer le moment précis auquel apparaît le flétrissement. L'état de turgescence relative des feuilles à ce moment: «la turgescence relative au point de flétrissement», est considéré par VIEIRA DA SILVA (1967) comme un des facteurs importants de tolérance des plantes à la sécheresse.

La turgescence relative est définie par l'expression suivante (WEATHERLEY 1950):

$$TR = \frac{\text{poids observé} - \text{poids sec}}{\text{poids turgescent} - \text{poids sec}} \times 100$$

## 2.2 Mesures de la surface des feuilles

### 2.2.1 Les feuilles d'*Arum*

Pour les feuilles d'*Arum*, relativement grandes, nous décalquons la feuille par transparence sur du papier bristol. Nous découpons ensuite cette surface que nous pesons avec précision. Il suffit ensuite de ramener le poids trouvé «x» au poids

«p» d'une surface connue «S», pour connaître la surface de la feuille. Pour les feuilles très petites de *Trisetum*, *Arenaria*, et *Lotus*, nous ne pouvons pas utiliser cette méthode, les risques d'erreur en décalquant puis en découpant sont trop grands.

### 2.2.2 Les feuilles d'*Arenaria* et *Lotus*

Nous plaçons les feuilles sur une plaque de verre dépoli, éclairée par derrière. Nous disposons ensuite une feuille de papier millimétré sur le matériel, puis nous estimons les surfaces qu'on voit en transparence en comptant les mm<sup>2</sup> apparaissant foncés dans leur totalité, à moitié, ou au tiers.

### 2.2.3 Les feuilles de *Trisetum*

Nous pouvons procéder ici plus simplement, les feuilles ayant la forme de triangles isocèles. Nous mesurons alors simplement la base et la hauteur de chaque feuille.

## 2.3 Mesures des stomates

Nous avons mesuré les dimensions des stomates uniquement sur les plantes, cultivées au jardin, dont nous avons étudié la transpiration; les valeurs que nous indiquerons ici ne représentent donc pas des dimensions moyennes basées sur plusieurs populations du même taxon. Nous avons effectué ces mesures sur des morceaux d'épiderme arrachés à la face inférieure de la feuille, et montés dans du liquide physiologique «Ringer».

## 3. Matériel biologique

Nous avons déjà traité dans le chapitre I les problèmes de cytologie et de distribution des taxons dont nous étudions ici la transpiration; nous n'y reviendrons donc pas. Toutefois, nous rappellerons dans ce chapitre les caractéristiques écologiques des plantes que nous avons étudiées, et nous mentionnerons l'origine des populations sur lesquelles nous avons travaillé.

Pour chaque groupe d'espèces, nous avons choisi des individus vigoureux, bien caractéristiques tant par leur morphologie que par leur écologie ou par leur provenance.

### 3.1 *Arum*

#### 3.1.1 Plantes étudiées

<i>Arum alpinum</i>	2n = 28	71-1692 Pescina
<i>Arum maculatum</i>	2n = 56	71-1256 Tressaint
<i>Arum italicum</i>	2n = 84	71-1693 Majella

#### 3.1.2 Précisions écologiques

Comme nous l'avons déjà dit dans le chapitre I, il est parfois très difficile de préciser les exigences écologiques des *Arum* en raison de leur fréquente association avec les activités humaines.

D'après les indications qu'on peut trouver dans la bibliographie, il semble que *Arum alpinum* ait, à l'est de l'Europe, une écologie identique à celle de *Arum maculatum*, c'est-à-dire qu'on le trouve dans des sols frais et humides des sous-bois du *Fagion*. Toutefois, les deux espèces ont été souvent confondues, et il n'est pas impossible que, par la suite, on

puisse mettre en évidence des différences écologiques entre ces deux espèces, et même entre les différentes sous-espèces de *Arum alpinum*. Il est intéressant de noter à ce sujet que l'*Arum alpinum* de Pescina, que nous avons étudié ici, provient d'une station beaucoup plus sèche que celles où on trouve généralement *Arum maculatum*. Nous avons récolté les *Arum alpinum* du Plateau de Caussols (voir chapitre I) au fond de profondes dépressions fraîches et humides, en compagnie de *Dryopteris robertiana*; en revanche, nous ne connaissons pas l'écologie des autres diploïdes qui nous ont été envoyés par divers jardins botaniques étrangers, en général sous le nom de *Arum maculatum*.

*Arum italicum* est une espèce plus thermophile, et souvent aussi plus xérophile que les deux précédentes; elle est assez généralement liée aux climats méditerranéen et atlantique. On peut cependant aussi la trouver sous d'autres climats lorsqu'elle s'est échappée de cultures, par exemple dans la région parisienne.

Puisqu'il est difficile de préciser d'une manière globale l'écologie de ces trois espèces d'*Arum*, nous mentionnerons ici pour chacune d'elles la station où nous avons récolté les plantes que nous étudions ici, ainsi que les espèces qui les accompagnaient.

*Arum alpinum*: il s'agit de plantes provenant d'une population d'*Arum* diploïdes d'Italie que nous avons déjà signalée dans une note préliminaire (BEURET 1972). Ces *Arum* se développaient dans une station faiblement ombragée, sur un terrain profond et compact, pierreux, sous une haie en bordure d'un chemin vicinal, à 700 m d'altitude, en compagnie des plantes suivantes:

<i>Bromus sterilis</i>	<i>Eryngium</i> aff. <i>campestre</i>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Torilis</i> aff. <i>japonica</i>
<i>Ulmus campester</i>	<i>Cynoglossum creticum</i>
<i>Rumex crispus</i>	<i>Ballota foetida</i>
<i>Cerastium arvense</i> ou <i>hirsutum</i>	<i>Satureia grex officinalis</i>
<i>Cerastium tomentosum</i>	<i>Bryonia dioeca</i>
<i>Saponaria officinalis</i>	<i>Filago spatulata</i>
<i>Nigella arvensis</i>	<i>Anthemis tinctoria</i>
<i>Clematis vitalba</i>	<i>Achillea millefolium</i>
<i>Alliaria officinalis</i>	<i>Centaurea</i> aff. <i>calcitrapa</i>
<i>Rubus</i> sp.	<i>Cichorium Intybus</i>
<i>Rosa</i> sp.	
<i>Geranium rotundifolium</i>	

*Arum maculatum*: nous avons étudié la transpiration d'un *Arum* tétraploïde à feuilles maculées, récolté à Tressaint (France) dans une peupleraie bordant la Rance. Malgré une variation morphologique assez importante, tous les *Arum* de cette station se sont révélés être tétraploïdes (voir chapitre I). Ils étaient peu profondément enracinés (environ 10 cm) dans un sol brun et meuble. A côté des *Arum* nous avons relevé la présence des espèces suivantes:

<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Euphorbia silvatica</i>
<i>Dryopteris Filix-mas</i>	<i>Hedera helix</i>
<i>Ruscus aculeatus</i>	<i>Heraclium sphondylium</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Conopodium denudatum</i>
<i>Endymion non-scripta</i>	<i>Oenanthe crocata</i>
<i>Humulus lupulus</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Urtica dioeca</i>	<i>Ajuga reptans</i>
<i>Ranunculus ficaria</i>	<i>Solanum dulcamara</i>
<i>Rubus</i> aff. <i>fruticosus</i>	<i>Galium aparine</i>
<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Eupatorium cannabinum</i>

*Arum italicum*: pour l'étude de la transpiration des hexaploïdes, nous avons travaillé avec des plantes récoltées dans la région méditerranéenne, au pied du massif de la Majella (Italie). Les *Arum* se développaient là dans une station assez xérique, à 290 m d'altitude; ils étaient très profondément enracinés (jusqu'à 40 cm), dans un sol argileux, compact, fendu par la sécheresse. A cet endroit, nous avons relevé la présence des espèces suivantes:

<i>Phalaris canariensis</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
<i>Avena</i> aff. <i>fatua</i>	<i>Pastinaca sativa</i>
<i>Phragmites communis</i>	<i>Daucus carota</i>
<i>Bromus</i> aff. <i>arvensis</i>	<i>Olea europaea</i> (cultivé)
<i>Scleropoa rigida</i>	<i>Melissa officinalis</i>

*Agropyrum* aff. *intermedium*  
*Lolium perenne*  
*Ficus Carica* (cultivé)  
*Rumex crispus*  
*Nigella arvensis*  
*Sanguisorba grex minor*  
*Medicago sativa*  
*Euphorbia cyparissias*

*Solanum nigrum*  
*Galium mollugo*  
*Anthemis tinctoria*  
*Picris hieracioides*  
*Picris echioides*  
*Galactites tomentosa*  
*Sonchus* sp.

### 3.2 *Trisetum*

#### 3.2.1 Plantes étudiées

<i>Trisetum distichophyllum</i>	2n = 28	73-1273	Schwarzberg (Valais)
<i>Trisetum distichophyllum</i>	2n = 56	73-1109	Stelvio (Italie)
<i>Trisetum argenteum</i>	2n = 28	73-1193	Hochobir (Autriche)

#### 3.2.2 Précisions écologiques

*Trisetum distichophyllum* est une espèce colonisant les éboulis calcaires du *Petasitetum paradoxo* et du *Tblaspetum rotundifolii* (HESS et coll. 1967). De plus, d'après OBERDORFER (1970), c'est l'espèce caractéristique de l'*Atbamantbo-Trisetetum distichophylli*. Les milieux dans lesquels se développent ces associations sont en général assez secs, l'eau s'écoulant rapidement en profondeur. Bien que *T. distichophyllum* ne soit pas un véritable xérophyte, c'est tout de même une plante qui supporte des conditions hydriques assez sévères, tant par le manque d'eau que par un échauffement rapide du substrat lorsque le soleil brille.

*Trisetum argenteum* colonise les éboulis calcaires et dolomitiques des Alpes sud-orientales. Dans son étude sur les Karawanken, AICHINGER (1933) le signale dans la sous-association à *Festuca laxa* du *Petasitetum paradoxo*, dans une association à *Dryopteris villarsii* et *Valeriana montana*, et dans une association à *Stipa calamagrostis*. A la Grigna (Italie), on le trouve aux étages montagnards et subalpins sur des rochers, et dans des éboulis (GEILINGER 1908). Dans les Alpes dinariques, c'est une espèce caractéristique du *Caricetum firmae croaticum* (WRABER 1967). D'après le même auteur, (WRABER 1970), on peut encore le trouver comme espèce compagne, avec *Festuca laxa*, dans des associations de fentes de rochers à l'étage subnival des Alpes juliennes.

Espèce plus méridionale, et d'altitude plus basse, *T. argenteum* vit dans un climat moins rude et moins contrasté que *T. distichophyllum*. De plus, on le trouve généralement enraciné dans des éboulis plus fins, gardant mieux l'humidité que ceux dans lesquels pousse *T. distichophyllum*. Lorsqu'on le trouve dans des fentes de rochers, c'est seulement s'il s'y est accumulé suffisamment de matériaux fins.

En résumé, *T. distichophyllum* paraît plus xérophile que *T. argenteum*; en revanche, nous n'avons pas décelé de différence écologique entre les deux races de *T. distichophyllum*.

### 3.3 *Arenaria*

#### 3.3.1 Plantes étudiées

<i>Arenaria moebringioides</i>	2n = 40	73-1048	Alpe d'Isenau
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i>	2n = 80	73-1241	Unterthorn
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i>	2n = 120	72-1706	Marmolada
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i>	2n = 160	73-1130	Heiligenblut
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i>	2n = 200	73-1135	Wienerschneeberg
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i>	2n = 240	72-1592	Gantrisch

### 3.3.2 Précisions écologiques

Le groupe des *Arenaria ciliata* (s. lat.) présente une augmentation du degré de polyploidie d'ouest en est (voir chapitre chapitre I); c'est un cas de pseudo-vicariance de type occidental-oriental (FAVARGER 1960). Seule la sippe la plus fortement polyploïde, qui croît dans les Préalpes calcaires et en Autriche dans la région de Vienne fait exception à cette règle, mais représente peut-être un endémisme local.

*Arenaria moebrioides* est une espèce des Alpes occidentales, des Préalpes, et des Alpes calcaires septentrionales et méridionales, avec un centre de gravité situé à l'ouest de l'arc alpin; on la rencontre également dans le Jura, mais elle y est très rare. On la trouve souvent sur des sols pierreux, riches en calcaire, ou même dans des éboulis du *Thlaspeion rotundifolii*. C'est l'espèce la plus xérophile du groupe.

*Arenaria ciliata* ssp. *ciliata* croît dans des stations un peu différentes. On le trouve sur des arêtes engazonnées ou des rochers de l'étage alpin, dans des associations de l'*Elyniion*. Nous ne pouvons pas différencier les trois races chromosomiques de ce taxon par la morphologie ni par l'écologie.

*Arenaria ciliata* ssp. *bernensis* est le taxon le plus hygrophile du groupe. On le trouve toujours dans des endroits humides et ombragés, dans des associations qui tendent vers le *Caricetum ferruginae*. D'après des études récentes dans les Préalpes, il serait même une espèce caractéristique du *Salicetum retusae reticulatae* (RICHARD, à paraître).

## 3.4 Lotus

### 3.4.1 Plantes étudiées

<i>Lotus corniculatus</i>	2n = 24	73-1293 Les Vieux-Prés	(NE)
<i>Lotus alpinus</i>	2n = 12	73-1052 Alpe d'Isenau	(VD)
<i>Lotus tenuis</i>	2n = 12	70-1701 Portalban	(FR)

### 3.4.2 Précisions écologiques

*Lotus corniculatus* est une espèce largement répandue aux étages collinéen, montagnard et subalpin. On la trouve dans des stations diverses, mais toujours sur des sols plutôt secs, souvent argileux, riches en matières nutritives et en carbonates. A côté des prairies mésophiles, *L. corniculatus* affectionne également les bords de chemins et les talus. La plante dont nous avons mesuré la transpiration provient précisément d'un talus en bordure de chemin, à l'étage montagnard.

*Lotus alpinus* se développe essentiellement aux étages subalpin et alpin. On le trouve généralement dans des éboulis et des alluvions, ou dans des gazons alpins de types variés, mais alors dans des stations un peu ouvertes, souvent sur des buttes où affleure la roche; les individus que nous avons récoltés à l'Alpe d'Isenau colonisaient un rocher calcaire bien exposé au vent. Relevons encore que la culture en plaine de cette espèce est fort difficile, et qu'on ne peut la maintenir en vie de nombreuses années.

*Lotus tenuis* est une espèce que l'on rencontre presque exclusivement à l'étage collinéen, et qui présente des exigences écologiques fort différentes des deux autres. Il croît sur des sols argileux toujours humides, et généralement dans des stations plus chaudes que celles où croissent les deux précédents. On le trouve dans des prairies humides, sur le bord des chemins fréquemment inondés, ainsi qu'en bordure d'étangs. La plante que nous avons utilisée pour nos expériences poussait en bordure de chemin, à l'extrémité d'une prairie à *Molina coerulea*.

## 4. Résultats

### 4.1 Transpiration chez *Arum*

#### 4.1.1 Méthode des plantes en pot

(voir Tableau IV A, page 36)

La transpiration diurne de *A. alpinum* n'est pas significativement différente de celle de *A. maculatum*, quel que soit le système de référence utilisé (poids frais ou surface). *A. italicum* présente au contraire, dans les deux systèmes de référence, une transpiration diurne bien inférieure à celle des deux autres espèces.

La transpiration nocturne n'est pas très différente chez les trois espèces; seul *A. maculatum* paraît avoir une transpiration quelque peu supérieure à celle des deux autres taxons.

#### 4.1.2 Méthode des pesées rapides

(voir Tableau IV B, page 36)

Le matin, la transpiration des trois espèces n'est pas significativement différente; à midi, c'est *A. alpinum* qui transpire le plus, suivi de *A. maculatum*, puis de *A. italicum*; le soir, ces différences sont toujours présentes.

#### 4.1.3 Méthodes de HYGEN

(voir Tableau IV C, page 36)

Les transpirations stomatiques et cuticulaires sont significativement différentes chez les trois espèces: *A. italicum* transpire beaucoup moins que les deux autres taxons, alors que *A. alpinum* a une transpiration légèrement supérieure à celle de *A. maculatum*.

#### 4.1.4 Turgescence relative au point de flétrissement

(voir Tableau IV D, page 37)

C'est *A. maculatum* qui présente la valeur la plus forte, alors que *A. alpinum* et *A. italicum*, avec des valeurs nettement plus faibles, semblent plus résistants à la sécheresse.

#### 4.1.5 Dimensions des stomates

(voir Tableau IV E, page 37)

Les stomates de *A. alpinum* et de *A. maculatum* n'ont pas des dimensions significativement différentes; ceux de *A. italicum* sont en revanche nettement plus grands que ceux des deux autres taxons.

#### 4.1.6 Discussion

Malgré quelques variations, ces différentes techniques conduisent toutes aux mêmes résultats. *Arum italicum* est plus xérophile et transpire moins que les deux autres espèces; en revanche, la transpiration n'est pas significativement différente entre *Arum maculatum* et *Arum alpinum*. La turgescence relative au point de flétrissement indique également que c'est *Arum italicum* qui est le plus xérophile, suivi de *Arum alpinum* puis de *Arum maculatum*.

En raison des réserves que nous avons faites sur l'écologie des *Arum* (voir paragraphe 3.1.2), nous ne pouvons affirmer que ces résultats s'appliquent à tous les *Arum alpinum*, *maculatum* et *italicum*. Nous remarquons cependant que les plantes que nous avons étudiées paraissent bien adaptées aux conditions hydriques de leur habitat. En ce qui concerne les rapports entre la transpiration et la polyploïdie, nous voyons qu'il n'y a pas de différence importante entre les diploïdes et les tétraploïdes, alors que le taxon le plus hautement polyploïde présente la transpiration la plus faible.

## 4.2 Transpiration chez *Trisetum*

### 4.2.1 Méthode des plantes en pot

(voir Tableau V A, page 37)

Exprimée en fonction du poids frais, la transpiration des deux races de *T. distichophyllum* ne présente pas de différence significative; celle de *T. argenteum* est au contraire sensiblement plus élevée. Exprimée en fonction de la surface, la transpiration est significativement différente chez les trois taxons: *T. argenteum* présente toujours la transpiration la plus forte, mais cette fois-ci, la transpiration de *T. distichophyllum* est plus importante chez l'octoploïde ( $2n = 56$ ) que chez le tétraploïde ( $2n = 28$ ). Ces remarques sont valables aussi bien pour les transpirations diurnes que nocturnes.

### 4.2.2 Méthode des pesées rapides

(voir Tableau V B, page 37/38)

Au milieu de la journée, où la transpiration est la plus forte, nous voyons clairement que les intensités transpiratoires vont croissant dans l'ordre *T. distichophyllum* tétraploïde, *T. distichophyllum* octoploïde, et *T. argenteum*. Le matin et le soir, ces différences sont moins nettes.

### 4.2.3 Méthode de HYGÉN

(voir Tableau V C, page 38)

Les transpirations stomatiques et cuticulaires sont significativement différentes pour les trois plantes étudiées. Cependant, les intensités transpiratoires des deux races de *T. distichophyllum* sont assez voisines, alors que celles de *T. argenteum* sont nettement plus élevées.

### 4.2.4 Longueur des stomates

(voir tableau V D, page 38)

Les stomates de *T. distichophyllum* tétraploïde et de *T. argenteum* ne sont pas significativement différents; ceux de *T. distichophyllum* octoploïde sont en revanche notablement plus grands.

### 4.2.5 Discussion

Il apparaît clairement que la transpiration de *T. argenteum* est sensiblement plus élevée que celle des deux races de *T. distichophyllum*. Cette observation paraît ici aussi en accord avec l'écologie de la plante, *T. argenteum* étant moins xérophile que *T. distichophyllum*. La morphologie et l'anatomie permet également de comprendre cette transpiration plus élevée: les feuilles de *T. argenteum* sont en effet longues et molles, et contiennent beaucoup moins de sclérenchyme

que celles de *T. distichophyllum* (CHRTEK 1965). Ces feuilles peu rigides sont certainement très sensibles au vent; la transpiration cuticulaire relativement élevée semble d'ailleurs le confirmer.

Bien que différentes, les intensités transpiratoires des deux races de *T. distichophyllum* ne sont pas très éloignées. Remarquons cependant que lorsqu'on exprime la transpiration par unité de surface (voir Tableau V A), la différence entre les deux races est beaucoup plus nette. Cela provient peut-être du fait qu'à surface égale, une feuille d'octoploïde est plus lourde qu'une feuille de tétraploïde. Toutefois, il ne faut pas oublier que l'estimation d'une surface si petite ne va pas sans une marge d'erreur assez grande. Bien qu'il soit plus logique d'exprimer une intensité transpiratoire par unité de surface, nous pensons que dans le cas de petites feuilles, il est préférable, pour des raisons de précision, d'utiliser l'unité de poids frais. De plus, surtout chez des plantes comme ces *Trisetum*, la surface de transpiration ne peut en aucun cas être assimilée à la seule surface foliaire; les gaines foliaires transpirent aussi beaucoup, et il est extrêmement difficile d'estimer leur surface sans erreur grossière. Dans l'état actuel de nos connaissances, les différences observées dans la transpiration du tétra- et de l'octoploïde ne semblent pas liées à une écologie distincte.

### 4.3 Transpiration chez *Arenaria*

Pour des raisons techniques, nous n'avons pas pu utiliser avec *Arenaria* la méthode des plantes en pot: la fragilité des plantes et leur port rampant rendent difficile l'utilisation de cette méthode.

#### 4.3.1 Méthode des pesées rapides

(voir Tableau VI A, page 38/39)

La transpiration de *A. moebringioides* est plus faible que celle des autres taxons aux trois moments de la journée où ont été faites les mesures.

Les trois races chromosomiques de *A. ciliata* ssp. *ciliata* transpirent de manière identique; l'intensité de leur transpiration est intermédiaire entre celle de *A. moebringioides*, et celles des deux races de *A. ciliata* ssp. *bernensis*.

A midi, aussi bien que le matin ou le soir, les deux races chromosomiques de *A. ciliata* ssp. *bernensis* présentent la transpiration la plus forte; il n'y a pas de différence importante entre ces deux races.

#### 4.3.2 Méthode de HYGÉN

(voir Tableau VI B, page 39)

Les calculs des transpirations stomatiques et cuticulaires donnent des résultats identiques à ceux de la méthode précédente: *A. moebringioides* a la transpiration la plus faible, et *A. ciliata* ssp. *bernensis* la plus forte; entre ces deux extrêmes, on trouve *A. ciliata* ssp. *ciliata*. Il n'y a pas de différences significatives entre les deux races de *A. ciliata* ssp. *bernensis*, alors que dans le groupe des *A. ciliata* ssp. *ciliata*, la race à  $2n = 120$  présente une transpiration plus forte que celle des deux autres races.

#### 4.3.3 Dimensions des stomates

(voir Tableau VI C, page 39/40)

Chez les *Arenaria*, la grandeur des stomates ne varie pas de manière significative d'un degré de polyploidie à l'autre. Toutefois, les valeurs moyennes sont significativement différentes si l'on considère trois groupes: *Arenaria moebringioides*, *Arenaria ciliata* ssp. *ciliata*, et *Arenaria ciliata* ssp. *bernensis*.

#### 4.3.4 Discussion

Les *Arenaria* que nous avons étudiés semblent donc se répartir en trois groupes distincts d'intensité transpiratoire. D'une manière générale, la transpiration de ces différents taxons est en relation avec leur écologie: *Arenaria moebringioides* est en effet l'espèce la plus xérophile du groupe et *A. ciliata* ssp. *bernensis* le taxon le plus hygrophile.

La transpiration de la race à  $2n = 120$  est légèrement supérieure à celle des deux autres races de *A. ciliata* ssp. *ciliata*. Nous ne savons comment interpréter ce phénomène, car cette sippe n'est différente des autres ni par son écologie ni par la grandeur de ses stomates; il y a là un phénomène qui nous échappe, et qui ne pourrait être résolu qu'en étudiant d'autres provenances de cette race à  $2n = 120$ .

### 4.4 Transpiration chez *Lotus*

#### 4.4.1 Méthode des plantes en pot

(voir Tableau VII A, page 40)

Exprimée en fonction du poids frais, la transpiration de *L. corniculatus* est identique à celle de *L. alpinus*, alors que celle de *L. tenuis* est sensiblement plus élevée.

Lorsqu'on l'exprime en fonction de la surface, les trois espèces ont une transpiration différente: on trouve alors dans l'ordre croissant *L. alpinus*, *L. corniculatus*, et *L. tenuis*.

#### 4.4.2 Méthode des pesées rapides

(voir Tableau VII B, page 40)

La transpiration de *L. tenuis* est la plus intense tout au long de la journée.

Le matin et le soir, la transpiration de *L. alpinus* est plus faible que celle de *L. corniculatus*, mais cette différence n'est plus visible à midi.

#### 4.4.3 Méthode de HYGÉN

(voir Tableau VII C, page 41)

Les transpirations stomatiques et cuticulaires sont différentes chez les trois espèces; *L. tenuis* transpire bien davantage que les deux autres taxons, alors que la différence entre *L. corniculatus* et *L. alpinus* est assez faible, *L. alpinus* transpirant légèrement moins que *L. corniculatus*.

#### 4.4.4 Turgescence relative au point de flétrissement

(voir Tableau VII D, page 41)

Avec sa haute valeur de turgescence relative au point de flétrissement, *L. tenuis* est l'espèce la moins résistante à la sécheresse, alors que *L. alpinus* paraît au contraire la plus xérophile; *L. corniculatus* occupe une place intermédiaire entre les deux autres taxons.

#### 4.4.5 Dimensions des stomates

(voir Tableau VII E, page 41)

La longueur des stomates est significativement différente chez les trois espèces: les plus petits sont ceux de *L. tenuis*, et les plus grands ceux de *L. corniculatus*; entre les deux, on trouve les stomates de *L. alpinus*.

#### 4.4.6 Discussion

Quelle que soit la méthode utilisée, *L. tenuis* présente une transpiration beaucoup plus forte que les deux autres taxons. Ceci confirme une observation faite par GUINOCHET en 1946 déjà. Toutefois, les valeurs que donne GUINOCHET sont deux à trois fois plus faibles que celles que nous obtenons; cependant, les méthodes expérimentales et les conditions extérieures étaient différentes. Nous pensons d'ailleurs que la valeur absolue du résultat n'a pas une importance capitale, mais que seule la différence est instructive.

Les différences de transpiration entre *L. corniculatus* et *L. tenuis* observées par GUINOCHET (op. cit.) varient considérablement suivant le jour et l'heure: la plus grande différence fut observée un jour à 11 h 15, alors qu'un autre jour, à la même heure, il n'y avait aucune différence; cependant, ce jour-là, à 8 h 30, *L. tenuis* avait une transpiration considérablement plus forte que *L. corniculatus*. Ceci montre clairement que les valeurs obtenues varient en fonction des conditions extérieures. D'après nos expériences, c'est au milieu de la journée que la différence est la plus grande entre ces deux espèces; mais nous avons travaillé dans les conditions uniformes du laboratoire, et non sur le terrain. Quoiqu'il en soit, ces résultats, comme ceux de GUINOCHET, montrent que *L. tenuis* est plus exigeant vis-à-vis du facteur humidité que *L. corniculatus*. Sa turgescence relative au point de flétrissement est également élevée, ce qui signifie une moins bonne résistance à la sécheresse. Les stomates de *L. tenuis* sont sensiblement plus petits, mais leur densité est plus grande: 950 à 1000 par mm<sup>2</sup> pour *L. tenuis*, et 770 à 840 par mm<sup>2</sup> pour *L. corniculatus*.

La différence entre *L. corniculatus* et *L. alpinus* est beaucoup moins nette; à midi, par exemple, la différence est insignifiante. Cependant, d'une manière générale, *L. alpinus* semble plus xérophile que *L. corniculatus*. Sa résistance à la sécheresse est également meilleure avec 58 % seulement de turgescence relative au point de flétrissement. De plus, les stomates de *L. alpinus* sont plus petits et moins nombreux (510–580 par mm<sup>2</sup>) que ceux de *L. corniculatus* (770–840 par mm<sup>2</sup>). Il semble donc, ici encore, que les lotiers que nous avons étudiés paraissent bien adaptés aux conditions hydriques de leur habitat.

### 5. Discussion générale sur la transpiration

Dans tous les cas, nous remarquons une augmentation de la transpiration vers le milieu de la journée. Cette observation n'est pas nouvelle: les études de BRIGGS & SCHANTZ (1916), et de MAXIMOV (1917) (in MAXIMOV 1929) l'avaient déjà démontré, et la plupart des auteurs qui ont traité ce sujet l'ont confirmé par la suite. La transpiration est faible le matin, puis elle augmente rapidement avec le lever du soleil, l'élévation de la température, et l'augmentation de la différence psychrométrique. Elle atteint son maximum en général dans les premières heures de l'après-midi, puis retombe le soir. Puisque nous avons travaillé dans des conditions à peu près uniformes de température et d'humidité, nous devons attribuer les différences observées à la seule action de la lumière. Malheureusement, nous n'avons pas effectué de mesures de la variation d'intensité lumineuse pendant les expériences.

Les différences que nous avons pu observer entre les plantes de degrés de polyploidie variés sont en général plus grandes lorsque la transpiration est exprimée par unité de surface que par unité de poids frais. Ce phénomène est probablement dû au fait qu'à surface foliaire égale, le poids augmente avec la polyploidie. Il faut cependant se garder de tirer des conclusions trop hâtives, car l'estimation d'une surface n'est pas aisée, surtout lorsque les feuilles sont petites.

Les valeurs de transpiration nocturne que nous obtenons avec la méthode des plantes en pot sont sensiblement plus élevées que les valeurs de transpiration cuticulaire calculées avec la méthode de HYGÉN. Il s'agit peut-être là d'un effet dû au courant qui se produit lors du renouvellement de l'air dans la chambre de culture (le volume total, soit 18 m<sup>3</sup>, est renouvelé 1 1/2 fois par heure); ce courant augmenterait alors sensiblement la transpiration cuticulaire. Il est vraisemblable que la transpiration diurne est influencée de la même manière; ceci expliquerait alors pourquoi la transpiration diurne, mesurée au moyen de cette méthode, est presque égale à celle mesurée par la méthode des pesées rapides, méthode qui donne normalement des résultats plus élevés (voir paragraphe 2.1.2). Bien que les trois méthodes nous aient donné dans l'ensemble des résultats concordants, c'est celle de HYGÉN qui nous paraît la plus sensible. Aussi estimons-nous qu'il convient de lui accorder la préférence, lorsqu'il s'agit de comparer la transpiration de taxons affines.

La mesure de la turgescence relative au point de flétrissement fournit des résultats intéressants. Malheureusement, nous n'avons pas pu l'utiliser dans le cas des *Trisetum* ni dans celui des *Arenaria*, pour une raison technique: chez ces plantes on ne parvient pas à observer le début du flétrissement (feuilles trop rigides ou trop petites).

Dans l'interprétation des différences observées entre les races des divers niveaux de polyploïdie, il convient de rester prudent, car nous n'avons pu étudier qu'un clone — représentatif, il est vrai — de chacune de celles-ci. Nos études sur la photosynthèse (par lesquelles nous avons commencé ce travail) nous ayant montré qu'entre les individus de diverses provenances mais appartenant à une même race, il y avait toujours moins de différence qu'entre ceux appartenant à des races différentes, nous nous sommes cru autorisé à n'utiliser qu'un seul clone pour l'étude de la transpiration. Notons d'ailleurs que GÄUMANN & JAAG (1936, 1939 a et b) lorsqu'ils ont comparé la transpiration de plantes diverses telles que *Quercus robur*, *Scolopendrium officinale*, et *Amaryllis vitata*, n'ont pas étudié plusieurs provenances de chaque espèce.

Dans le groupe des *Arum maculatum-italicum*, s'il n'y a guère de différence entre les taxons di- et tétraploïdes, le taxon hexaploïde (*A. italicum*) montre une transpiration nettement plus faible et une turgescence relative au point de flétrissement plus basse que ses congénères. C'est lui qui semble le mieux adapté à la sécheresse. Si l'on ne connaissait pas le rythme de végétation de ce taxon, on pourrait conclure — trop hâtivement — qu'il s'agit d'une adaptation au climat méditerranéen aux étés secs. Mais, ainsi que le mentionnent les flores, et comme nos cultures comparées au jardin botanique de Neuchâtel l'ont confirmé, l'*Arum italicum* entre en végétation en septembre — octobre. L'adaptation principale de cette plante\* est liée à son haut degré de polyploïdie, nous ne pourrions le dire actuellement. Il n'empêche que nos mesures ont révélé une sorte d'adaptation complémentaire à la sécheresse qu'on peut, à notre avis, interpréter comme suit:

- Bien que l'automne et l'hiver méditerranéens soient en général assez bien arrosés, il peut survenir durant d'assez longs laps de temps, allant de septembre à mai-juin, des périodes de sécheresse. Comme l'écrit GAUSSEN (1970) «un mois sec avec 30 mm de pluie peut être plus sec qu'un mois avec 20 mm, si les 30 mm tombent en quelques rares orages violents où l'eau s'écoule et pénètre dans le sol . . . »

Or c'est précisément ce qui se produit souvent dans la région méditerranéenne. Ce raisonnement ne vaut pas pour les stations d'*Arum italicum* situées sous un régime atlantique. Il serait intéressant, et nous nous proposons de le faire par la suite, de voir si les *Arum italicum* de la côte atlantique se comportent, au point de vue de la transpiration, comme l'*Arum italicum* de la Majella.

- On peut aussi penser que sa xérophilie relative permet à *Arum italicum* de coloniser des stations plus sèches, en terrain découvert, alors que *Arum maculatum* serait lié davantage au couvert forestier.

Chez les *Trisetum* d'éboulis, il y a davantage de différence entre le comportement du *T. argenteum* (4x) et celui du *T. distichophyllum* (4x), en dépit de l'identité du nombre chromosomique, qu'entre les races tétra- et octoploïdes du *T. distichophyllum*. Si la race octoploïde de cette dernière espèce transpire un peu plus que la race tétraploïde, cela pourrait être en rapport avec une différence de climat entre les Alpes occidentales et les Alpes orientales (au sens de MERXMÜLLER 1952). Il est à noter que la race tétraploïde semble mieux adaptée à la sécheresse puisqu'on la trouve encore dans les parties les plus sèches des Alpes occidentales (Queyras, Maurienne, Valais). Quoi qu'il en soit, il conviendra d'analyser d'une façon plus fine l'écologie de la race octoploïde, à la lumière de nos résultats.

Chez les *Arenaria* du groupe *ciliata*, le taxon le plus xérophile\*\* du groupe est l'*A. moebringioides*. Or c'est le seul taxon du groupe qui croisse aussi dans une montagne méditerranéenne: les Pyrénées orientales. De plus il paraît (du moins dans les Alpes) inféodé aux terrains calcaires qui sont plus filtrants que les terrains siliceux. Il est intéressant de constater que l'*A. ciliata* ssp. *bernensis* est le plus hygrophile de tous. Or ce taxon croît dans les chaînes extérieures (Préalpes septentrionales) bien plus arrosées que les Alpes internes (KUOCH 1954 et OZENDA 1966); de plus il vit dans des stations fraîches, sur un sol riche en humus. Il peut paraître singulier qu'une race fortement polyploïde (déca- et dodécaploïde) soit aussi localisée. Selon FAVARGER (1963, 1965), ce taxon se serait formé au moment des glaciations par croisement entre un taxon resté sur place et un taxon réimmigré lors du retrait des glaciers (polyploïdes localisés). Il est possible aussi que son aire, actuellement très petite\*\*\* et très disjointe, ait été continue et beaucoup plus vaste à la fin des périodes glaciaires, et qu'elle ait été disloquée lors du réchauffement et de l'assèchement relatif du climat durant le Tardiglaciaire ou le Post-glaciaire. Son hygrophilie relative remonterait aux glaciations.

\* Chez *Arum italicum* la période de végétation va de septembre à mai. Chez *Arum maculatum* et *A. alpinum*, elle va de mars à mai.

\*\* Il s'agit, bien entendu, d'une xérophilie relative à celle des autres taxons de ce groupe que nous avons étudiés.

\*\*\* L'aire suisse est un peu plus grande que ne le pensait FAVARGER (1965) puisque ce taxon a été découvert récemment dans les Préalpes fribourgeoises (BOURGNON & STRUB, non publ.).

Le cas le plus intéressant est celui des lotiers où nos mesures ont montré que le tétraploïde *Lotus corniculatus* avait un comportement intermédiaire entre *Lotus alpinus*, relativement xérophile, et *L. tenuis*, relativement hygrophile. Cela ressort nettement des transpirations totale et cuticulaire, et mieux encore de la turgescence relative au point de flétrissement. Or *L. corniculatus* est un taxon mésophile et euryoïque, et il n'est pas interdit de penser qu'il est né par amphidiploïdie entre *L. alpinus* et *L. tenuis*. LANDOLT & GROSSMANN (1968) supposent que *L. corniculatus* se serait formé à la suite d'un croisement entre *L. alpinus* et *L. pilosus*, ce qui n'excluerait pas une introgression avec *L. tenuis*. Mais selon LARSEN & ZERTOVA (1963), *L. pilosus* ne semble pas avoir une grande importance systématique. C'est pourquoi nous pensons plutôt à un croisement entre *L. alpinus* et *L. tenuis* suivi d'un redoublement du nombre chromosomique; chez la sippe tétraploïde, des mutations et recombinaisons de gènes auraient produit les formes stationnelles auxquelles on donne le nom de *L. pilosus*. A ce détail près, nous voyons que nos mesures de transpiration apportent un argument en faveur de l'hypothèse de LANDOLT & GROSSMANN.

Notre comparaison entre les quatre groupes de taxons étudiés permet de tirer la conclusion suivante:

Le fait qu'une race soit polyploïde ne lui confère nullement un comportement transpiratoire uniforme. La réponse à la polyploïdie peut même être diamétralement opposée. Ainsi, chez les *Arum*, le taxon hexaploïde transpire moins que les taxons di- et tétraploïdes, alors que chez *Trisetum grex distichophyllum* et *Arenaria grex ciliata*, c'est l'inverse. A quoi, l'on pourrait nous objecter que *Arum italicum* n'est pas un simple polyploïde de *A. maculatum* ou *A. alpinum*. Cependant, comme nous l'avons déjà dit plus haut, ces taxons sont assez proches puisque de nombreux auteurs et nous-même avons observé des formes de transition entre *A. maculatum* et *A. italicum*. Dans le cas des *Lotus grex corniculatus*, le comportement transpiratoire du taxon tétraploïde est intermédiaire entre celui des deux taxons diploïdes.

Il semble donc bien, comme nous le disions dans l'introduction, que la polyploïdie per se, n'entraîne pas une réaction physiologique uniforme, et nos observations sur des polyploïdes naturels rejoignent ici les conclusions des expériences sur les polyploïdes artificiels. Il semble en effet que d'après certains auteurs (GYÖRFFY, CHEN & TANG, NOGGLE, SCHWANITZ etc.) la transpiration diminue chez les polyploïdes artificiels, alors que d'après d'autres auteurs (RUDORF, RUDORF & SCHWARZE) on observe plutôt l'inverse (in TISCHLER & WULF 1963).

Une des seules réponses à la polyploïdisation dont le caractère soit très général (encore qu'elle souffre quelques exceptions) est l'augmentation de la taille des cellules stomatiques. Nos mesures le confirment pour les quatre groupes étudiés.

D'après nos résultats, il n'y a pas non plus de corrélation entre la grandeur relative des stomates et l'intensité de la transpiration. Chez *Arum italicum* hexaploïde, les stomates sont plus grands et moins nombreux par unité de surface (Tableau XI, page 56), et la transpiration est plus faible, ce qui laisserait supposer que la densité des stomates est plus importante que leur grandeur. Mais chez *Trisetum* et *Arenaria*, les stomates des races qui transpirent le plus sont plus grands et sans doute moins nombreux par unité de surface\*. Enfin, chez les *Lotus*, bien que la race tétraploïde ait des stomates un peu plus grands que ceux du *Lotus alpinus*, ils sont en même temps plus nombreux par unité de surface. Il est vrai que la différence de taille est à peine significative.

On voit par là que le phénomène est complexe. Il y a sans doute d'autres facteurs qui interviennent dans la transpiration comme, par exemple, la résistance au passage de l'eau à travers les colloïdes plasmiques et la dimension de l'ostiole, mais celle-ci est difficile à mesurer correctement.

Il est important de souligner le fait suivant: lorsqu'une des races étudiées possède une transpiration plus intense, ce n'est pas seulement la transpiration stomatique qui augmente, mais aussi la transpiration cuticulaire. Cela montre que c'est toute l'architecture de la feuille qui est modifiée, et ceci se voit nettement chez *Trisetum argenteum* (hygrophile) qui a des feuilles plus flasques, et *Trisetum distichophyllum* (plus xérophile) dont les feuilles sont plus fermes (cf. page 15/16).

Cela rejoint une des conclusions de GÄUMANN & JAAG (1939), à propos d'une comparaison entre la transpiration d'*Amaryllis vitata* et *Scolopendrium officinale*.

\* Chez *Trisetum*, où les stomates sont disposés en files longitudinales, l'estimation de leur nombre par unité de surface est très difficile. Aussi y avons-nous renoncé.

Tableau IV. Transpiration chez *Arum*.

## IV A. Méthode des plantes en pot (moyennes de 15 mesures)

	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$		$\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Arum alpinum</i> 2n = 28				
jour	3,82	0,118	10,32	0,171
nuit	1,65	0,116	4,46	0,170
2. <i>Arum maculatum</i> 2n = 56				
jour	3,86	0,082	10,40	0,150
nuit	1,78	0,076	4,83	0,107
3. <i>Arum italicum</i> 2n = 84				
jour	2,87	0,098	8,00	0,117
nuit	1,59	0,083	4,45	0,136

## IV B. Méthode des pesées rapides (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	matin	midi	soir
1. <i>Arum alpinum</i> 2n = 28			
$\bar{x}$	2,18	4,68	2,52
$\sigma$	0,051	0,072	0,052
2. <i>Arum maculatum</i> 2n = 56			
$\bar{x}$	2,25	4,52	2,23
$\sigma$	0,047	0,055	0,064
3. <i>Arum italicum</i> 2n = 84			
$\bar{x}$	2,22	4,05	2,09
$\sigma$	0,054	0,088	0,075

## IV C. Méthode de HYGÉN (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	transpiration stomatique		transpiration cuticulaire	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Arum alpinum</i> 2n = 28				
	4,32	0,106	0,551	0,007
2. <i>Arum maculatum</i> 2n = 56				
	4,10	0,056	0,478	0,009
3. <i>Arum italicum</i> 2n = 84				
	3,58	0,107	0,367	0,009

IV D. Turgescence relative au point de flétrissement  
(moyennes de 3 mesures)

1. <i>Arum alpinum</i> 2n = 28	66 %
2. <i>Arum maculatum</i> 2n = 56	84 %
3. <i>Arum italicum</i> 2n = 84	60 %

IV E. Dimensions des stomates (moyennes de 100 mesures)

les dimensions sont exprimées en  $\mu$

	longueur		largeur	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Arum alpinum</i> 2n = 28				
	41,37	3,43	29,67	2,73
2. <i>Arum maculatum</i> 2n = 56				
	45,38	4,02	34,18	3,37
3. <i>Arum italicum</i> 2n = 84				
	55,28	3,38	30,17	3,01

Tableau V. Transpiration chez *Trisetum*.

V A. Méthode des plantes en pot (moyennes de 15 mesures)

	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$		$\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 28				
jour	3,15	0,081	6,24	0,120
nuit	1,85	0,107	3,77	0,142
2. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 56				
jour	3,19	0,106	7,32	0,092
nuit	1,92	0,151	4,42	0,118
3. <i>Trisetum argenteum</i> 2n = 28				
jour	4,38	0,108	7,84	0,103
nuit	2,21	0,117	3,95	0,140

V B. Méthode des pesées rapides (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$

	matin	midi	soir
	1. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 28		
$\bar{x}$	2,39	4,02	2,73
$\sigma$	0,121	0,071	0,056

Tableau V B cont.

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	matin	midi	soir
2. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 56			
$\bar{x}$	2,46	4,39	2,94
$\sigma$	0,033	0,109	0,025
3. <i>Trisetum argenteum</i> 2n = 28			
$\bar{x}$	2,67	5,47	2,86
$\sigma$	0,040	0,053	0,059

V C. Méthode de HYGÉN (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	transpiration stomatique		transpiration cuticulaire	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 28				
	3,27	0,090	0,248	0,014
2. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 56				
	3,82	0,156	0,274	0,014
3. <i>Trisetum argenteum</i> 2n = 28				
	5,59	0,113	0,452	0,009

V D. Longueur des stomates (moyennes de 100 mesures)

les dimensions sont exprimées en  $\mu$ 

	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 28	37,22	2,33
2. <i>Trisetum distichophyllum</i> 2n = 56	45,68	2,60
3. <i>Trisetum argenteum</i> 2n = 28	39,71	2,45

Tableau VI. Transpiration chez *Arenaria*.

VIA. Méthode des pesées rapides (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	matin	midi	soir
1. <i>Arenaria moebringioides</i> 2n = 40			
$\bar{x}$	2,94	5,44	3,51
$\sigma$	0,044	0,030	0,024
2. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 80			
$\bar{x}$	3,23	6,33	3,73
$\sigma$	0,032	0,032	0,029
3. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 120			
$\bar{x}$	3,21	6,36	3,84
$\sigma$	0,034	0,032	0,035

Tableau VI A cont.

transpiration expérimentée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	matin	midi	soir
4. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 160			
$\bar{x}$	3,17	6,21	3,99
$\sigma$	0,031	0,039	0,054
5. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i> 2n = 200			
$\bar{x}$	3,80	7,91	4,87
$\sigma$	0,046	0,056	0,041
6. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i> 2n = 240			
$\bar{x}$	3,86	7,92	4,41
$\sigma$	0,067	0,039	0,032

## VI B. Méthode de HYGÉN (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	transpiration stomatique		transpiration multiculaire	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Arenaria moebringioides</i> 2n = 40				
	3,23	0,075	0,355	0,009
2. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 80				
	5,03	0,125	0,441	0,010
3. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 120				
	5,84	0,098	0,439	0,006
4. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 160				
	5,28	0,104	0,440	0,008
5. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i> 2n = 200				
	7,55	0,091	0,665	0,013
6. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i> 2n = 240				
	7,47	0,088	0,663	0,010

## VI C. Dimensions des stomates (moyennes de 100 mesures)

les dimensions sont exprimées en  $\mu$ 

	longueur		largeur	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Arenaria moebringioides</i> 2n = 40				
	25,92	2,01	22,47	1,73
2. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 80				
	28,07	1,49	22,36	1,75
3. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 120				
	35,75	1,75	24,18	2,72

Tableau VI C cont.

	longueur		largeur	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
4. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>ciliata</i> 2n = 160				
	35,60	1,45	25,39	1,75
5. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i> 2n = 200				
	39,43	2,03	27,89	1,94
6. <i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>bernensis</i> 2n = 240				
	38,45	3,10	26,57	2,45

Tableau VII. Transpiration chez *Lotus*.

## VII A. Méthode des plantes en pot (moyennes de 15 mesures)

	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$		$\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$	
	$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Lotus corniculatus</i> 2n = 24				
jour	2,52	0,091	4,67	0,190
nuit	0,72	0,086	1,33	0,095
2. <i>Lotus alpinus</i> 2n = 12				
jour	2,51	0,102	3,69	0,092
nuit	1,112	0,100	1,65	0,086
3. <i>Lotus tenuis</i> 2n = 12				
jour	4,10	0,103	6,20	0,096
nuit	1,10	0,085	1,77	0,120

## VII B. Méthode des pesées rapides (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

	matin	midi	soir
1. <i>Lotus corniculatus</i> 2n = 24			
$\bar{x}$	1,78	4,63	2,41
$\sigma$	0,033	0,043	0,047
2. <i>Lotus alpinus</i> 2n = 12			
$\bar{x}$	1,67	4,64	2,13
$\sigma$	0,017	0,070	0,029
3. <i>Lotus tenuis</i> 2n = 12			
$\bar{x}$	2,07	7,27	2,52
$\sigma$	0,037	0,040	0,043

## VII C. Méthode de HYGÉN (moyennes de 10 mesures)

transpiration exprimée en  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 

transpiration stomatique		transpiration cuticulaire	
$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Lotus corniculatus</i> 2n = 24			
3,58	0,144	0,271	0,012
2. <i>Lotus alpinus</i> 2n = 12			
3,39	0,097	0,240	0,017
3. <i>Lotus tenuis</i> 2n = 12			
6,20	0,152	0,471	0,010

## VII D. Turgescence relative au point de flétrissement (moyennes de 3 mesures)

1. <i>Lotus corniculatus</i> 2n = 24	67 %
2. <i>Lotus alpinus</i> 2n = 12	58 %
3. <i>Lotus tenuis</i> 2n = 12	74 %

## VII E. Dimensions des stomates (moyennes de 100 mesures)

les dimensions sont exprimées en  $\mu$ 

longueur		largeur	
$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$
1. <i>Lotus corniculatus</i> 2n = 24			
30,70	1,84	19,60	1,46
2. <i>Lotus alpinus</i> 2n = 12			
25,83	1,92	19,29	1,36
3. <i>Lotus tenuis</i> 2n = 12			
20,34	1,67	17,81	1,69

## Chapitre III

### Photosynthèse et respiration des *Arum*

#### 1. Introduction

Dans une étude de physiologie comparée, il est particulièrement important d'envisager les deux phénomènes-clefs de la vie végétale, à savoir la photosynthèse et la respiration. Ce sont en effet ces deux phases du métabolisme qui conditionnent au premier chef la vie et la croissance de la plante.

Depuis la découverte de PRIESTLEY, qui le premier mit en évidence le dégagement d'oxygène par les plantes en 1771, l'étude de la photosynthèse s'est considérablement développée au point de devenir une science très vaste et très compartimentée. Les biochimistes et les biophysiciens ont percé le secret de la fixation et du transfert de l'énergie solaire, ainsi que des étapes complexes des métabolismes anaboliques et cataboliques. En écologie cependant, il n'est pas toujours nécessaire de pénétrer aussi profondément dans l'étude des mécanismes cellulaires ou infracellulaires; il est souvent plus utile, pour comprendre le comportement d'une plante, de connaître sa photosynthèse globale, et comment celle-ci évolue avec les variations des conditions extérieures. C'est dans cet esprit que nous avons entrepris l'étude de la photosynthèse des *Arum* diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes.

On peut donc envisager la photosynthèse soit sous l'aspect infracellulaire, en étudiant *in vitro* l'activité de tous les systèmes responsables de ce processus complexe, soit sous l'aspect « macro-physiologique », en étudiant sur une plante, un organe, ou un tissu isolé, les aspects extérieurs de la photosynthèse, à savoir la fixation de  $\text{CO}_2$ , le dégagement de  $\text{O}_2$ , l'augmentation de poids sec, etc.

L'étude de l'activité photosynthétique de chloroplastes isolés, par exemple, l'efficacité de leur pouvoir réducteur ou de leur synthèse d'ATP, de même que les mesures d'activité enzymatique, ne sont pas des méthodes très commodes en éco-physiologie. Il faut en général plusieurs feuilles pour une seule expérience; or, il n'est pas toujours facile de rassembler en quantité suffisante des feuilles d'un même individu ou d'un individu jumeau, ayant le même âge et la même histoire, pour travailler avec un matériel homogène. De plus, les conditions de mesure *in vitro* étant fort différentes des conditions naturelles, il est difficile de tirer des conclusions sur la biologie de la plante dans son habitat. Cependant, lorsque ce type d'expérience peut être comparé à des mesures de photosynthèse *in vivo*, comme l'ont fait par exemple TREHARNE & EAGLES (1970) sur des races climatiques de *Dactylis glomerata*, on obtient alors des résultats très complets qui permettent de mieux comprendre le problème.

L'estimation de la photosynthèse par mesure de l'augmentation du poids sec est une méthode fort ancienne, développée par SACHS en 1840 déjà. Elle utilise le fait que les deux moitiés d'une feuille sont identiques: elles ont en moyenne le même poids sec, et des caractéristiques photosynthétiques égales. La principale source d'erreur de cette méthode est qu'elle ne tient pas compte de la translocation des assimilats hors de la feuille pendant l'expérience. Cependant, lorsqu'on utilise des fragments détachés de feuilles, en général des disques, maintenus turgescents dans un appareil convenable, cette source d'erreur disparaît, et la méthode devient tout à fait acceptable, avec une erreur qui n'excède pas 5 % (BARTOS, KUBIN & SETLIK, 1960). Cette dernière technique, utilisant l'augmentation de poids sec de disques foliaires a été fort bien développée en Tchécoslovaquie au cours de ces dernières années. De nombreux travaux sur la production agricole, sur les rapports entre le taux de photosynthèse et la quantité de chlorophylle, de même que sur la comparaison entre différents génotypes (FRYDRYCH 1965) ont été effectués par les auteurs tchèques avec cette méthode plus ou moins modifiée. En 1967, SETLIK, AVRATOVSCUKOVA & KRITEK améliorent encore la technique en mettant au point une chambre d'assimilation rotative capable de fournir des résultats précis et bien reproductibles. Malgré ces améliorations, il reste un désavantage à cette méthode: une augmentation mesurable du poids sec n'est obtenue qu'après un temps relativement long, ce qui rend impossible l'observation de variations rapides dans le cours de la photosynthèse. Quoi qu'il en soit,

l'augmentation de substances organiques, c'est-à-dire l'augmentation de l'énergie potentielle contenue dans les liaisons chimiques des substances formées, représente certainement une valeur de la photosynthèse aussi valable que la quantité de  $\text{CO}_2$  absorbé, surtout lorsqu'il s'agit d'étudier le rendement d'une plante, en agriculture par exemple. La photosynthèse et la productivité de diverses races de *Brassica* ont été d'ailleurs étudiées au moyen de cette méthode (JOHNSTON & YORK 1971).

Puisque le quotient photosynthétique  $\frac{\text{O}_2 \text{ dégagé}}{\text{CO}_2 \text{ absorbé}}$  est toujours égal à l'unité, on peut doser indifféremment le dégagement d'oxygène ou l'absorption du gaz carbonique pour estimer l'activité photosynthétique d'une plante.

Le dégagement d'oxygène est en général mesuré par voie manométrique au moyen d'un respiromètre. Cette méthode, décrite par WARBURG (1919) fut utilisée et développée par de nombreux auteurs: WASSINK (1946), HEBER & GOTTSCHALK (1963), TREHARNE, COOPER & TAYLOR (1968) etc. De remarquables études sur les génotypes de *Lolium perenne* ont été menées à bien en dosant par voie manométrique l'oxygène dégagé, par WILSON & COOPER (1967, 1969a, b, c, d, e) au moyen d'une technique améliorée par WILSON et coll. (1969). Malheureusement la méthode de WARBURG n'est utilisable, dans les études sur des tissus entiers, que pour des morceaux de feuilles, ou au mieux, sur des feuilles entières détachées. Si les morceaux de limbe sont placés sur un support dans la phase gazeuse, ils perdent leur eau trop rapidement; s'ils flottent à la surface de l'eau, ils restent assez humides, mais les stomates demeurent fermés au contact du liquide. L'idéal est donc de pouvoir placer la feuille verticalement, sa base dans l'eau, de manière à la maintenir en état de turgescence, le reste du limbe s'étalant dans la fiole du respiromètre, afin que les échanges gazeux puissent se faire librement. Lorsque ces exigences sont réalisées, la méthode est tout à fait convenable comme l'ont montré Wilson et coll. (op. cit.).

L'absorption de gaz carbonique est généralement estimée en dosant la quantité de ce gaz dans l'air avant et après son passage sur la plante éclairée. Les techniques permettant de doser le  $\text{CO}_2$  sont très variées; nous n'indiquerons que les plus courantes, utilisées pour l'étude de la photosynthèse.

Les méthodes anciennes classiques consistent à faire passer l'air que l'on veut analyser sur de l'hydroxyde de barium ou de la chaux sodée, puis à estimer le  $\text{CO}_2$  fixé par titration ou par gravimétrie (HENRICI 1918 et 1920). Ces méthodes peuvent être suffisamment précises si elles sont utilisées très soigneusement, mais elles sont généralement d'un emploi assez délicat, le risque de contamination par le  $\text{CO}_2$  de l'air pendant la titration ou la pesée étant assez grand.

Il est aussi possible de doser le  $\text{CO}_2$  en utilisant la propriété chimique qu'ont les solutions de bicarbonate de sodium de s'équilibrer automatiquement avec la tension de  $\text{CO}_2$  dans l'air. Les variations de la concentration en gaz carbonique au-dessus d'une solution de bicarbonate de sodium entraînent une modification du pH de la solution; si la concentration en  $\text{CO}_2$  diminue, la solution cède du gaz carbonique à l'air: on observe alors une diminution de la concentration en  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , et le pH augmente. La solution s'acidifie au contraire lorsque la concentration en  $\text{CO}_2$  de l'air augmente. La relation logarithmique qui lie le pH à la pression de  $\text{CO}_2$  dépend naturellement de la température.

En utilisant cette propriété des solutions de bicarbonate, ALVIK élabore en 1939 une méthode colorimétrique pour la mesure de la photosynthèse et de la respiration des plantes (in LANGE 1956). C'est au moyen de cette méthode que WALTER (1949), puis ZELLER (1951) étudient la photosynthèse et la respiration des plantes aux basses températures.

La précision de mesure de la concentration en gaz carbonique dépend en grande partie de la formule mathématique qui permet de convertir le pH en concentration de  $\text{CO}_2$ . Les premiers auteurs utilisaient la formule de CARLBERG (1936) (in ZELLER op. cit.). Cette méthode fut ensuite améliorée par LANGE (op. cit.), puis par CATSKY & SESTAK (1966). En 1970, KREEB met au point un appareil de mesure de la photosynthèse facilement transportable sur le terrain, utilisant la formule de CATSKY & SESTAK. Cependant, la mesure du pH se fait encore par colorimétrie, ce qui représente un facteur limitant de précision. L'appareil est alors amélioré par l'utilisation d'un pH-mètre, et par une mesure électrique de la température de la solution. Cette méthode donne de bons résultats, tout à fait comparables à l'analyse infra-rouge (ZUNKER & KREEB 1970). Remarquons cependant qu'il est également possible d'obtenir de bons résultats en déterminant le pH par colorimétrie lorsqu'on utilise un photocalorimètre (SLAVIK & CATSKY 1965).

La conductibilité thermique de l'air dépend directement de sa concentration en  $\text{CO}_2$ . En 1939 déjà, AUFDEMGAERTEN utilisa cette propriété de l'air en développant un appareil de dosage du  $\text{CO}_2$  («Hitzdrahtapparatur») pour des mesures de photosynthèse.

Cette importance du  $\text{CO}_2$  dans la conductibilité thermique de l'air est aussi à la base de la méthode de dosage du  $\text{CO}_2$  en infra-rouge. L'appareil de mesure, généralement désigné sous le nom de URAS (Ultrarotabsorptionsschreiber) ou IRGA (infrared gas analyser) fut développé pendant la seconde guerre mondiale par l'industrie chimique. C'est

vraisemblablement à MEHNER (in EGGLE & SCHENK 1951) que revient le mérite d'avoir reconnu l'importance de cet appareil dans des recherches en physiologie végétale et de l'avoir introduit en botanique. Les premières mesures d'échanges gazeux chez les plantes au moyen de l'URAS ont été réalisées par SEYBOLD à Heidelberg en 1942. Grâce à sa précision, sa fiabilité et sa souplesse d'utilisation, cet appareil a apporté une impulsion nouvelle aux recherches sur les échanges gazeux des plantes. La plupart des travaux actuels dans ce domaine sont réalisés à l'aide de l'URAS qui est devenu un instrument courant dans les laboratoires spécialisés en éco-physiologie.

Il est possible d'utiliser l'appareil en circuit ouvert (air renouvelé), où l'air, après avoir passé sur la plante puis dans l'analyseur, est rejeté à l'extérieur, ou en circuit fermé (air confiné), où l'air repasse chaque fois sur la plante après avoir été analysé. Nous reviendrons plus loin sur les avantages et les inconvénients de ces deux méthodes.

Il n'est pas possible de mentionner ici toutes les modifications et améliorations apportées à la méthode par de très nombreux auteurs. Nous noterons seulement que l'analyseur infra-rouge permet également de mesurer la transpiration, comme l'ont montré HUBER & MILLER (1954), puis POLSTER (1965).

## 2. Méthodes utilisées pour le dosage du $\text{CO}_2$

Nous avons principalement travaillé avec deux méthodes: les mesures potentiométriques d'une part, et les mesures en infra-rouge d'autre part.

### 2.1 Mesures potentiométriques

Comme nous l'avons déjà précisé, la méthode potentiométrique est basée sur la variation de pH d'une solution de bicarbonate en équilibre avec le gaz carbonique de l'air. Nous avons réalisé un appareil de mesure en nous inspirant principalement des travaux de KREEB (1970), et ZUNKER & KREEB (1970). La Fig. 7 donne le schéma du montage que nous avons utilisé.

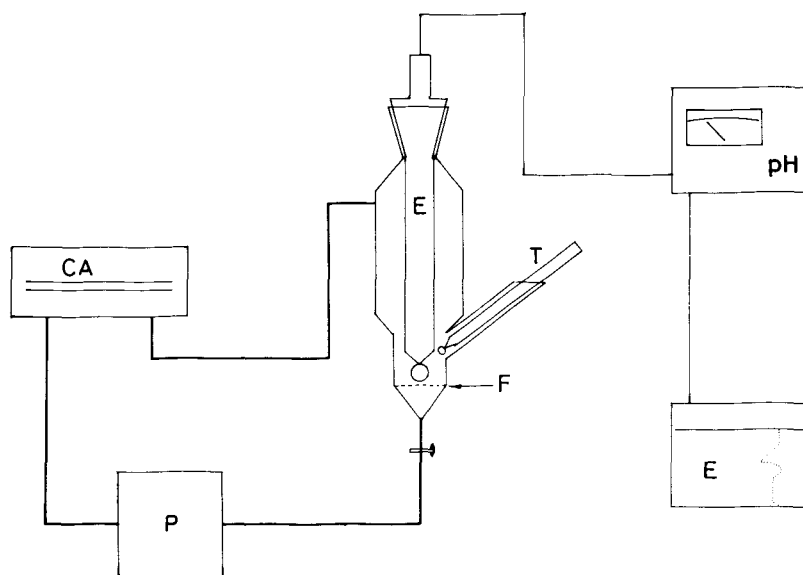


Fig. 7. Schéma de l'appareillage pour les mesures d'échanges gazeux par potentiométrie.

CA: Chambre d'assimilation - E: Electrode de verre - T: Thermomètre - F: Fritte - P: Pompe - pH: pH-mètre - E: Enregistreur

La chambre d'assimilation est constituée par deux cylindres de plexiglas emboîtés, entre lesquels un espace de 1,5 cm est maintenu pour une circulation d'eau. Le circuit d'eau froide permet d'éviter un échauffement excessif au niveau de la feuille. La température dans l'enceinte est contrôlée au moyen d'un thermomètre à mercure. Le circuit d'air est assuré par une pompe péristaltique à tuyau de plastique imperméable au  $\text{CO}_2$ .

La solution de mesure se compose d'après ZUNKER & KREEB (op. cit.) de 84,0 mg  $\text{NaHCO}_3$  et 7,46 g  $\text{KCl}$  ad. 1 litre d'eau distillée. La température de la solution est lue grâce à un thermomètre à mercure, alors que le pH est mesuré à l'aide d'une électrode de verre, et enregistré au moyen d'un pH-mètre couplé à un enregistreur automatique.

La mesure se fait en circuit fermé: l'air passe plusieurs fois sur la feuille éclairée, et s'appauvrit peu à peu en  $\text{CO}_2$ , si bien que la solution s'alcalinise. Connaissant la variation de pH à une température donnée, le temps, le volume d'air de tout le système, et la surface de la feuille, il est possible de calculer la quantité de  $\text{CO}_2$  absorbé par unité de surface foliaire et par heure.

La relation entre la pression partielle  $P$  de  $\text{CO}_2$  et le pH de la solution de bicarbonate s'exprime par l'équation suivante (CATSKY & SESTAK 1966):

$$0,934 \log P = a - \text{pH}$$

où  $a$  est une valeur dépendant de la température.

Des tables permettant de lire la concentration de  $\text{CO}_2$  en mg par litre d'air pour chaque pH (au 1/100 de pH) et chaque température, ont été établies par le centre de calculs de Hohenheim. Le professeur KREEB de Hohenheim a bien voulu nous envoyer ces tables; qu'il trouve ici l'expression de notre profonde gratitude.

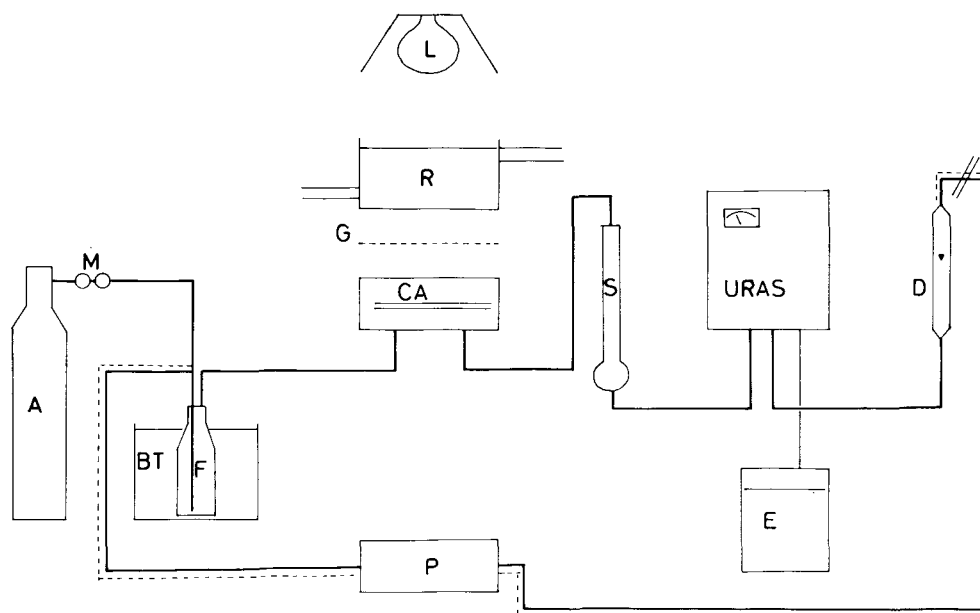


Fig. 8. Schéma de l'appareillage pour les mesures d'échanges gazeux en infra-rouge (URAS).

L: Source lumineuse - R: Ecran de refroidissement - G: Grille pour modifier l'intensité de l'éclairage - CA: Chambre d'assimilation - A: Bouteille d'air comprimé - M: Manomètres et vis de réglage du débit - BT: Bac thermostaté pour régler la température de l'air et de la chambre d'assimilation - F: Flaçon laveur pour humidifier l'air - S: Colonne de Silica-Gel pour absorber l'humidité - URAS: Analyseur infra-rouge (Ultrarotabsorbtionsschreiber) - E: Enregistreur - D: Débitmètre - P: Pompe

Chemin de l'air en circuit ouvert: ———— Chemin de l'air en circuit fermé: ———— et - - - - -

## 2.2 Mesures en infra-rouge

Nous avons pu réaliser les mesures de respiration et de photosynthèse au moyen d'un analyseur infra-rouge grâce à l'amabilité du Dr. Th. KELLER de l'Institut Forestier de Birmensdorf (ZH) qui a bien voulu mettre à notre disposition un URAS de son laboratoire. Nous l'en remercions sincèrement.

Le montage que nous avons réalisé pour ces études est représenté schématiquement dans la Fig. 8.

L'URAS est étalonné au moyen de deux bouteilles de  $\text{CO}_2$  de concentration connue, en étalant la différence des concentrations sur l'échelle de l'enregistreur de manière à obtenir la sensibilité maximum.

En circuit ouvert, l'apport d'air est assuré par une bouteille d'air comprimé contenant 337 ppm de  $\text{CO}_2$ , de manière à éviter les variations de concentration en gaz carbonique qu'on observe à l'air libre à certaines heures de la journée dans les villes. Le débit, réglé avec précision au moyen d'une soupape à pointeau, est mesuré par un débitmètre. En circuit fermé, une pompe assure le retour de l'air dans la chambre d'assimilation après son passage sur le débitmètre.

À la sortie de la bouteille, l'air est humidifié et amené à la température voulue par barbotage dans un flacon laveur immergé dans un bain thermostaté.

Après avoir passé sur la feuille, l'air est soigneusement séché sur une colonne de silica-gel avant d'être analysé.

La chambre d'assimilation (voir Fig. 9 et 10) est climatisée par un manchon dans lequel circule l'eau du bain thermostaté qui sert également à maintenir constante la température de l'air sortant de la bouteille. Le couvercle est amovible pour pouvoir étaler correctement la feuille. Des fils de nylon, tendus dans le fond et sous le couvercle, maintiennent la feuille au milieu de l'enceinte de manière à ce que le limbe ne vienne pas se coller aux parois. Pour que l'air circule le

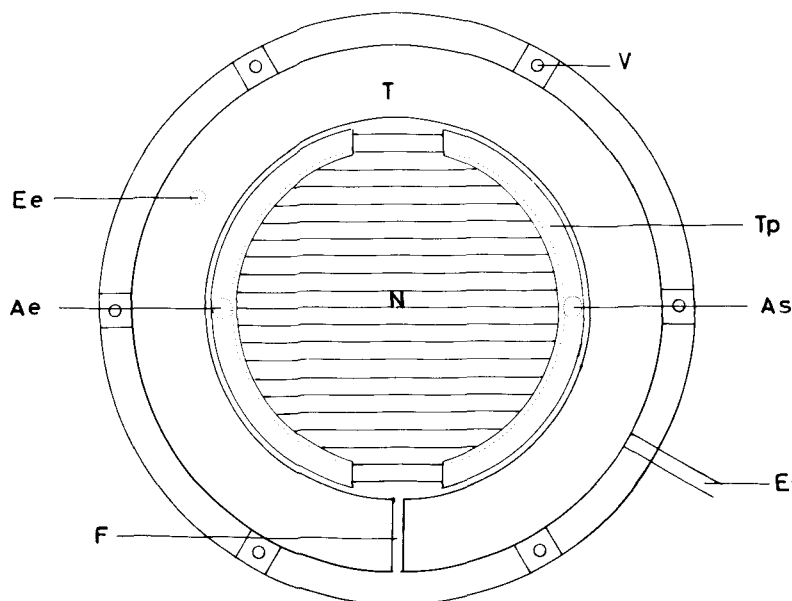


Fig. 9. Schéma de la chambre d'assimilation (vue de dessus).  
V: Vis de serrage du couvercle - T: Manchon thermostaté - Ee: Entrée de l'eau - Es: Sortie de l'eau - Ae: Entrée de l'air - As: Sortie de l'air - Tp: Tube perforé - N: Fils de nylon - F: Fente pour laisser passer le pétiole

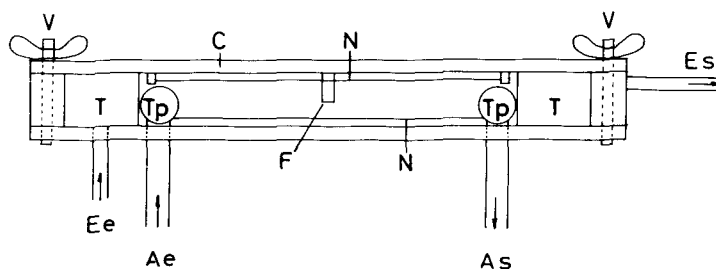


Fig. 10. Schéma de la chambre d'assimilation (vue de profil).  
Mêmes lettres que pour la Fig. 9  
C: Couvercle amovible

plus régulièrement possible autour de la feuille, les tuyaux d'entrée et de sortie de l'air dans la cuvette sont percés de petits trous répartis régulièrement sur deux lignes. Les trous de sortie sont légèrement plus grands que ceux d'entrée, afin d'éviter toute surpression à l'intérieur de la chambre d'assimilation.

### 2.3 Eclairage

Nous avons mesuré les intensités lumineuses au moyen d'un Lux-mètre équipé d'une cellule H & B No 123, et d'un erg-mètre type Yellow Spring, modèle 65.

Pour les premières mesures, celles que nous avons effectuées avec la méthode potentiométrique, nous disposons d'une rampe d'éclairage équipée de 4 tubes Sylvania type «Grolux». Cet éclairage, fournissant au maximum une intensité de 6000 Lux correspondant à  $1.5 \cdot 10^4 \text{ ergs} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$  au niveau de la feuille, n'était pas en mesure de saturer la photosynthèse. Nous avons également réalisé quelques mesures en plein air, l'appareil de dosage étant tout à fait transportable sur le terrain si l'on dispose d'un pH-mètre portatif.

Pour les mesures avec l'URAS, nous avons réalisé un éclairage plus puissant au moyen d'une lampe Philips HPL 400 W. Cette source lumineuse nous a permis d'obtenir une intensité maximum de 31000 Lux correspondant à  $7,8 \cdot 10^4 \text{ ergs} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ . La chaleur dégagée par la lampe est absorbée par une couche d'eau courante froide de 8 cm d'épaisseur. Les différentes intensités d'éclairage (5000, 8000, 13000, 19000, et 31000 Lux) sont obtenues au moyen de grilles que l'on place entre la chambre d'assimilation et la source lumineuse.

Il est souvent difficile de comparer les résultats obtenus avec des types de lampes différents, en raison de la variation de leur spectre d'émission. La quantité d'énergie par Lux varie beaucoup d'une lampe à l'autre. GAASTRA (1959) (in BOURDEAU & WOODWELL 1965) a montré que chez les différents types de lampes utilisées généralement, la quantité d'énergie par Lux pouvait varier entre 2,47 et 4,23  $\text{ergs} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ . Pour les deux types de lampes que nous avons utilisées, nous remarquons que 1 Lux correspond environ à une énergie de  $2.5 \text{ ergs} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ ; les résultats seront donc comparables.

### 2.4 Mesures en circuit ouvert et en circuit fermé

Dans un système ouvert, l'air passe avec une vitesse constante sur le matériel végétal. La différence observée entre les concentrations de  $\text{CO}_2$  à l'entrée et à la sortie de la chambre d'assimilation permet d'estimer le taux de photosynthèse ou de respiration si on connaît la vitesse d'écoulement de l'air.

Dans un système fermé, l'air, propulsé par une pompe, est réintroduit dans le circuit après avoir été analysé. On calcule alors l'intensité des échanges gazeux sur la base de la vitesse de variation de la concentration en  $\text{CO}_2$  dans le volume formé par tout le système.

Chacun des systèmes présente des avantages. On peut, d'après BOURDEAU & WOODWELL (1965) les résumer de la manière suivante:

#### Avantages des systèmes en circuit ouvert

Le matériel est exposé à une concentration relativement constante en  $\text{CO}_2$ , égale à la moyenne entre la concentration de  $\text{CO}_2$  dans l'air entrant, et dans l'air sortant. Dans un système fermé, au contraire, la concentration varie de manière continue pendant la mesure.

En système ouvert, la plante est exposée à une humidité maintenue à peu près constante, qu'on peut modifier en hydratant ou en déshydratant l'air entrant. Dans un système fermé, la transpiration de la plante entraîne une augmentation de l'humidité.

Le contrôle de la température se fait plus facilement en système ouvert qu'en système fermé.

Dans un système ouvert, il suffit d'analyser un échantillon, et non la totalité de l'air; il en résulte premièrement qu'une fuite, au moins si elle a lieu avant l'arrivée d'air, n'est pas aussi préjudiciable qu'elle l'est dans un système fermé; et deuxièmement que plusieurs mesures peuvent être faites simultanément sur le même appareil.

Dans un système ouvert, il est encore possible d'effectuer des mesures différentielles dans lesquelles l'air d'entrée est utilisé comme référence, quelles que soient les fluctuations de concentration qu'on peut y observer.

#### Avantage des systèmes en circuit fermé

Les circuits fermés permettent d'effectuer des mesures plus rapides que les circuits ouverts.

Le contrôle de la vitesse de l'air n'est pas indispensable pour la mesure en circuit fermé, alors qu'il est absolument nécessaire dans les circuits ouverts.

La vitesse de l'air peut être fortement augmentée jusqu'à n'importe quelle valeur pour étudier l'effet du vent par exemple, ce qui n'est pas possible en circuit ouvert où une vitesse trop grande entraîne une diminution de la précision.

### 3. Dosage des chlorophylles

Nous avons dosé les chlorophylles par la méthode spectrophotométrique de ARNON (1949) modifiée par BRUINSMA (1961).

Une feuille entière ou des disques foliaires de surface et de poids connus sont broyés dans un mortier avec du sable et de l'acétone à 80 %. La solution de chlorophylle ainsi obtenue est filtrée, puis diluée avec de l'acétone à 80 % de manière à pouvoir effectuer une lecture précise au spectrophotomètre. La densité optique est lue à 652 m $\mu$ . Pour le calcul de la concentration en chlorophylle, on utilise un coefficient d'absorption spécifique commun aux chlorophylles a et b :  $K \ll 36,0$ .

### 4. Dosage des protéines solubles

La concentration en protéines solubles a été mesurée par la méthode de LOWRY au réactif de FOLIN (LOWRY et coll. 1951). Une fois récoltées, les feuilles sont pesées, puis lyophilisées. Au moment de la mesure, le matériel est broyé dans un mortier avec du sable et de l'eau distillée. Le mélange obtenu est alors centrifugé à 30'000 g pendant 15 minutes. On utilise ensuite le surnageant pour effectuer la réaction colorée.

### 5. Détermination des premiers produits de la photosynthèse

Pour vérifier si les *Arum* fixaient le CO<sub>2</sub> par la voie normale du cycle de CALVIN-BENSON (photosynthèse en C3) ou au contraire par la  $\beta$ -carboxylation (photosynthèse en C4), nous avons recherché les premiers produits de la photosynthèse au moyen de traceurs radioactifs. Pour cette expérience, nous avons bénéficié de l'aide bienveillante du Dr. P. SCHÜRMAN, chef de travaux au laboratoire de physiologie végétale, qui a bien voulu nous initier à ces techniques; nous sommes heureux de le remercier ici.

La technique utilisée est celle développée par SCHÜRMAN (1969):

Des disques de feuilles, placés dans les fioles d'un respiromètre, reçoivent du CO<sub>2</sub> marqué pendant 1 et 5 minutes sous une illumination de 18'000 Lux. Après ce temps, les disques sont rapidement fixés dans du méthanol bouillant. On effectue ensuite une chromatographie en deux dimensions des produits solubles, et le chromatogramme est révélé au moyen d'une plaque photographique.

## 6. Mesure de la surface des feuilles et de la grandeur des stomates

Pour ces mesures, nous avons procédé ici de la même manière que dans l'étude de la transpiration (voir chapitre II, paragraphes 2.2.1 et 2.3).

## 7. Matériel biologique

### 7.1 Taxons d'*Arum*

Les études cytologiques et chorologiques que nous avons réalisées sur le groupe *Arum maculatum* – *Arum italicum* nous ont amené à récolter un matériel assez abondant de provenances variées (voir chapitre I, paragraphe 3.). Toutefois, pour des raisons évidentes, de rationalisation, nous avons dû effectuer un choix aussi représentatif que possible parmi les plantes que nous avions à disposition. Mis à part quelques essais préliminaires sur diverses provenances, nous avons travaillé avec le matériel suivant:

Diploïdes  $2n = 28$

*Arum alpinum* SCHOTT et KOTSCHY emend. TERPO

- 67–280 Gödöllő, Hongrie
- 67–208 Vienne, Autriche
- 71–1692 Pescina, Italie

Tétraploïdes  $2n = 56$

*Arum maculatum* L. emend. MILL.

- 71–1274 Tressaint, France feuilles non maculées: var. *immaculatum* REICHENB.
- 71–1272 Tressaint, France feuilles maculées: var. *maculatum*
- 70–1536 Le Mail, Suisse feuilles non maculées: var. *immaculatum* REICHENB.
- 71–1415 Champmartin, Suisse feuilles maculées: var. *maculatum*

Hexaploïdes  $2n = 84$

*Arum italicum* MILL.

- 71–1228 Athis, France feuilles veinées: ssp. *italicum*
- 71–1693 Majella, Italie feuilles veinées: ssp. *italicum*
- 71–1285 La Vallée, France feuilles non veinées: ssp. *italicum*
- 71–1286 Saint-Jouan, France feuilles non veinées: ssp. *neglectum* (TOWNS.) PRIME

### 7.2 Conditions de culture

Nos plantes ont été en général cultivées au jardin expérimental de l'Institut de Botanique. Toutefois, les exemplaires que nous avons choisis pour les études de physiologie ont été transportés en phytotron avant l'apparition des feuilles. Pour que les résultats soient comparables, il faut en effet que les plantes se développent dans des conditions identiques, et que les feuilles sur lesquelles les mesures sont faites soient sensiblement du même âge. Or, le décalage de rythme végétatif entre les *Arum* diploïdes et tétraploïdes d'une part, et les *Arum* hexaploïdes d'autre part, rend impossible des mesures simultanées sur les différents taxons. Il est donc nécessaire de disposer d'une chambre de culture, de manière à pouvoir offrir aux plantes à étudier des conditions identiques tout au long de leur développement. Tous les *Arum* utilisés dans cette étude ont été cultivés dans les conditions suivantes:

- température: 10 °C
- humidité relative: 80 à 85 %
- photopériode: 10 h (10 h lumière – 14 h obscurité)

Il peut paraître surprenant de cultiver dans des conditions identiques des plantes natives d'endroits variés, et qui présentent peut-être des optima de développement quelque peu différents les uns des autres. Toutefois, si l'on veut cultiver

chaque plante dans des conditions correspondant strictement à son lieu d'origine, on se heurte à deux difficultés majeures: premièrement, il faut disposer d'autant de chambres de culture qu'on possède d'origines différentes, et deuxièmement, on ajoute des variables supplémentaires qui compliquent encore le problème des comparaisons. C'est pour cette raison que nous avons choisi des conditions de culture moyennes qui convenaient d'ailleurs fort bien à tous les taxons d'*Arum* étudiés.

De chaque provenance, nous avons séparé deux individus que nous avons cultivés dans le phytotron sous deux intensités lumineuses différentes. Nous disposons finalement d'un lot de plantes ayant poussé sous forte intensité lumineuse, et d'un autre lot ayant poussé sous faible intensité.

Forte intensité: 7800 Lux correspondant à  $2,1 \cdot 10^4$  ergs.  $\text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$

Faible intensité: 1850 Lux correspondant à  $5 \cdot 10^3$  ergs.  $\text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$

### 7.3 Processus expérimental

Les plantes sont amenées dans le laboratoire quelques heures avant le début de l'expérience. Comme l'ont fait KELLER & KOCH (1962), nous commençons par mesurer la respiration à l'obscurité, puis nous mesurons la photosynthèse aux différentes intensités lumineuses. On laisse agir une lumière d'une intensité déterminée au moins 30 minutes sur la feuille avant de passer à la suivante, de telle sorte que la plante puisse trouver son équilibre. Les plantes n'atteignent en général un niveau stable de photosynthèse que plusieurs minutes après l'illumination (CLARK 1954). Ce phénomène, ou période d'induction, oblige à effectuer les mesures sur une longue période lorsque l'intensité de la lumière change.

Après les mesures d'échanges gazeux, nous séparons la feuille de la plante que nous remettons au phytotron en attendant d'effectuer d'autres mesures. Nous décalquons ensuite le limbe sur un papier bristol pour estimer la surface d'assimilation. Au moyen d'un perce-bouchon, nous découpons encore des disques dans le limbe pour déterminer le contenu en chlorophylle de la feuille.

## 8. Résultats

Les résultats les plus complets et les plus sûrs sont ceux que nous avons obtenus au laboratoire avec l'URAS. Nous commencerons donc par ceux-ci, puis nous les comparerons à d'autres mesures faites en laboratoire ou sur le terrain avec la méthode potentiométrique.

### 8.1 Photosynthèse et respiration des *Arum*: mesures URAS

Parmi les nombreux facteurs extérieurs qui peuvent influencer la photosynthèse, il en est deux dont le rôle est primordial, et qui sont assez facilement contrôlables: ce sont l'intensité lumineuse et la température. L'action de ces deux facteurs peut être envisagée sous deux aspects différents mais complémentaires:

- Premièrement, on peut analyser l'influence de la température et de l'intensité lumineuse pendant la croissance sur diverses caractéristiques anatomiques et physiologiques de la plante, notamment sur l'activité photosynthétique.
- Deuxièmement, on peut analyser l'influence de ces deux facteurs sur l'activité photosynthétique pendant les mesures.

Pour la culture de nos plantes, nous ne disposons malheureusement que d'une seule chambre climatisée, ce qui rendait impossible des cultures à différentes températures. Nous n'avons donc pas pu étudier l'effet de la température pendant la croissance; nous n'avons étudié que l'effet de l'intensité lumineuse.

Le montage expérimental que nous avons réalisé au laboratoire permet parfaitement d'effectuer des mesures d'activité photosynthétique à diverses températures, et sous différentes intensités lumineuses.

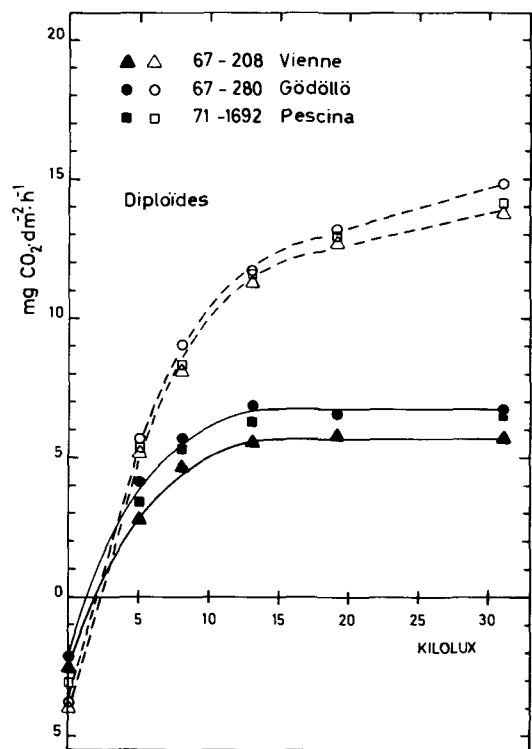


Fig. 11

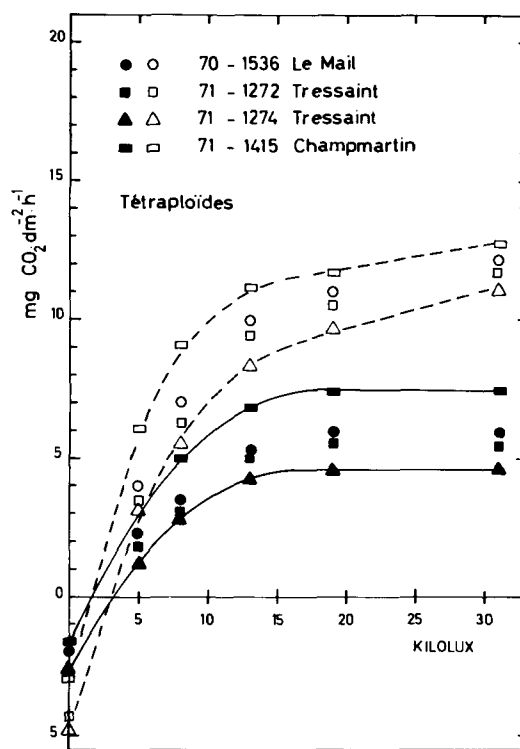


Fig. 12

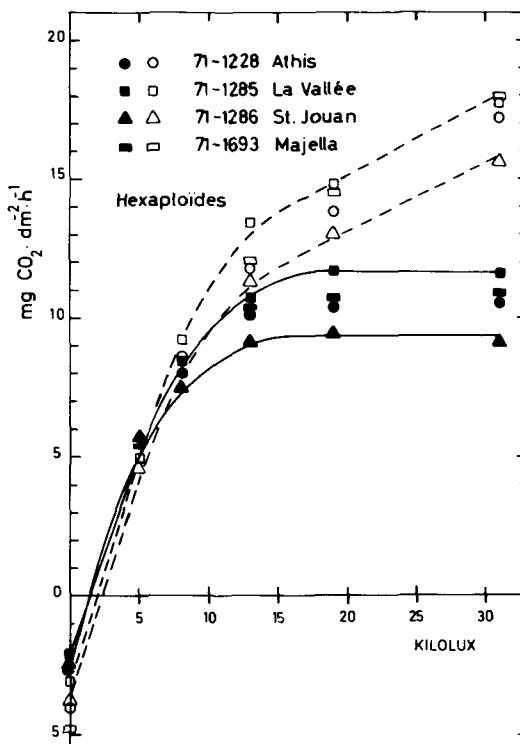


Fig. 13

Fig. 11, 12 et 13. Activité photosynthétique des *Arum* exprimée en fonction de la surface foliaire. Signes pleins: plantes cultivées en lumière faible. Signes ouverts: plantes cultivées en lumière forte.

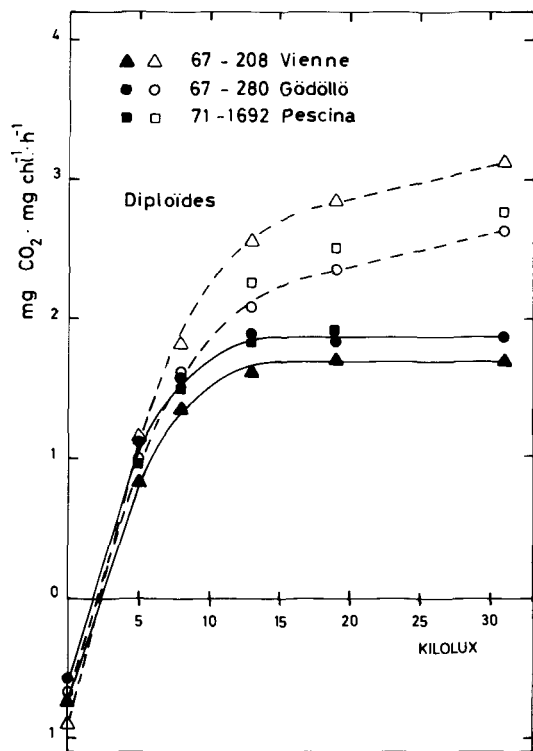


Fig. 14

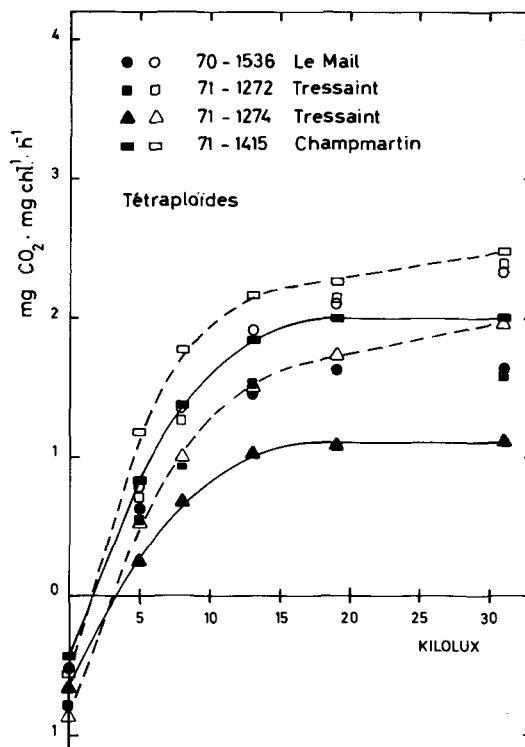


Fig. 15

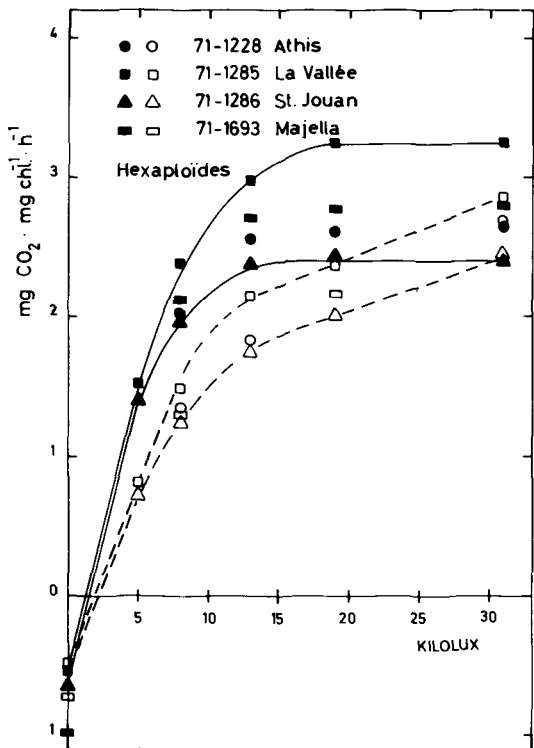


Fig. 16

Fig. 14, 15 et 16. Activité photosynthétique des *Arum* exprimée en fonction de la teneur en chlorophylle.  
 Signes pleins: plantes cultivées en lumière faible  
 Signes ouverts: plantes cultivées en lumière forte

### 8.1.1 Effets de l'intensité lumineuse pendant la croissance

Nous avons étudié les effets de l'éclairage pendant la croissance sur les paramètres suivants:

- activité photosynthétique
- contenu en chlorophylle
- protéines solubles totales
- morphologie et anatomie de la feuille

#### 8.1.1.1 Effets de l'intensité lumineuse pendant la croissance sur l'activité photosynthétique

Pour chaque provenance d'*Arum* que nous avons étudiée, nous avons établi la courbe d'activité photosynthétique en fonction de l'intensité lumineuse. Nous avons effectué ces mesures à 10 °C, température qui était également celle des conditions de culture. Nous reportons sur chaque graphique l'activité photosynthétique des plantes qui ont poussé en lumière forte, et de celles qui ont poussé en lumière faible. Chaque point sur un graphique représente la moyenne de 10 mesures.

Lorsqu'on exprime l'activité photosynthétique par rapport à la surface foliaire (Fig. 11, 12, et 13), on remarque que chez les plantes des trois degrés de polyploïdie, les plantes cultivées en lumière faible présentent une photosynthèse inférieure à celle des plantes cultivées en lumière forte; c'est chez les diploïdes que la différence est la mieux marquée. Les plantes cultivées sous faible intensité présentent également un plateau de saturation bien net, plateau qui n'est pas atteint à 31'000 Lux par les plantes cultivées en lumière forte. L'activité photosynthétique ne montre pas de différence importante entre les diploïdes et les tétraploïdes, alors qu'elle est nettement plus élevée chez les hexaploïdes.

Lorsqu'on exprime l'activité photosynthétique par rapport au contenu en chlorophylle (Fig. 14, 15, 16), les résultats sont quelque peu différents: les plantes cultivées en lumière faible présentent toujours un plateau de saturation plus net que les plantes cultivées en lumière forte, mais les différences sont moins visibles que précédemment puisque la quantité de chlorophylle varie également en fonction des conditions de culture (voir paragraphe 8.1.1.2). Les plantes cultivées sous faible intensité lumineuse ont en effet moins de chlorophylle par unité de surface que les plantes cultivées sous forte intensité. Dans ces conditions, il est normal que s'il existe une différence entre les plantes de lumière forte et les plantes de lumière faible lorsque la photosynthèse est exprimée par rapport à la surface assimilatrice, cette différence va s'amoindrir, disparaître ou même changer de signe, lorsque la photosynthèse sera exprimée sur la base du contenu en chlorophylle. La photosynthèse exprimée par rapport au contenu en chlorophylle est plus haute, chez les diploïdes, pour les plantes cultivées en lumière forte que pour les plantes cultivées en lumière faible. Chez les tétraploïdes, la différence n'est pas nette, et chez les hexaploïdes, il semble que les plantes cultivées sous faible intensité l'emportent sur celles cultivées en lumière forte. Le plateau de saturation n'est cependant pas atteint par les plantes cultivées en lumière forte, et il est difficile de tirer des conclusions valables de ces graphiques. C'est la raison pour laquelle nous préférons exprimer la photosynthèse sur la base de la surface foliaire; d'une part les résultats que l'on obtient sont plus clairs, et d'autre part, c'est le système de référence classique pour exprimer l'activité photosynthétique en éco-physiologie.

Lorsqu'on exprime l'activité photosynthétique en fonction de l'intensité lumineuse, on obtient généralement une courbe caractéristique, avec un palier net à partir d'une certaine intensité.

Aux faibles intensités, la photosynthèse est directement proportionnelle à la quantité de lumière reçue. A ce stade, les facteurs internes limitants sont: l'efficacité avec laquelle les quanta sont absorbés par les systèmes pigmentaires, et l'efficacité avec laquelle ces quanta sont convertis en ATP et NADPH.

Aux fortes intensités (au niveau du palier de saturation lumineuse), la photosynthèse n'est plus dépendante de la quantité de lumière reçue. Les facteurs limitants sont alors l'efficacité des systèmes enzymatiques intervenant dans les étapes obscures et, suivant la concentration en CO<sub>2</sub>, les barrières physiques s'opposant à l'absorption et à la diffusion des gaz.

Avec les plantes cultivées en lumière faible, nous avons obtenu cette courbe caractéristique chez les plantes des trois degrés de polyploïdie, alors qu'avec les plantes cultivées en lumière forte, nous n'avons jamais atteint le plateau de saturation lumineuse.

### 8.1.1.2 Effets de l'intensité lumineuse pendant la croissance sur le contenu en chlorophylle

Nous avons dosé les chlorophylles a + b sur chacune des feuilles dont nous avons mesuré la photosynthèse dans la série d'expériences précédentes. Le Tableau VIII indique la quantité de chlorophylle de chacune des provenances, cultivée sous forte et sous faible lumière.

Le Tableau VIII montre clairement que la quantité de chlorophylle est considérablement influencée par les conditions de culture chez les plantes des trois degrés de polyploidie.

Lorsque les plantes sont cultivées en lumière faible, il n'y a pas de différence importante entre diploïdes, les tétraploïdes et les hexaploïdes. En revanche, lorsque les plantes ont poussé sous une lumière forte, les hexaploïdes présentent une concentration chlorophyllienne nettement supérieure à celles des diploïdes et des tétraploïdes; ces deux derniers ne présentent pas de différence entre eux.

Tableau VIII. La concentration en chlorophylles a + b est exprimée en mg de chlorophylle par dm<sup>2</sup> de feuille.

		<u>lumière forte</u>	<u>lumière faible</u>
<b>Diploïdes</b>			
67-280	Gödöllö,	5,60	3,63
67-208	Vienne,	4,42	3,40
71-1692	Pescina	5,12	3,51
<b>Tétraploïdes</b>			
71-1274	Tressaint	5,58	4,14
71-1272	Tressaint	4,95	3,39
70-1536	Le Mail	5,23	3,65
71-1415	Champmartin	5,16	3,70
<b>Hexaploïdes</b>			
71-1228	Athis	6,41	3,98
71-1693	Majella	6,70	3,85
71-1285	La Vallée	6,21	3,59
71-1286	Saint-Jouan	6,45	3,85

### 8.1.1.3 Effets de l'intensité lumineuse pendant la croissance sur le contenu en protéines solubles

De chaque provenance, cultivée sous les deux intensités lumineuses, nous avons dosé les protéines solubles contenues dans les feuilles. Chaque valeur est une moyenne de cinq mesures obtenues sur des feuilles bien développées, et approximativement du même âge. Les résultats sont consignés dans le Tableau IX.

Tableau IX. La concentration en protéines solubles est exprimée en mg de protéines par g de poids frais.

		<u>lumière forte</u>	<u>lumière faible</u>
<b>Diploïdes</b>			
67- 280	Gödöllö	19,5	7,5
67- 208	Vienne	15,3	6,3
71-1692	Pescina	17,5	6,1
<b>Tétraploïdes</b>			
71-1274	Tressaint	17,6	5,2
71-1272	Tressaint	20,6	7,1
70-1536	Le Mail	20,7	6,5
71-1415	Champmartin	18,6	5,6

Tableau IX cont.

	<u>lumière forte</u>	<u>lumière faible</u>
Hexaploïdes		
71-1228 Athis	19,5	7,1
71-1693 Majella	17,3	6,8
71-1285 La Vallée	22,1	6,9
71-1286 Saint-Jouan	19,1	5,7

Comme les chlorophylles, les protéines solubles sont fortement influencées par l'intensité de la lumière pendant la culture. La quantité de protéines solubles des plantes cultivées en lumière forte est en moyenne deux à trois fois plus importante que celle des plantes cultivées en lumière faible. Les plantes des trois degrés de polyploïdie ne présentent pas de différence entre elles pour ce caractère.

#### 8.1.1.4 Effets de l'intensité lumineuse pendant la croissance sur la morphologie et l'anatomie de la feuille

Nous avons étudié l'influence de l'éclairement pendant la croissance sur l'épaisseur de la feuille, ainsi que sur la grandeur et le nombre des stomates. Le Tableau X indique les épaisseurs moyennes obtenues sur 10 feuilles différentes par provenance, à raison de trois mesures par feuille. Dans le Tableau XI, on trouvera les grandeurs des stomates (moyennes de 200 mesures), ainsi que leur nombre par unité de surface.

Tableau X. Les épaisseurs moyennes sont exprimées en  $\mu$ .

	<u>lumière forte</u>	<u>lumière faible</u>
Diploïdes		
67- 280 Gödöllő	260	224
67- 208 Vienne	254	236
71-1692 Pescina	288	230
Tétraploïdes		
71-1274 Tressaint	275	237
71-1272 Tressaint	278	258
70-1536 Le Mail	287	212
71-1415 Champmartin	312	235
Hexaploïdes		
71-1228 Athis	262	252
71-1693 Majella	285	218
71-1285 La Vallée	300	225
71-1286 Saint-Jouan	254	236

On voit clairement dans le Tableau X que le limbe des plantes cultivées en lumière forte est plus épais que celui des plantes cultivées en lumière faible. La variation présente la même amplitude chez les plantes des trois degrés de polyploïdie. On peut également remarquer que l'épaisseur du limbe n'est pas significativement différente d'un degré de polyploïdie à l'autre.

Le Tableau XI montre qu'en dépit d'une assez grande variation individuelle, la grandeur des stomates augmente avec le degré de polyploïdie, en même temps que décroît leur nombre par unité de surface.

Le nombre de stomates par unité de surface augmente chez les trois degrés de polyploïdie lorsque les plantes ont été cultivées en lumière forte. La grandeur des stomates semble au contraire diminuer légèrement, mais ici la variation n'est pas significative.

Tableau XI. Les dimensions des stomates sont exprimées en  $\mu$ .

		Face inférieure					Face supérieure				
		dimensions des stomates				Nombre de stomates au $\text{mm}^2$	dimensions des stomates				Nombre de stomates au $\text{mm}^2$
		longueur		largeur			longueur		largeur		
		$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$		$\bar{x}$	$\sigma$	$\bar{x}$	$\sigma$	
Diploïdes	lumière forte	39,05	3,65	26,35	2,53	140	39,83	3,38	29,40	4,17	42
	lumière faible	41,87	4,17	26,53	3,72	122	40,56	3,42	29,49	4,21	35
Tétraploïdes	lumière forte	44,35	5,21	33,25	4,13	103	42,30	3,93	34,27	4,36	38
	lumière faible	45,79	3,71	34,12	4,18	83	45,32	4,02	35,18	4,42	30
Hexaploïdes	lumière forte	54,90	3,01	30,43	2,93	90	56,81	2,69	28,00	2,86	26
	lumière faible	56,72	3,23	30,73	3,31	72	59,13	2,75	29,19	3,02	21

### 8.1.2 Photosynthèse en fonction de différents paramètres

#### 8.1.2.1 Photosynthèse en fonction de la température

Nous avons mesuré la photosynthèse des plantes que nous avons étudiées à 5 températures différentes ( $10^\circ$ ,  $15^\circ$ ,  $20^\circ$ ,  $25^\circ$ , et  $30^\circ \text{C}$ ) et sous les deux intensités lumineuses minimum et maximum de notre appareillage: 5000 et 31000 Lux. Avant chaque mesure, nous avons respecté un temps d'équilibrage de 30 minutes au moins. Les mesures ont été effectuées dans l'ordre croissant de  $10^\circ$  à  $30^\circ \text{C}$ . Les graphiques de la Fig. 17 expriment les résultats obtenus. Chaque point d'un graphique représente une moyenne de 5 mesures. Pour cette expérience, nous avons utilisé uniquement les plantes ayant poussé sous forte intensité lumineuse.

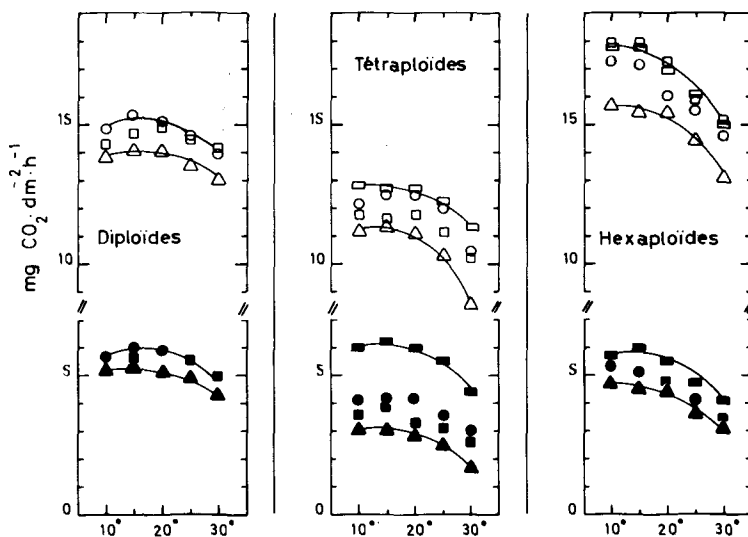


Fig. 17. Influence de la température sur la photosynthèse des *Arum*.  
Signes pleins: photosynthèse à 5000 Lux  
Signes ouverts: photosynthèse à 31000 Lux

Chez les plantes des trois degrés de polyploïdie, la photosynthèse varie relativement peu entre 10° et 20 °C. Au delà de cette température, on observe généralement une diminution assez sensible de l'activité photosynthétique, surtout chez les tétraploïdes et les hexaploïdes.

La courbe d'activité photosynthétique en fonction de la température est la même à 31000 Lux qu'à 5000 Lux: les valeurs de photosynthèse sont différents, mais l'allure de la courbe reste la même.

### 8.1.2.2 Photosynthèse en fonction de l'âge de la feuille

Nous avons étudié la variation de l'activité photosynthétique des *Arum* au cours du vieillissement des feuilles. Dans ce but, nous avons distingué trois âges différents:

1. feuilles jeunes: feuilles ayant à peine fini de se dérouler, encore tendres.
2. feuilles adultes: feuilles bien développées, 4 à 5 semaines après leur sortie (les mêmes feuilles que pour les expériences précédentes).
3. feuilles âgées: feuilles de plus de trois mois, mais encore bien vertes.

Cette étude a porté sur les *Arum* diploïdes, tétraploïdes, et hexaploïdes, mais sur une seule provenance par degré de polyploïdie. Les plantes étudiées ont été cultivées en phytotron sous un régime de lumière forte.

Les résultats sont consignés dans les graphiques des Fig. 18, 19, et 20. Chaque point d'un graphique représente une moyenne de 10 mesures effectuées à 10 °C.

Chez les plantes des trois degrés de polyploïdie, les feuilles jeunes présentent une photosynthèse apparente plus faible que les feuilles adultes et âgées.

Alors que chez les diploïdes et les hexaploïdes, les feuilles adultes et les feuilles âgées ont une photosynthèse apparente à peu près identique, chez les tétraploïdes les feuilles âgées présentent une photosynthèse à peine plus faible, voisine de celle des jeunes feuilles. Les feuilles jeunes ont, elles, une photosynthèse relativement élevée.

### 8.1.2.3 Influence de la section du pétiole sur la photosynthèse

Pour chaque provenance étudiée, nous avons mesuré l'influence de la section du pétiole sur l'activité photosynthétique de la manière suivante. La feuille, encore attachée à la plante, est introduite dans la chambre d'assimilation, et son activité photosynthétique est mesurée en lumière maximum, soit à 31000 Lux, et à 10 °C. Lorsque l'intensité d'assimilation est stable, on coupe le pétiole, proprement au moyen d'une lame de rasoir, soit sous l'eau (et on plonge alors la base du pétiole dans l'eau), soit dans l'air (et on met un peu de vaseline sur la surface fraîche). On fait alors une nouvelle mesure lorsque la photosynthèse s'est à nouveau stabilisée. L'expérience a été faite sur des plantes ayant subi le régime de lumière forte. Le Tableau XII donne les résultats obtenus sur une moyenne de 3 ou 4 essais pour chaque provenance en % d'activité, 100 % étant l'activité photosynthétique avant la section.

Tableau XII. Valeurs de photosynthèse en % après la section (100 % = avant la section)

	pétiole dans l'eau		pétiole hors de l'eau	
<b>Diploïdes</b>				
67- 280	Gödöllö	62	138	
67- 208	Vienne	28	162	
71-1692	Pescina	41	130	
<b>Tétraploïdes</b>				
71-1274	Tressaint	43	89	
71-1272	Tressaint	82	182	
70-1536	Le Mail	80	136	
71-1415	Champmartin	38	173	

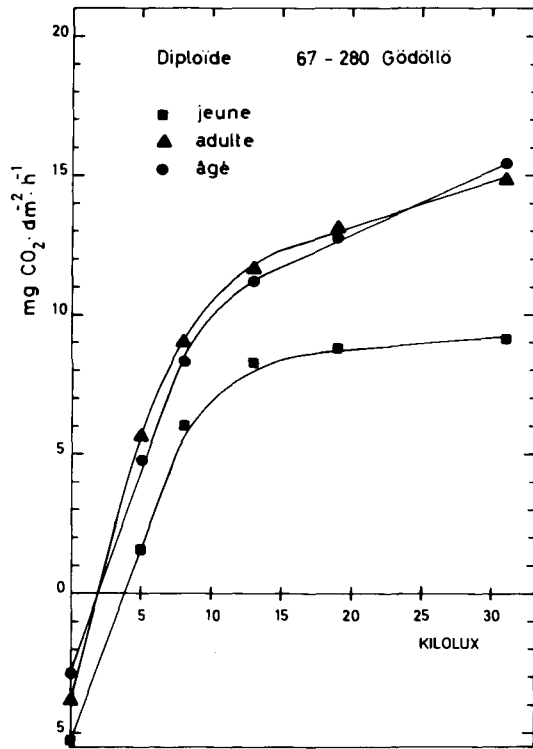


Fig. 18

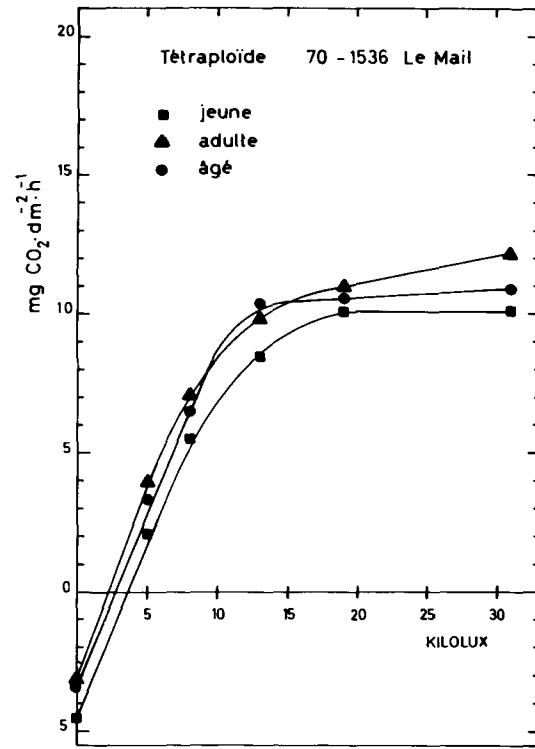


Fig. 19

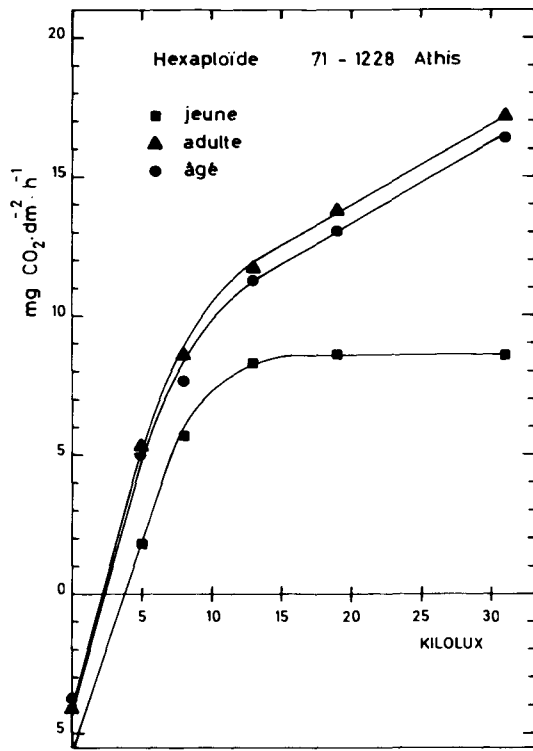


Fig. 20

Fig. 18, 19 et 20. Influence de l'âge des feuilles sur la photosynthèse des *Arum*.

Tableau XII cont.

		pétiole dans l'eau    pétiole hors de l'eau	
Hexaploïdes			
71-1228	Athis	49	125
71-1693	Majella	73	118
71-1285	La Vallée	55	188
71-1286	Saint-Jouan	30	136

Il ressort du Tableau XII les faits suivants:

- le fait de sectionner le pétiole entraîne une modification de l'activité photosynthétique.
- les variations que l'on observe après la section sont considérables, en outre il apparaît clairement que lorsque le pétiole est maintenu dans l'eau, la photosynthèse diminue, alors que lorsque le pétiole est à l'air, la photosynthèse augmente.
- ce comportement est le même chez les plantes des trois degrés de polyploïdie.

### 8.1.3 Point de compensation

On distingue généralement un point de compensation relatif à la lumière, et un point de compensation relatif à la teneur en  $\text{CO}_2$ .

Le point de compensation relatif à la lumière est l'intensité lumineuse à laquelle la plante dégage suffisamment d'oxygène par la photosynthèse pour compenser la consommation de ce gaz par la respiration; dans ces conditions, la composition globale du mélange gazeux  $\text{CO}_2 - \text{O}_2$  ne varie plus. Lorsqu'on exprime la photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse, le point de compensation est l'endroit où la courbe d'activité photosynthétique coupe l'axe des abscisses (voir les graphiques des Fig. 11, 12, et 13). Nous y reviendrons dans la discussion.

En circuit fermé, une plante a la possibilité d'abaisser la concentration en  $\text{CO}_2$  jusqu'à une valeur limite qui représente son affinité maximum pour ce gaz: c'est le point de compensation relatif au  $\text{CO}_2$ . Pour chaque provenance, cultivée sous les deux régimes lumineux différents, nous avons mesuré le point de compensation du  $\text{CO}_2$  à  $10^\circ\text{C}$ , et sous 31000 Lux. Le Tableau XIII exprime ces résultats, obtenus chacun à partir de 5 mesures différentes.

Tableau XIII. Point de compensation relatif au  $\text{CO}_2$ . Concentrations exprimées en ppm de  $\text{CO}_2$ .

		lumière forte	lumière faible
Diploïdes			
67- 280	Gödöllö	45	50
67- 208	Vienne	45	45
71-1692	Pescina	55	45
Tétraploïdes			
71-1274	Tressaint	45	50
71-1272	Tressaint	40	55
70-1536	Le Mail	45	40
71-1415	Champmartin	40	45
Hexaploïdes			
71-1228	Athis	40	40
71-1693	Majella	55	40
71-1285	La Vallée	50	45
71-1286	Saint-Jouan	45	45

Chez les diploïdes et les hexaploïdes, le point de compensation relatif à la lumière est légèrement moins élevé pour les plantes cultivées en lumière faible que pour les plantes cultivées en lumière forte; cette différence n'est cependant pas visible chez les tétraploïdes. Le point de compensation relatif au  $\text{CO}_2$  n'est pas du tout modifié par les conditions de culture. On n'observe pas non plus de différence en fonction de degré de polyploïdie.

### 8.1.4 Détermination des premiers produits de la photosynthèse

La chromatographie des produits solubles extraits des disques foliaires traités au  $^{14}\text{CO}_2$  montre que chez les *Arum* des trois degrés de polyploïdie, le premier produit de la photosynthèse est l'acide 3-phosphoglycérique.

Les *Arum* ont donc une photosynthèse de type classique en C3, c'est-à-dire qu'ils fixent le  $\text{CO}_2$  par la voie normale du cycle de CALVIN-BENSON.

### 8.1.5 Discussion des résultats

A notre connaissance, la photosynthèse du genre *Arum* n'a, jusqu'ici, jamais fait l'objet d'études détaillées.\* Nous pouvons seulement citer une mesure faite par BAUMEISTER (1952) dans une étude générale sur l'utilisation de l'URAS en laboratoire, avec des feuilles coupées. Les résultats de BAUMEISTER, obtenus sur *Arum maculatum*, sont les suivants pour une température de  $19^\circ\text{--}22^\circ\text{C}$ :

respiration	1,56 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$
photosynthèse apparente à 15000 Lux	3,05 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$
photosynthèse réelle	4,61 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$

Bien que le degré de polyploïdie ne soit pas précisé, il est vraisemblable que BAUMEISTER, travaillant à l'Université de Munster (Allemagne), a mesuré la photosynthèse d'un *Arum* tétraploïde. (voir dans le chapitre I la carte de répartition des *Arum*)

D'après nos résultats, la photosynthèse réelle des *Arum* tétraploïdes varie, à 15000 Lux et  $10^\circ\text{C}$ , entre 13,3 et 14,2  $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  pour les plantes cultivées en lumière forte, et entre 7,4 et 8,9  $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  pour celles cultivées en lumière faible. A  $20^\circ\text{C}$ , nous n'avons pas, comme dans l'expérience de Baumeister, la valeur de la photosynthèse sous une intensité lumineuse de 15000 Lux (voir paragraphe 8.1.2.1).

Il est fort difficile de comparer des valeurs absolues ayant été obtenues dans des conditions expérimentales différentes. Nous pensons cependant que les chiffres qu'indique BAUMEISTER sont plus faibles que les nôtres pour deux raisons principales. Premièrement, il a travaillé sur des feuilles coupées dont le pétiole était dans l'eau; or nous avons remarqué (voir paragraphe 8.1.2.3), que dans ces conditions, la photosynthèse est généralement fortement diminuée. Deuxièmement, la température de mesure ( $19^\circ\text{--}22^\circ\text{C}$ ) est trop haute: nous constatons en effet (voir paragraphe 8.1.2.1) que chez les *Arum* tétraploïdes, l'optimum de température pour la photosynthèse se situe généralement à  $10^\circ$  ou à  $15^\circ\text{C}$ ; au-delà, l'activité baisse.

### Influence de la lumière sur la photosynthèse

(Fig. 11, 12, et 13)

Les conditions d'éclairage pendant la croissance exercent une influence significative sur la photosynthèse des *Arum* des trois degrés de polyploïdie. Dans tous les cas, les plantes cultivées en lumière forte présentent une augmentation nette de la photosynthèse, si bien qu'à 31000 Lux, le plateau de saturation n'est atteint pour aucune des trois sippes. Il semble donc que les *Arum* aient de bonnes possibilités d'adaptation aux éclairagements élevés, et qu'ils se comportent comme des plantes d'habitats découverts, telles les races de soleil de *Solidago virgaurea* étudiées par BJÖRKMAN & HOLMGREN (1963).

A première vue, il peut paraître étonnant que des *Arum*, plantes que l'on rencontre généralement dans des sous-bois, aient des caractères d'héliophytes. Il ne faut cependant pas oublier que leur période de pleine végétation, soit d'intense photosynthèse, a lieu en hiver pour les hexaploïdes, ou au premier printemps pour les diploïdes et les tétraploïdes, lorsque

\* En revanche, de nombreux travaux ont été consacrés à la respiration très intense de l'inflorescence des *Arum*; on peut citer par exemple ceux de LANCE (1972, 1974), DIZENGREMEL et coll. (1973), et LANCE & CHAUVAUD (1975), qui ont étudié plus particulièrement l'activité des mitochondries de la massue.

les arbres sont dépourvus de feuilles. Les *Arum* sont donc, au moins dans la première partie de leur cycle végétatif, des plantes d'habitats découverts. C'est principalement le cas pour le taxon méditerranéen: *Arum italicum* (cf. page 7/8).

D'un point de vue comparatif, on peut dire qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre la photosynthèse apparente des diploïdes et celle des tétraploïdes. A 31000 Lux, par exemple, elle varie chez les diploïdes entre 5,8 et 6,8 mg  $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  pour les plantes cultivées en lumière faible, et entre 13,8 et 14,8 mg  $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  pour les plantes cultivées en lumière forte; chez les tétraploïdes elle varie respectivement entre 4,6 et 6,0 et entre 11,1 et 12,8 mg  $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ . Les hexaploïdes au contraire présentent une photosynthèse apparente nettement plus forte, aussi bien lorsqu'ils sont cultivés en lumière faible (9,3 à 11,7 mg  $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ) qu'en lumière forte. (15,7 à 17,9 mg  $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )

Les diploïdes semblent mieux s'adapter que les tétraploïdes aux conditions de culture sous fort éclairage. En effet, la différence moyenne de photosynthèse à 31000 Lux entre les plantes cultivées en lumière forte, et celles cultivées en lumière faible est de 7,9 mg  $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  chez les diploïdes, contre 6,1 chez les tétraploïdes. Chez les hexaploïdes, cette différence est de 6,6; nous pensons cependant que ce sont eux qui présentent les meilleures possibilités d'adaptation aux forts éclairages pendant la croissance, car à 31000 Lux, la saturation est loin d'être atteinte (voir Fig. 13); au-delà de cette intensité, la différence doit être encore plus forte que chez les diploïdes. Notre appareillage ne nous a cependant pas permis de le confirmer.

L'efficacité d'utilisation de la lumière faible, de 0 à 10000 Lux, est meilleure pour les trois degrés de polyploïdie, chez les plantes ayant été cultivées en lumière forte. Dans ce cas en effet, la pente à l'origine de la courbe d'activité photosynthétique est plus forte que dans le cas d'un préconditionnement en lumière faible. Cette particularité semble prouver une fois de plus que les *Arum* doivent être considérés comme des plantes d'habitats découverts. Il est en effet bien connu que chez les plantes originaires d'endroits ombragés, la capacité d'utilisation de la lumière faible est meilleure lorsque les plantes ont été cultivées sous de faibles intensités (BJÖRKMAN & HOLMGREN 1963 et 1966, MOUSSEAU 1971).

#### Point de compensation relatif à la lumière, et respiration

Si les conditions d'éclairage pendant la culture se manifestent chez les trois sippes par une modification bien nette de la courbe d'activité photosynthétique, il semble au contraire qu'elles n'aient que peu d'influence sur le point de compensation relatif à la lumière, particulièrement chez les tétraploïdes. L'adaptation semble donc avoir lieu plus spécialement au niveau de la photosynthèse en lumière saturante. D'autre part, nous remarquons dans tous les cas une légère diminution de la respiration à l'obscurité chez les plantes cultivées en lumière faible. Il semble donc que les conditions d'éclairage pendant la croissance aient également une influence sur la respiration. Quoi qu'il en soit, la respiration à l'obscurité ne change pas de manière significative avec le niveau de polyploïdie.

#### Teneur en chlorophylle

Le contenu en chlorophylles totales est très nettement modifié par les conditions de culture chez les *Arum* des trois degrés de polyploïdie. Le rapport de la quantité de chlorophylle des plantes cultivées en lumière forte sur celle des plantes cultivées en lumière faible est voisin de 1,4 chez les diploïdes et les tétraploïdes, alors qu'il atteint 1,7 chez les hexaploïdes. L'augmentation de la concentration en pigments aux fortes intensités lumineuses est donc plus sensible chez les hexaploïdes que chez les diploïdes et les tétraploïdes.

La présence de taches noires chez certains *Arum* tétraploïdes semble exercer une légère influence sur le contenu en chlorophylle. Pour les plantes de Tressaint, où dans la même localité on trouve des formes maculées et des formes non maculées, nous remarquons que la plante maculée (71-1272) présente une quantité de chlorophylle moindre que la plante non maculée (71-1274). D'autre part, en Suisse, la plante maculée de Champmartin est également moins riche en chlorophylle que la plante non maculée du Mail. En revanche, chez les hexaploïdes, nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la quantité de chlorophylle et la présence ou l'absence de veines blanches ou jaunâtres dans le limbe. Quoi qu'il en soit, ni les macules noires des tétraploïdes, ni les veines blanches des hexaploïdes ne semblent avoir d'influence sur la photosynthèse.

### Teneur en protéines

L'activité de la carboxydismutase, enzyme-clef de la fixation du CO<sub>2</sub>, est fréquemment influencée par la quantité de lumière reçue pendant la croissance. Chez les plantes ayant crû sous forte intensité lumineuse, l'activité de cet enzyme peut être plusieurs fois supérieure à celle qu'on observe chez les plantes dont la croissance s'est effectuée sous faible intensité (BJÖRKMAN 1968, EAGLES & TREHARNE 1969).

La quantité de protéines solubles varie parallèlement à l'activité de la carboxydismutase, ce qui laisse supposer que les conditions de culture exercent leur influence également sur d'autres systèmes enzymatiques (BJÖRKMAN, *op. cit.*).

La différence d'intensité lumineuse pendant la croissance se manifeste sur les *Arum* des trois degrés de polyploïdie par une variation très nette de la quantité en protéines solubles (voir Tableau IX). Nous pouvons donc admettre que la culture en lumière forte élève sensiblement la capacité enzymatique des *Arum*. Nous ne décelons pas de différence significative dans la teneur en protéines solubles entre les *Arum* des diverses valences chromosomiques: cultivés à une intensité lumineuse donnée, ils ont à peu près tous la même teneur protéique. Nous avons observé cependant que les hexaploïdes avaient, dans les deux conditions de culture, une photosynthèse supérieure à celle des diploïdes et des tétraploïdes; il semble donc que cette activité photosynthétique plus élevée chez les hexaploïdes ne soit pas due à une plus grande quantité de carboxydismutase, mais à d'autres causes que nous ne connaissons pas. On peut peut-être penser à une meilleure diffusion du CO<sub>2</sub> chez les hexaploïdes.

### Morphologie

Pour toutes les provenances que nous avons étudiées, et quel que soit le degré de polyploïdie, la culture sous faible lumière entraîne un certain étiolement qui se manifeste par une teinte plus claire des feuilles, ce que confirment les mesures de chlorophylle (voir Tableau VIII), ainsi que par un accroissement de la longueur du pétiole et de la surface du limbe.

Au point de vue anatomique, on observe sous forte lumière une différenciation plus accusée des parenchymes assimilateurs dont les cellules sont plus nombreuses, ce qui entraîne une augmentation de l'épaisseur de limbe (voir Tableau X). D'autre part, les stomates sont plus petits et plus nombreux sur les deux faces des feuilles ayant crû sous forte intensité (voir Tableau XI).

Les modifications morphologiques et anatomiques que nous avons observées en fonction des différences d'éclairage pendant la croissance ont été également rapportées par divers auteurs, par exemple BJÖRKMAN & HOLMGREN (1963) sur des écotypes de *Solidago virgaurea*, ou SOUCHON (1972) sur des formes de *Cardamine pratensis*. Cependant, toutes les plantes ne réagissent pas de la même manière, et WILSON & COOPER (1969a) ont montré que chez des génotypes de *Lolium perenne*, l'intensité de la lumière pendant la croissance n'entraînait pas de modifications de structure du mésophylle, mais seulement une variation du nombre et de la grandeur des stomates.

L'épaisseur du limbe des *Arum* varie un peu d'une plante à l'autre, et même d'une feuille à l'autre, mais la variation n'est pas significative du degré de polyploïdie. L'augmentation de l'épaisseur du limbe aux fortes intensités lumineuse est la même chez les trois sippes.

Malgré une variation individuelle assez forte, la grandeur des stomates augmente avec le degré de polyploïdie, en même temps que leur nombre par unité de surface décroît.

Les conditions d'éclairement pendant la culture se manifestent de manière identique sur les stomates des diploïdes, des tétraploïdes, ou des hexaploïdes: la variation de leur nombre est sensible, aussi bien à la face inférieure qu'à la face supérieure, alors que leurs dimensions, en raison de la forte variation individuelle, ne sont pas modifiées de façon significative.

On peut donc dire que les *Arums* des trois degrés de polyploïdie réagissent dans leur morphologie et leur anatomie aux variations d'éclairement, mais que les modifications se font dans le même sens, et avec la même intensité chez les trois sippes.

### Influence de la température

Chez de nombreuses plantes, la photosynthèse apparente varie relativement peu entre 10° et 30 °C (BJÖRKMAN & HOLMGREN 1963, ORMROD 1964, SOUCHON 1972). Cette relative indépendance de la photosynthèse vis-à-vis de la tem-

pérature est généralement interprétée dans le sens que la photosynthèse est limitée en premier lieu par des barrières à la diffusion du  $\text{CO}_2$ , puisque normalement, tout processus lié à une activité enzymatique est étroitement dépendant de la température. Il semble aussi que la faible influence de la température sur la photosynthèse soit due à l'effet inhibiteur de l'oxygène sur la fixation du  $\text{CO}_2$ ; en effet, la dépendance de la photosynthèse vis-à-vis de la température est beaucoup plus grande lorsqu'on la mesure sous 1,5 % d'oxygène que sous une atmosphère normale de 21 % d'oxygène (HIESEY et coll. 1971). L'examen des graphiques de la Fig. 17 montre clairement que la photosynthèse des *Arum* est relativement peu influencée par la température entre 10 et 20 °C. En lumière forte, presque saturante (31000 Lux), ou en lumière faible (5000 Lux), la photosynthèse présente la même courbe en fonction de la température. D'autre part, la photosynthèse diminue beaucoup chez les trois degrés de polyploïdie presque toujours dès 20 °C, et toujours au-delà de 25 °C.

Les trois sippes ont donc un comportement photosynthétique relativement identique face aux variations de température, et semblent toutes trois adaptées à un climat relativement frais. Il peut paraître étonnant que les hexaploïdes, originaires de régions au climat plutôt doux, présentent la même tendance «cryophile» que les diploïdes et les tétraploïdes originaires, eux, de contrées généralement plus froides. Cependant, si l'on observe le rythme végétatif, on remarque que les hexaploïdes ont une activité photosynthétique importante en plein hiver, au moment où diploïdes et tétraploïdes sont encore sous terre. Ces derniers, sortant en février ou en mars, sont en pleine activité au printemps. Il semble donc, vu ce décalage, que les optima de température des hexaploïdes d'une part, et des diploïdes et tétraploïdes d'autre part, ne sont pas très éloignés, ce qui pourrait expliquer nos résultats, à première vue un peu surprenants.

#### Influence de l'âge de la feuille

L'étude de l'activité photosynthétique des feuilles d'*Arum* d'âges différents (voir Fig. 18, 19, et 20) met en évidence les faits suivants:

- l'assimilation apparente des jeunes feuilles est toujours plus faible que celle des feuilles adultes ou âgées chez les trois degrés de polyploïdie, alors que leur respiration est toujours plus forte.
- l'assimilation des feuilles âgées est généralement, mais pas toujours, un peu plus faible que celle des feuilles adultes, et la respiration de ces deux types de feuilles est à peu près identique.

Ces résultats sont en accord avec les observations de KOCH & KELLER (1961) sur des feuilles de peupliers. On admet généralement qu'il est logique que des feuilles jeunes, dont l'activité enzymatique est élevée, aient une respiration intense, et présentent par conséquent une assimilation plus faible (assimilation apparente) que celle des feuilles adultes.

Cependant, dans le cas des *Arum*, les feuilles jeunes ont une photosynthèse plus faible que les feuilles âgées, même si l'on tient compte de la respiration. Il semble donc que l'activité des systèmes enzymatiques propres à l'assimilation soit encore insuffisante dans les jeunes feuilles; ceci pourrait peut-être expliquer le plateau de saturation relativement bas qu'on observe chez les feuilles de cet âge.

La plante diploïde (Gödöllő) et la plante hexaploïde (Athis) présentent exactement le même comportement en fonction de l'âge, alors que la plante tétraploïde (Le Mail) réagit un peu différemment: les feuilles jeunes sont à peu près aussi actives que les feuilles âgées et adultes. Nous ne pensons pas cependant qu'il faille attribuer une grande importance à ce comportement différent du tétraploïde. Pour des raisons de temps, nous n'avons pas pu effectuer ces mesures sur d'autres plantes du même degré de polyploïdie, et nous devons être conscient du caractère partiel de ces résultats. Nous sommes certain que les jeunes feuilles de cette plante avaient une photosynthèse plus intense celle des autres plantes étudiées, mais nous ne saurions affirmer que ce phénomène soit lié au degré de polyploïdie.

#### Section du pétiole

Depuis les résultats de BAUER (1935), de nombreux auteurs admettent que, lors d'expériences de courte durée, des feuilles coupées présentent une assimilation égale à celle des feuilles intactes encore attachées à la plante. D'autres auteurs cependant (KOCH & KELLER 1961, BRUN 1961), observent une modification sensible de la photosynthèse après excision de la feuille. Il apparaît clairement dans le Tableau XII que, chez les *Arum* des trois degrés de polyploïdie, l'assimilation apparente diminue fortement après l'excision lorsque le pétiole reste immergé, alors qu'elle augmente sensiblement lorsque le pétiole est maintenu hors de l'eau.

Bien que la diminution dans un cas, et l'augmentation dans l'autre cas soient bien nettes, il est intéressant de remarquer que leur amplitude n'est pas constante, et varie beaucoup d'une plante à l'autre, indépendamment du degré de polyploïdie. Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux de KOCH & KELLER (*op. cit.*), obtenus sur de jeunes peupliers. L'interprétation des résultats que donnent ces auteurs est certainement valable pour les *Arum* également; en bref, elle est la suivante:

La feuille coupée, dont le pétiole trempe dans l'eau, est mal irriguée en raison de la disparition de la poussée radulaire; il s'ensuit une fermeture partielle des stomates qui entraîne automatiquement une diminution de l'assimilation.

Lorsqu'on coupe une feuille à l'air sans plonger le pétiole dans l'eau, la diminution de la force de cohésion à l'intérieur du pétiole entraîne un appel d'eau rapide dans la feuille; la turgescence des cellules de garde augmente, et les stomates s'ouvrent, entraînant ainsi une augmentation de l'assimilation. Ensuite, avec la perte progressive d'eau qui n'est pas renouvelée, la turgescence et la photosynthèse baissent peu à peu.

Dans un cas comme dans l'autre, la forte variation individuelle, due à des facteurs divers comme peut-être la longueur et le diamètre du pétiole, le développement de l'appareil vasculaire, ou d'autres encore, rend impossible toute comparaison sur des feuilles d'*Arum* séparées de la plante. Il ne faut cependant pas généraliser, et il est vraisemblable que dans beaucoup d'autres cas, on obtienne les mêmes résultats avec des feuilles coupées ou encore attachées à la plante comme l'a montré CLARK (1954) par exemple.

### Voie métabolique de fixation du CO<sub>2</sub>

Dans les conditions optimales de température (10 °C), et sous l'intensité lumineuse maximum de notre appareillage (31000 Lux), les *Arum* des trois degrés de polyploïdie sont incapables d'abaisser la concentration en CO<sub>2</sub> d'une enceinte fermée au-dessous de 45 ppm (voir Tableau XIII). Le point de compensation relatif au CO<sub>2</sub> est donc voisin de 45 à 50 ppm pour les *Arum* que nous avons étudiés, et il n'est pas modifié par les conditions de culture.

Ce point de compensation élevé, de même qu'une température optimum de croissance relativement basse et une anatomie foliaire de type classique chez les trois degrés de polyploïdie, autorisent d'emblée à penser que nos *Arum* doivent fixer le CO<sub>2</sub> par la voie métabolique normale du cycle de CALVIN-BENSON, puisqu'ils ne présentent aucun symptôme du syndrome de KRANZ. On sait en effet que les plantes qui présentent ce syndrome fixent le CO<sub>2</sub> par une voie métabolique différente: la  $\beta$ -carboxylation du phospho-énolpyruvate, ce qui conduit à la formation d'acides C<sub>4</sub>-dicarboxyliques comme premiers produits de la photosynthèse, plutôt qu'à la formation de l'acide 3-phosphoglycérique, comme c'est le cas normalement (KORTSCHAK et coll. 1965, HATCH et coll. 1966). L'utilisation des traceurs radioactifs a montré clairement que chez les *Arum* des trois degrés de polyploïdie, le premier produit de la photosynthèse est l'acide 3-phosphoglycérique. La preuve est ainsi faite que les *Arum* que nous avons étudiés fixent le CO<sub>2</sub> par la voie métabolique du cycle de CALVIN-BENSON: ce sont donc des plantes du type C-3.

## 8.2 Photosynthèse des *Arum*: mesures potentiométriques

Nous avons utilisé la méthode potentiométrique tout d'abord en laboratoire lorsque nous ne disposions pas encore de l'URAS, et ensuite sur le terrain, en nous servant d'un pH-mètre portatif.

### 8.2.1 Mesures au laboratoire

Comme nous l'avons déjà précisé, nous disposions pour ces mesures d'une rampe de lampes «Grolux» qui fournissait une intensité maximum de 6000 Lux correspondant à  $1,5 \cdot 10^4$  ergs  $\cdot$  cm<sup>-2</sup>  $\cdot$  sec<sup>-1</sup>, avec laquelle nous ne pouvions pas saturer la photosynthèse.

Les courbes d'assimilation en fonction de l'intensité lumineuse que nous avons obtenues de cette manière sont toujours incomplètes puisque, avec des feuilles normalement développées, le plateau de saturation n'est jamais atteint. Nous ne les publierons donc pas, mais nous comparerons les valeurs obtenues à 5000 Lux et 10 °C au moyen des deux appareillages:

URAS + lampe Philips HPL 400 W d'une part, et méthode potentiométrique + lampes «Grolux» d'autre part. Nous avons déjà vu que dans les deux montages 1 Lux correspond à une énergie moyenne de  $2,5 \text{ ergs} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ .

Avant de travailler avec l'URAS, nous avons réalisé la plupart des mesures par potentiométrie sur des plantes cultivées au jardin expérimental, et non au phytotron. Pour que, dans la mesure du possible, les résultats soient comparables, nous avons refait des mesures avec l'URAS sur les mêmes plantes, également cultivées au jardin. Le Tableau XIV exprime les résultats obtenus sur des feuilles adultes (moyennes de 8 à 10 mesures). Notons encore que ces mesures ont été échelonnées sur deux années: la première année, les mesures par potentiométrie, et la seconde, les mesures avec l'URAS. Nous avons veillé toutefois à travailler sur des feuilles approximativement de même âge et de même grandeur.

Tableau XIV. Comparaison des valeurs de photosynthèse apparente obtenues à 5000 Lux et  $10^\circ\text{C}$  avec l'URAS et avec la méthode potentiométrique.

La photosynthèse est exprimée en  $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$

	URAS	méthode potentiométrique
<b>Diploïdes</b>		
67- 208 Vienne	5,0	4,8
67- 280 Gödöllö	4,5	3,3
<b>Tétraploïdes</b>		
70-1536 Le Mail	4,9	3,9
71-1415 Champmartin	5,1	7,2
<b>Hexaploïdes</b>		
71-1228 Athis	6,4	5,5
71-1286 Saint-Jouan	6,8	4,2

On voit clairement que la méthode potentiométrique donne des résultats qui sont du même ordre de grandeur que ceux fournis par l'URAS; cependant, elle est moins précise et ne permet pas de mettre en évidence les différences, relativement faibles, qui existent entre deux des trois degrés de polyploidie sous cette intensité lumineuse. Les variations qu'on peut observer d'une mesure à l'autre sont parfois plus grandes que les différences entre les degrés de polyploidie. Les mesures avec l'URAS montrent à nouveau que les diploïdes et les tétraploïdes ont une photosynthèse très semblable, alors que les hexaploïdes sont nettement plus actifs.

### 8.2.2 Mesures sur le terrain

Nous avons effectué quelques mesures en plein air, soit au jardin expérimental, soit dans le milieu naturel de la plante, en sous-bois. Les résultats que nous avons obtenus ainsi n'ont qu'une valeur indicative, puisque nous ne pouvions contrôler ni l'intensité lumineuse, ni la température. Dans le tableau XV nous donnons le résultat de chacune de ces mesures où nous n'avons pris en considération que l'activité photosynthétique de feuilles adultes.

Ces mesures sur le terrain, si imprécises qu'elles soient, permettent au moins d'apprécier l'intensité de la photosynthèse dans les conditions naturelles, et de la comparer aux mesures en laboratoire. Nous voyons premièrement que la photosynthèse paraît plus importante sur le terrain qu'au laboratoire, même dans des conditions d'éclairage apparemment médiocres. Nous voyons également une fois de plus que les diploïdes et les tétraploïdes ont une photosynthèse très voisine, alors que les hexaploïdes présentent une assimilation plus forte. Si nous n'avions pas réussi à mettre en évidence cette différence au moyen de la méthode potentiométrique en laboratoire, c'est vraisemblablement en raison de l'éclairage déficient que nous avions à disposition, lequel ne permettait pas d'atteindre une intensité lumineuse à laquelle la différence de photosynthèse entre les degrés de polyploidie est assez importante pour être mesurée avec cet appareillage.

Toutes ces expériences en plein air ont été effectuées à la même période (mars - avril); les hexaploïdes étaient donc plus âgés que les diploïdes et les tétraploïdes. Cette différence d'âge n'est cependant pas très gênante, puisque nous avons montré que les feuilles adultes et âgées présentant une assimilation assez semblable.

Tableau XV. Photosynthèse de quelques plantes, mesurée sur le terrain.  
La photosynthèse est exprimée en  $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$

			température de l'air	température de la chambre d'assimilation	lieu	photosynthèse
<b>Diploïdes</b>						
67- 208	Vienne	forte	8°	13°	jardin	16,3
67- 208	Vienne	forte	9°	13°	jardin	15,7
70-1794	Aarhus	moyenne	11°	15°	jardin	17,9
<b>Tétraploïdes</b>						
71-1415	Champmartin	moyenne	15°	18°	jardin	14,2
70-1536	Le Mail	forte	13°	15°	jardin	17,2
	Le Mail	moyenne	10°	13°	nature	16,4
	Valangin	faible	14°	15°	nature	18,2
<b>Hexaploïdes</b>						
71-1228	Athis	moyenne	12°	16°	jardin	24,2
71-1228	Athis	faible	12°	14°	jardin	19,6
71-1231	Avocourt	forte	10°	13°	jardin	28,3
71-1285	La Vallée	faible	12°	14°	jardin	17,5
71-1286	Saint-Jouan	forte	13°	15°	jardin	24,2

### 8.2.3 Discussion (concernant les mesures effectuées sur le terrain)

Il est certain que les valeurs obtenues au moyen d'un appareillage aussi simple, avec une chambre d'assimilation non climatisée, sont peut-être quelque peu erronées. BOSIAN (1960) a montré par exemple que le microclimat particulier qui règne dans la cuvette d'assimilation peut conduire à des erreurs d'interprétation; il put ainsi prouver que la photosynthèse ne présente pas, dans les conditions normales, une courbe journalière à deux sommets, comme on le croyait depuis HENRICI (1920).

Sur le terrain, nous n'avons jamais laissé la feuille plus de 7 minutes dans la chambre d'assimilation, si bien que le microclimat ne devait pas trop s'éloigner des conditions naturelles. Nous avons cependant toujours observé une légère augmentation de la température (voir Tableau XV), ainsi qu'une élévation du degré hygrométrique de l'air: à la fin de l'expérience, il y a généralement un peu de condensation sur les parois de la chambre d'assimilation.

Les mesures précises d'échanges gazeux sur le terrain nécessitent des appareils fort compliqués et coûteux; de véritables laboratoires mobiles ont été mis au point par BOSIAN (1955), puis par MOONEY et coll. (1971) par exemple. Face aux résultats qu'on peut obtenir avec ces moyens techniques très perfectionnés, les mesures que nous avons effectuées sur le terrain sont très grossières; nous pensons toutefois que, si l'on est conscient de leurs limites, la méthode potentiométrique et la chambre d'assimilation rudimentaire que nous avons utilisées peuvent donner des résultats valables pour comparer l'activité photosynthétique de diverses plantes dans les conditions naturelles de leur habitat.

Il est intéressant de constater que les mesures sommaires effectuées sur le terrain concordent avec celles de l'URAS, par exemple que l'activité photosynthétique de *Arum italicum* est plus forte que celle des autres sippes. En effet, on peut objecter aux méthodes de laboratoire qu'elles soumettent artificiellement à des conditions identiques des plantes qui, dans la nature, ont des optima différents.

### 8.3 Conclusion sur la photosynthèse des *Arum grex maculatum - italicum*

Les résultats obtenus nous autorisent à tirer les conclusions suivantes:

La sippe hexaploïde (*A. italicum*) possède une intensité d'assimilation plus forte que les sippes di- et tétraploïdes, aux différentes conditions auxquelles nos plantes ont été exposées (température de 10° à 30 °C, intensité lumineuse faible

ou forte). Ses feuilles sont plus riches en chlorophylle que celles des autres sippes, lorsque les plantes ont été cultivées en lumière forte. Enfin, la taille des stomates est plus grande et leur «densité» plus faible que dans les *Arum alpinum* et *maculatum*, et cela aussi bien en lumière faible qu'en lumière forte. Donc, ce taxon peut être considéré comme relativement héliophile (plateau de saturation non atteint en lumière forte).

Entre les sippes diploïde et tétraploïde, les différences sont en général faibles; toutefois, il faut relever qu'en lumière forte, l'intensité d'assimilation du diploïde dépasse celle du tétraploïde, et que chez ce taxon l'écart entre l'intensité d'assimilation en lumière faible et en lumière forte est plus grand que chez le tétraploïde et l'hexaploïde. Le taxon diploïde est donc le plus défavorisé par une intensité lumineuse faible. En ce sens, ce taxon serait plus sténoïque que les deux autres. Il est intéressant de constater que nos résultats sur la photosynthèse concordent avec ceux obtenus sur la transpiration: à savoir qu'il n'y a pas ou peu de différences entre les taxons di- et tétraploïdes, alors que l'hexaploïde se détache nettement des deux autres sippes.

On peut donc dire de l'*Arum italicum* que, relativement aux diploïdes et aux tétraploïdes, il est le plus xérophile et le plus héliophile. Ces faits cadrent bien avec la distribution géographique, car si le climat méditerranéen est caractérisé par son quotient pluviométrique et sa sécheresse estivale, il est aussi connu pour sa luminosité. Que l'intensité d'assimilation soit plus forte chez *Arum italicum* permet de comprendre que le rhizome de ce taxon est toujours plus volumineux que celui des deux autres (Fig. 1, 2, et 3). Quant à l'*Arum alpinum*, sa relative héliophilie lui permettrait de vivre aussi dans la région méditerranéenne où il paraît cependant rare et disséminé\*.

Quelles sont les causes qui déterminent chez le taxon hexaploïde une intensité photosynthétique plus forte? On ne peut invoquer ici la densité des stomates, puisque celle-ci est précisément plus faible que chez les deux autres taxons (voir Tableau XI). On sait en effet que les héliophytes, qui assimilent mieux aux intensités lumineuses fortes que les sciaphytes, ont en général des stomates plus petits et plus nombreux par unité de surface. Peut-être faudrait-il considérer la dimension de l'ostiole, ou songer à une activité enzymatique plus grande chez *Arum italicum*. Une autre explication nous paraît pertinente: nous avons vu (page 37) que la turgescence relative au point de flétrissement était plus basse chez l'hexaploïde que chez les deux autres taxons. Cela signifie qu'en cas de sécheresse, les cellules du premier restent plus longtemps turgescents, ce qui lui permettrait de garder plus longtemps ses stomates ouverts au CO<sub>2</sub>.

Enfin, bien que nous n'ayons pu examiner qu'un seul groupe de taxons au point de vue de la photosynthèse, nous pouvons conclure de nouveau qu'il n'y a pas de corrélation, ou seulement une corrélation partielle entre la polyploidie et l'intensité de la photosynthèse, car si les hexaploïdes assimilent plus que les di- et tétraploïdes dans toutes les conditions qui leur ont été présentées, les diploïdes ont une intensité d'assimilation supérieure à celle des tétraploïdes en lumière forte.

\* Peut-être aussi que sa présence a passé jusqu'ici inaperçue.

## Considerations générales

Celles-ci seront brèves, car nous avons discuté déjà nos principaux résultats dans les chapitres: Transpiration (pages 21 à 41) et Photosynthèse (pages 42 à 67)

Dans la première partie de notre travail, nous avons précisé la distribution géographique et l'écologie des taxons dont nous voulions comparer certaines propriétés physiologiques. L'effort principal a porté sur les espèces du groupe *Arum maculatum* et *italicum*. La carte de distribution que nous avons établie à l'aide de nos résultats\* montre que les races tétra- et hexaploïdes sont dans l'ensemble allopatriques, bien qu'en France, elles puissent croître à proximité l'une de l'autre, à la suite, bien souvent, d'interventions humaines. Quant à l'*Arum alpinum* dont on ne connaissait jusqu'ici que des populations dans l'est et le nord de l'Europe (Balkans, Hongrie, Roumanie, Danemark), nous avons montré qu'il se rencontrait également en marge de la région méditerranéenne (Pescina, Italie; Caussols, France).

Pour les trois autres groupes de taxons, nos recherches confirment dans l'ensemble les résultats de FAVARGER (*opera citata*). Toutefois, nous avons montré qu'il existe des populations tétraploïdes dans l'aire que cet auteur attribuait au *Trisetum distichophyllum* octoploïde, et que le taxon à  $n = 60$  de l'*Arenaria ciliata* s'étend davantage vers l'est que FAVARGER ne l'avait indiqué.

Comme peu d'auteurs, à notre connaissance, à part GUINOCHET & SOUCHON, se sont occupés de la physiologie comparée des «races chromosomiques» et des taxons affines di- et polyploïdes, nos recherches avaient un peu un caractère de «débroussaillage», d'où sans doute certaines de leurs lacunes ou imperfections. Au regard des résultats apparemment peu spectaculaires que nous obtenons, nous devons nous demander si de telles recherches valent la peine d'être poursuivies et étendues. Nous n'hésitons pas à répondre par l'affirmative, car si nos résultats peuvent sembler minces à un esprit non prévenu, ils n'en sont pas moins significatifs.

Comme d'après la bibliographie (cf. Introduction), il est avéré que la polyploïdie «per se» (études sur les autopolyploïdes artificiels) n'entraîne pas de réponse physiologique uniforme, notamment en ce qui concerne la transpiration et la photosynthèse, que d'autre part, les races chromosomiques naturelles peuvent offrir toute une gamme de situations intermédiaires entre l'autopolyploïdie et l'allopolyplôïdie génomique, il n'est pas étonnant que chez les sippes polyploïdes on n'observe pas non plus de comportement physiologique uniforme. Il n'est donc pas possible de prévoir «à priori» si chez un polyploïde naturel, occupant un certain territoire, la transpiration ou la photosynthèse va augmenter ou diminuer.

C'est ce que montrent bien nos résultats. Ce n'est donc probablement pas l'augmentation du nombre des génômes qui, en elle-même, confère à l'*Arenaria ciliata* ssp. *bernensis* par exemple, une transpiration plus élevée, et à l'*Arum italicum* un comportement plus xérophile. L'effet est dû sans doute à la sélection de combinaisons géniques favorables. Or chez les polyploïdes, les combinaisons géniques sont plus nombreuses et plus variées que chez les diploïdes. Que cette sélection ait lieu sous l'influence du milieu, qu'elle représente une adaptation, semble inévitable, et nous l'avons montré dans nos conclusions sur la transpiration et sur la photosynthèse. Nos recherches se rattachent donc plutôt à la génécologie qui étudie l'effet de gènes à action physiologique, notamment sur les écotypes, mais parfois aussi sur des espèces voisines (STEBBINS, à l'impression; VALDEYRON, à l'impression).

Qu'il y ait des gènes à action physiologique chez les sippes du genre *Arum* que nous avons étudiées, apparaît clairement dans le fait que la réponse physiologique des plantes de diverses provenances, mais appartenant à une même race, est sensiblement la même, alors qu'elle diffère d'une race à l'autre, légèrement dans le cas des races di- et tétraploïdes, fortement dans le cas des races tétra- et hexaploïdes.

Mais les génécologistes ont étudié surtout des écotypes qui, par définition, ont le même nombre de chromosomes. Nos recherches sur les sippes di- et polyploïdes, et plus spécialement sur les «races chromosomiques», offrent à notre avis, une dimension de plus, c'est l'aspect phylogénétique et historique. Comme la très grande majorité des auteurs admettent

\* Une première carte, beaucoup plus sommaire, a été publiée dans une de nos notes préliminaires (BEURET 1971).

actuellement que l'évolution est allée de l'état diploïde vers l'état polyploïde, et qu'elle n'est que rarement réversible (cf. STEBBINS 1971), il s'ensuit que les propriétés physiologiques et l'écologie d'un diploïde représentent un phénomène ancien ou primaire, alors que le comportement physiologique et l'habitat d'un polyploïde qui en dérive, est un phénomène plus récent, secondaire. Il n'est donc pas indifférent de savoir dans quel sens sont allées l'évolution et parfois aussi la migration d'un taxon. Par exemple, nos recherches démontrent que dans le groupe de l'*Arenaria ciliata*, une sippe ancienne, relativement xérophile et diploïde ( $n = 20$ ), qui devait habiter les montagnes de la Méditerranée occidentale, est devenue plus hygrophile et polyploïde ( $n = 40, 60, \text{ et } 80$ ) en envahissant les Alpes centro-orientales, et a produit finalement (peut-être sous l'influence des conditions périglaciaires de la fin du Quaternaire) un taxon plus hygrophile que tous les autres: le ssp. *bernensis*, qui est en même temps le plus fortement polyploïde.

Chez *Trisetum distichophyllum* (sensu stricto), la race octoploïde, dont l'aire est Centre et Est-alpine, présente également une transpiration un peu plus forte que la race tétraploïde qui dans l'ensemble est plus occidentale.

Si de tels résultats étaient corroborés par d'autres exemples de pseudo-vicariance occidentale-orientale (nous pensons en particulier aux *Senecio* du grex *Incani*), cela confirmerait d'une part qu'il y a des différences climatiques entre les Alpes occidentales et les Alpes orientales, et d'autre part que l'évolution dans ces groupes est allée de la xérophilie vers une hygrophilie relative, et que c'est le résultat d'une sélection par le milieu.

Cette dernière conclusion toutefois, devra encore être étayée par l'étude physiologique d'autopolyploïdes artificiels, bien qu'il nous paraisse assez peu probable que la polyploidie per se entraîne dans ces groupes une hygrophilie croissante.

Mais il y a plus. Nos résultats sur la transpiration des lotiers suggèrent fortement que *Lotus corniculatus* est né par amphidiploïdie entre *L. alpinus* et *L. tenuis*. De là à penser que dans la genèse du *Trisetum distichophyllum* octoploïde, le *T. argentum* a pu jouer un rôle, il n'y a qu'un pas. Enfin il n'est pas interdit de penser que l'*Arum italicum* résulte d'un croisement ancien entre un taxon du groupe *maculatum* et un espèce plus hygrophile encore que l'*Arum italicum* et qu'il reste à découvrir.

On voit que des recherches physiologiques sur les races chromosomiques ouvrent des perspectives et suggèrent des hypothèses. Aussi pensons-nous qu'elles méritent d'être poursuivies.

## Résumé et rappel des principaux résultats

Une étude comparative de la distribution géographique et de quelques propriétés physiologiques a été entreprise sur les groupes suivants:

*Arum grex maculatum – italicum* (2 x, 4 x, et 6 x).

*Trisetum distichophyllum* (4 x et 8 x) et *Trisetum argenteum* (4 x)

*Arenaria grex ciliata* (2 x, 4 x, 6 x, 10 x, et 12 x)

*Lotus tenuis* et *L. alpinus* (2 x), ainsi que *L. corniculatus* (4 x)

Dans le cas des *Arum*, la transpiration et la photosynthèse ont été étudiées, alors que pour tous les autres taxons, seule la transpiration a été envisagée. Dans tous les groupes, des mesures comparatives de cellules stomatiques ont été effectuées.

Les résultats suivants ont été obtenus:

1. Les nombres chromosomiques de quelque 180 populations du groupe *Arum maculatum – italicum* ont été comptés, soit:
  - 21 populations pour *A. alpinum*
  - 117 populations pour *A. maculatum*
  - 40 populations pour *A. italicum*
2. Une carte de distribution a été établie sur la base de ces comptages, permettant de préciser en Europe centrale, occidentale et méridionale, le domaine des *Arum alpinum* (2 x), *A. maculatum* (4 x), et *A. italicum* (6 x).
3. Une sippe diploïde, se rattachant à *Arum alpinum*, a été signalée en Italie et dans le sud de la France.
4. Un hybride pentaploïde entre *Arum maculatum* et *A. italicum* a été découvert dans la région parisienne.
5. La distribution géographique des races tétraploïde et octoploïde de *Trisetum distichophyllum* a été précisée dans les Alpes, où des individus hexaploïdes ont été également découverts; les uns sont vraisemblablement des hybrides entre *T. argenteum* et la race octoploïde de *T. distichophyllum*, alors que les autres doivent être issus de la rencontre d'un gamète réduit avec un gamète non réduit de *T. distichophyllum* tétraploïde.
6. Quelques comptages chromosomiques sur le groupe de l'*Arenaria ciliata* ont permis de confirmer la répartition des divers cytotypes, établie par FAVARGER (1963 et 1965). Toutefois, le taxon à  $n = 60$  ne semble pas confiné à l'aire de contact entre les taxons à  $n = 40$  et à  $n = 80$ . D'autre part, un cytotype à  $n = 100$ , appartenant au ssp. *bernensis*, a été mis en évidence dans les Préalpes suisses.
7. Chez les *Arum*, les mesures de transpiration ont permis d'affirmer que s'il n'y a guère de différence entre les diploïdes et les tétraploïdes, les hexaploïdes semblent en revanche les mieux adaptés à la sécheresse: d'une part, leur transpiration est plus faible, et d'autre part, leur turgescence relative au point de flétrissement est plus basse que chez les deux autres taxons.
8. Chez les *Trisetum* du sous-genre *Distichotrisetum*, c'est l'espèce des Alpes austro-orientales (*T. argenteum*, 4x), qui transpire le plus. Bien que la différence soit moins nette entre les deux races de *T. distichophyllum*, on remarque tout de même que la sippe octoploïde présente une transpiration plus élevée que la sippe tétraploïde.
9. Il a été possible de distinguer dans le groupe des *Arenaria grex ciliata* trois intensités transpiratoires différentes, correspondant aux trois taxons *A. moebrioides*, *A. ciliata* ssp. *ciliata*, et *A. ciliata* ssp. *bernensis*. Le diploïde (*A. moebrioides*) a la transpiration la plus faible, alors que le haut polyploïde (ssp. *bernensis*) présente la transpiration la plus forte. En revanche, il n'a pas été possible de mettre en évidence des différences entre les trois races chromosomiques du ssp. *ciliata*, ni entre les deux races du ssp. *bernensis*.
10. Chez *Lotus grex corniculatus*, les mesures de transpiration ont montré que *L. corniculatus* tétraploïde avait un comportement intermédiaire entre *L. alpinus* diploïde, relativement xérophile, et *L. tenuis*, également diploïde, mais relativement hygrophile.
11. Ces résultats sur l'intensité transpiratoire et la résistance à la sécheresse ont été discutés à la lumière des exigences écologiques des taxons étudiés. D'une manière générale, il semble qu'il existe une assez bonne corrélation entre le comportement hydrique d'un taxon et son écologie.

12. La transpiration a été étudiée au moyen de diverses techniques; il semble que ce soit la méthode de HYGEM qui donne les meilleurs résultats.
13. La turgescence relative au point de flétrissement, lorsqu'elle a pu être mesurée, s'est révélée être une technique utile pour estimer la résistance d'un taxon à la sécheresse.
14. L'étude de la photosynthèse en fonction des conditions de culture a permis d'affirmer que les *Arum* des trois degrés de polyploïdie se comportent comme des plantes d'endroits découverts. D'autre part, l'optimum de température de la photosynthèse, relativement bas, correspond à leur phénologie. Les hexaploïdes sont plus héliophiles que les diploïdes et les tétraploïdes. Comme dans le cas de la transpiration, la différence n'est pas importante entre les diploïdes et les tétraploïdes; toutefois, la photosynthèse des diploïdes cultivés en lumière forte est plus intense à 31000 Lux que celle des tétraploïdes; ceci signifie une meilleure adaptation des premiers aux fortes intensités lumineuses.
15. Les résultats obtenus sur la photosynthèse des *Arum* ont été discutés sur la base de la provenance géographique des plantes étudiées. D'une manière générale, ces résultats sont en accord avec les exigences climatiques des différents taxons d'*Arum*.
16. Les premiers produits de la photosynthèse ont été analysés avec du CO<sub>2</sub> marqué; il a été ainsi possible de montrer que les *Arum* des trois degrés de polyploïdie sont des plantes du type C-3.
17. Les mesures précises d'échanges gazeux ont été obtenues au moyen d'un analyseur infra-rouge (URAS); toutefois, la méthode potentiométrique s'est révélée utile pour des mesures moins précises dans le terrain.
18. A la lumière des résultats que nous avons obtenus sur la photosynthèse et la transpiration des taxons étudiés, nous voyons que des recherches d'ordre éco-physiologique sur les races chromosomiques peuvent apporter des résultats intéressants sur l'adaptation à leur milieu respectif des taxons di- et polyploïdes. De telles études devraient être complétées par toute une série d'expériences sur la résistance au froid ou l'assèchement du sol, sur l'influence de la photopériode, etc. Il va de soi que nous ne pouvons pas, dans le cadre de ce travail, réaliser toutes ces expériences; il y a donc là encore pour l'avenir, tout un domaine à exploiter.

## Summary and recapitulation of the principal results

A comparative study of the geographical distribution, some physiological properties, and chromosome numbers was undertaken for the following groups:

*Arum* grex *maculatum* – *italicum* (2 x, 4 x, and 6 x).

*Trisetum distichophyllum* (4 x and 8 x) and *Trisetum argentum* (4 x)

*Arenaria* grex *ciliata* (2 x, 4 x, 6 x, 10 x, and 12 x)

*Lotus tenuis* (2 x), *L. alpinus* (2 x), and *L. corniculatus* (4 x)

In the case of *Arum* both transpiration and photosynthesis were examined, whereas for all the other taxa only transpiration was studied. In all groups comparative measurements of stomatic cells were made. The following results were obtained:

1. A count was made of the chromosome number of some 180 populations of the *Arum maculatum* – *italicum* group, i.e.
  - 21 populations for *A. alpinum*
  - 117 populations for *A. maculatum*
  - 40 populations for *A. italicum*
2. On the basis of these counts a map was drawn up showing the geographical distribution in central, western and southern Europe of *Arum alpinum* (2 x), *A. maculatum* (4 x), and *A. italicum* (6 x).
3. The presence of a diploid population belonging to the *Arum alpinum* group, was notified in Italy and in the south of France.
4. A pentaploid hybrid between *Arum maculatum* and *A. italicum* was discovered in the region of Paris.
5. The geographical distribution of the tetraploid and octoploid races of *Trisetum distichophyllum* was determined precisely in the Alps, where hexaploid individuals were also found; some are most probably hybrids between *T. argentum* and the octoploid race of *T. distichophyllum*, whereas others must result from the union of a reduced and an unreduced gamete of tetraploid *T. distichophyllum*.
6. Some chromosome counts in the group of *Arenaria ciliata* made possible the confirmation of the distribution of the different cytotypes established by FAVARGER (1963 and 1965). However, the taxon with  $n = 60$  does not appear to be limited to the contact zone between the octoploid and the 16-ploid taxon at  $n = 40$  and  $n = 80$ . Furthermore, a cytotype with  $n = 100$ , belonging to the ssp. *bernensis* was located in the Swiss Prealps.
7. In the case of the *Arum*, transpiration measurements showed that while little difference subsists between the diploids and the tetraploids, the hexaploids on the contrary appear better adapted to dry conditions: on the one hand their transpiration is less marked, and on the other hand their relative turgidity at wilting point is lower than for the other two taxa.
8. For the *Trisetum*, of the sub-genus *Distichotrisetum*, transpiration is heaviest for the species of the south-eastern Alps (*T. argentum* 4 x). Although the difference between the two races of *T. distichophyllum* is less marked the octoploid population was nevertheless observed to have a heavier transpiration than the tetraploid race.
9. In the *Arenaria ciliata* group it was possible to distinguish three different transpiration intensities, corresponding to the three taxa *A. moebringioides*, *A. ciliata* ssp. *ciliata*, and *A. ciliata* ssp. *bernensis*. Transpiration is lowest for the diploid (*A. moebringioides*) and most intense for the high polyploid (ssp. *bernensis*). On the other hand it was not possible to observe differences between the three cytotypes of ssp. *ciliata* nor between the two races of the ssp. *bernensis*.
10. The transpiration measurements for *Lotus* grex *corniculatus* revealed for *L. corniculatus* tetraploid an intermediary situation between *L. alpinus*, diploid, comparatively xerophilous and *L. tenuis*, also diploid but comparatively hygrophilous.

11. The results concerning transpiration intensity and resistance to drought were discussed in the light of the ecological requirements of the taxa studied. In general it appears that there exists a fairly good correlation between the water requirement of a taxon and its ecology.
12. Transpiration was studied by various methods; the Hygen method appears to give the best results.
13. Relative turgidity at wilting point, when it was possible to measure it, proved to be a useful technique for estimating the resistance of a taxon to drought.
14. The study of photosynthesis in relation with growth conditions revealed that the *Arum* in the three degrees of polyploidy reacted as plants growing in exposed areas. Furthermore, the optimum temperature for photosynthesis, comparatively low, corresponds to their phenology. The hexaploids are more heliophilous than the diploids and the tetraploids. As in the case of transpiration, there is no great difference between the diploids and the tetraploids; however, the photosynthesis of diploids cultivated in strong light is more intense at 31000 Lux than that of the tetraploids; this denotes a better adaptation of the former to conditions of strong luminous intensity.
15. The results obtained for the photosynthesis of the *Arum* were discussed on the basis of the geographical origin of the plants studied. In general these results concord with the climatic requirements of the different *Arum* taxa.
16. The first products of the photosynthesis were analysed with labelled  $\text{CO}_2$ ; it was thus possible to show that the *Arum*, in the three degrees of polyploidy, are plants of the C-3 type.
17. The exact measuring of gaseous exchanges was obtained with an infra-red analyser (URAS); however, the potentiometric method proved useful for the less precise field measurements.
18. In the light of results obtained for the photosynthesis and transpiration of the taxa studied, it can be seen that eco-physiological research on chromosome races can give interesting indications on the adaptation of di- and polyploid taxa to their respective surroundings. Such studies should be completed by a series of experiments on resistance to cold or drying of the soil, on the influence of the photo-period, etc.. It is clear that these experiments could not be carried out within the scope of this study; thus there still remains a whole sphere open for investigation in the future.

## Zusammenfassung und Sammlung der Hauptresultate

Die geographische Verteilung und einige physiologische Eigenschaften wurden auf den folgenden Gruppen ausgeführt und verglichen:

*Arum grex maculatum – italicum* (2x, 4x und 6x).

*Trisetum distichophyllum* (4x und 8x) und *Trisetum argenteum* (4x),

*Arenaria grex ciliata* (2x, 4x, 6x, 10x und 12x).

*Lotus tenuis* und *Lotus alpinus* (2x), sowie *Lotus corniculatus* (4x).

Bei *Arum* wurden die Transpiration und die Photosynthese studiert, während bei den anderen Taxa nur die Transpiration untersucht wurde. Bei allen Gruppen wurde die Größe der Spaltöffnungen gemessen. Es wurden folgende Resultate erzielt:

1. Die Chromosomenzahlen von einigen 180 Populationen der Gruppe *Arum maculatum – italicum* wurden gezählt, das heißt:
  - 21 Populationen von *A. alpinum*
  - 117 Populationen von *A. maculatum*
  - 40 Populationen von *A. italicum*
2. Auf der Basis dieser Zählungen wurde eine Verteilungskarte erstellt, welche in Mittel-, West- und Südeuropa das Gebiet der *Arum alpinum* (2x), *A. maculatum* (4x), und *A. italicum* (6x) umschreibt.
3. In Italien und Südfrankreich wurde eine diploide Sippe signalisiert, die zu *Arum alpinum* gehört.
4. Ein pentaploider Bastard zwischen *A. maculatum* und *A. italicum* wurde in der Gegend von Paris entdeckt.
5. Die geographische Verteilung der tetraploiden und octoploiden Rassen von *Trisetum distichophyllum* wurde in den Alpen genau bestimmt, wo ebenfalls Hexaploide gefunden wurden; einige sind wahrscheinlich Hybride zwischen *T. argenteum* und der octoploiden Rasse von *T. distichophyllum*, während die anderen aus dem Zusammentreffen eines reduzierten mit einem nicht reduzierten Gameten von tetraploidem *T. distichophyllum* entstanden sind.
6. Einige chromosomische Zählungen in der Gruppe der *Arenaria ciliata* erlaubten, die Verteilung der verschiedenen Zytotypen, die von FAVARGER (1963 u. 1965) aufgestellt wurde, zu bestätigen. Es scheint jedoch, daß der Taxon  $n = 60$  nicht an der Kontaktlinie zwischen den Taxa  $n = 40$  und  $n = 80$  begrenzt sei. Andererseits wurde ein Zytotyp  $n = 100$ , der zur ssp. *bernensis* gehört, in den schweizerischen Voralpen beobachtet.
7. Die Transpirationmessungen bei *Arum* zeigten, daß kein Unterschied zwischen Diploiden und Tetraploiden besteht, die Hexaploiden hingegen haben die beste Anpassung an die Trockenheit: einerseits ist ihre Transpiration geringer und andererseits ist ihre relative Turgeszenz am Welkpunkt tiefer als bei den anderen Taxa.
8. Bei *Trisetum* subgen. *Distichotrisetum* zeigt *T. argenteum* (4x) die größte Transpiration. Obwohl der Unterschied zwischen den beiden Rassen von *T. distichophyllum* weniger auffällig ist, bemerkt man trotzdem, daß die octoploide Sippe eine stärkere Transpiration aufweist als die tetraploide.
9. Es war möglich, in der Gruppe *Arenaria grex ciliata* drei verschiedene Transpirationsintensitäten zu unterscheiden, die den drei Taxa *A. moebringioides*, *A. ciliata* ssp. *ciliata* und *A. ciliata* ssp. *bernensis* entsprechen. Der Diploid (*A. moebringioides*) zeigt die schwächste Transpiration, während der Höchstpolyploid die stärkste Transpiration aufweist. Hingegen war es nicht möglich, weder zwischen den drei chromosomischen Rassen der ssp. *ciliata*, noch zwischen den zwei Rassen der ssp. *bernensis*, Unterschiede hervorzuheben.
10. Bei *Lotus grex corniculatus* zeigten die Transpirationmessungen, daß *L. corniculatus* tetraploid sich zwischen *L. alpinus* diploid, relativ xerophil und *L. tenuis* ebenfalls diploid, aber relativ hygrophil, befindet.
11. Diese Resultate über die Transpirationsintensität und den Trockenheitswiderstand wurden in Bezug auf die ökologischen Erfordernisse der bearbeiteten Taxa besprochen. Im allgemeinen besteht eine ziemlich gute Beziehung zwischen dem Wasserhaushalt eines Taxons und seiner Ökologie.
12. Die Transpiration wurde mit verschiedenen Techniken studiert, wobei mit der Methode nach HYGÉN die besten Resultate erzielt wurden.

13. Die relative Turgeszenz am Welkpunkt, sofern ihre Messung möglich war, erwies sich als nützlich, um den Trockenheitswiderstand zu schätzen.
14. Das Studium der Photosynthese in Beziehung der Kulturbedingungen erlaubte zu bestätigen, daß sich die *Arum* der drei Polyploidiegrade wie Pflanzen offener Stellen verhalten. Die optimale Temperatur der Photosynthese, relativ tief, entspricht ihrer Phänologie. Die Hexaploiden sind sonnenliebender als die Diploiden und die Tetraploiden. Wie im Falle der Transpiration ist der Unterschied zwischen Diploiden und Tetraploiden gering; jedoch, bei 31000 Lux, ist die Photosynthese der unter starkem Licht gezüchteten Diploiden intensiver als diejenige der Tetraploiden; das bedeutet eine bessere Anpassung der ersten an starkes Licht.
15. Die erhaltenen Resultate über die Photosynthese der *Arum* wurden auf der Basis der geographischen Herkunft der Pflanzen besprochen. Im allgemeinen stimmen diese Ergebnisse mit den klimatischen Forderungen der verschiedenen *Arum* überein.
16. Die ersten Produkte der Photosynthese wurden mit radioaktivem CO<sub>2</sub> analysiert; so wurde gezeigt, daß die *Arum* der drei Polyploidiestufen Pflanzen des Typ C-3 sind.
17. Die genauen Messungen der Gaswechsel wurden mittels eines URAS ausgeführt; die potentiometrische Methode erwies sich ebenfalls nützlich für weniger exakte Messungen im Gelände.
18. Im Lichte der erhaltenen Resultate über die Photosynthese und Transpiration der bearbeiteten Taxa sieht man, daß öko-physiologische Versuche der chromosomischen Rassen interessante Ergebnisse über die Anpassung der di- und polyploiden Taxa an ihre bezügliche Umgebung erbringen. Solche Studien sollten mit einer Reihe Versuchen über den Kältewiderstand, Bodenaustrocknung, Einfluß des Photoperiodismus usw. vervollständigt werden. Selbstverständlich konnten wir im Rahmen dieser Arbeit nicht alle diese Experimente ausführen.

## Bibliographie

- AICHINGER, E. (1933): Pflanzensociologie. Bd. 2. Vegetationskunde der Karawanken. — G. Fischer, Jena 329 pp.
- ANDERSSON, G. (1943): Vergleichende Untersuchungen der Assimilationsintensität diploider und tetraploider Gerste. — Svensk. Bot. Tidskr. 37: 175–199.
- ANDERSSON, N.E., HERTZ, E.H. & RUFELT, H. (1954): A new fast recording hygrometer for plant transpiration measurements. — Physiol. Pl. 7: 753–767.
- ARNON, D.I. (1949): Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidases. — Plant Physiol. 24: 1–15.
- ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. (1904): Synopsis der Mitteleuropäischen Flora 2 (2): 530 pp, Leipzig.
- AUFDEMGARTEN, H. (1939): Zur Kenntnis der sogenannten Induktionsvorgänge bei der Kohlensäureassimilation. — Planta 29: 643–678.
- BARTOS, J., KUBIN, S. & SETLIK, I. (1960): Dry weight increase of leaf disks as a measure of photosynthesis. — Biol. Plant. (Praha) 2 (3): 201–215.
- BAUER, Ph. (1935): Geben abgeschnittene Blätter physiologisch richtige Assimilationswerte? — Planta 24: 446–453.
- BAUMEISTER, W. (1952): Zur Anwendung des Ultrarotabsorptionschreibers für CO<sub>2</sub>-Assimilationsmessungen an abgeschnittenen Blättern im Laboratorium. — Ber. Bot. Ges. 65: 361–368.
- BEDALOV, M. (1973): Etude cytologique et chorologique des Aracées de Yougoslavie. — Thèse, 145 pp. Zagreb.
- BEURET, E. (1971): Répartition géographique de quelques *Arum* des groupes *maculatum* L. et *italicum* MILL. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 94: 29–36.
- (1972): Présence d'un *Arum* diploïde en Italie. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 95: 35–41.
- (1974): Cytologie et distribution de *Trisetum distichophyllum* (VILL.) P.B. et *Trisetum argenteum* (WILLD.) ROEM. et SCHULT. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 97: 235–247.
- BJÖRKMÄN, O. (1968): Carboxydismutase activity in shaded-adapted and sun-adapted species of higher plants. — Physiol. Pl. 21: 1–10.
- BJÖRKMÄN, O. & HOLMGREN, P. (1963): Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. — Physiol. Pl. 16: 889–914.
- (1966): Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. — Physiol. Pl. 19: 854–859.
- BJURMAN, B. (1959): The photosynthesis in diploid and tetraploid *Ribes satigrum*. — Physiol. Pl. 12: 183–187.
- BOLKHOVSKIKH, Z., GRIF, V., MATVEJEVA, T. & ZAKHARYEVA, O. (1969): Chromosomes numbers of flowering plants. — 926 pp. Leningrad, (FEDOROV, ed.).
- BORSOS, O. (1966): Mikrotaxonomische Bearbeitung der Artengruppe *Lotus corniculatus* L. agg. in der pannonischen und karpatischen Flora. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 12 (3–4): 255–283.
- (1969): Quantitative anatomical investigation on *Lotus corniculatus* L. agg. 1. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 15(3–4): 227–252.
- (1971): Comparative anatomical investigations on *Lotus corniculatus* L. agg. II. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 17 (3–4): 321–346.
- BOSIAN, G. (1955): Über die Vollautomatisierung der CO<sub>2</sub>-Assimilationsbestimmung und zur Methodik der Küvettenklimas. — Planta 45: 470–492.
- (1960): Zum Küvettenklimaproblem: Beweisführung für die Nichtexistenz 2-gipfelter Assimilationskurven bei Verwendung von klimatisierten Küvetten. — Flora (Jena) 149: 167–188.
- BOURDEAU, Ph.-F. & WOODWELL, G.M. (1965): Measurements of plant carbone dioxide exchange by infra-red absorbtion under controlled conditions and in the field. Méthodologie de l'Ecophysiologie végétale, Actes du Colloque de Montpellier. 1961. — UNESCO, Paris: 283–289.
- BRANDT, J.P. (1961): Cytotaxonomie et cytogéographie de *Veronica prostrata* L. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 84: 35–88.
- BRUINSMA, J. (1961): A comment on the spectrophotometric determination of chlorophyll. — Biochim. Biophys. Acta 53: 576–578.
- BRUN, W.A. (1961): Photosynthesis and transpiration of banana leaves as affected by severing the vascular system. — Plant Physiol. 36: 577–580.
- CATSKY, J. & SESTAK, Z. (1966): Suitable indicators and an altered empirical equation for calculating the CO<sub>2</sub> concentration in colorimetric determinations of photosynthetic rate. — Biol. Pl. (Praha) 8 (1): 60–72.
- CAVARA, F. & GRANDE, L. (1913): Esplorazioni botaniche in Basilicata. Boll. Orto. Bot. Regia Univ. Napoli 3: 352–451.
- CHRTEK, J. (1965): Bemerkungen zur Gliederung der Gattung *Trisetum*. — Pers. Bot. Not. 118 (2): 210–224.
- CHRTKOVA-ZERTOVA, A. (1973): A monographic study of *Lotus corniculatus* L. — 94 pp. Praha.
- CLARK, J. (1954): The immediate effect of severing on the photosynthetic rate of Norway spruce branches. — Plant Physiol. 29: 489–490.
- CORBIÈRE, L. (1898): Deuxième supplément à la Nouvelle Flore de Normandie, Caen: 194–196.
- CUKROVA, V. & AVRATOVSCUKOVA, N. (1968): Photosynthetic activity, chlorophyll content and stomata characteristics in diploid and polyloid types of *Datura stramonium* L. — Photosynthetica 2 (4): 227–237.

- DAHLGREN, R., KARLSON, Th. & LASSEN, P. (1971): Studies on the flore of the balearic islands. I. Chromosome numbers in balearic angiosperms. — *Bot. Not.* 124 (2): 249–269.
- DIHORU, Gh. (1970 a): Morpho-Taxonomische Aspekte einiger *Arum*-Arten. — *Rev. Roum. Biol. Bot.* 15 (2): 71–84.
- (1970 b): Taxonomische Aspekte einiger *Arum*-Arten. — *Bot. Közlem.* 57 (3): 201–206.
- DIZENGREMEL, P., CHAUVEAU, M. & LANCE, C. (1973): Résistance au cyanure et teneur en ferrosulfoprotéines des mitochondries végétales. — *C.R. Acad. Sci. Paris* 277 D: 239–242.
- EAGLES, C.F. & TREHARNE, K.J. (1969): Photosynthetic activity of *Dactylis glomerata* L. in different light regimes. — *Photosynthetica* 3 (1): 29–38.
- EGLE, K. & SCHENK, W. (1951): Die Anwendung des Ultrarotabsorbtionsschreibers in der Photosyntheseforschung. — *Ber. D. Bot. Ges.* 64: 180–196.
- EKDAHL, J. (1944): Comparative studies in physiology of diploid and tetraploid barley. — *Ark. Bot.* 31: 1–45.
- (1949): Gigas properties and a creage yield in autotetraploid *Galeopsis pubescens*. — *Heredity* 35: 397–421.
- ENGLER, A. (1920): Araceae-Aroideae. — [In:] *Das Pflanzenreich* 4 (23): 274 pp. Leipzig.
- FAVARGER, C. (1953): Notes de caryologie alpine II. — *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 76: 133–169.
- (1957): Sur le pourcentage de polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. — C.R. VIII e Congrès international de Botanique, Paris. Sections 9 et 10: 51–56. (Publié comme tirage à part en 1954)
- (1959): Notes de caryologie alpine III. — *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 82: 255–285
- (1960): Recherches cytotoxonomiques sur les populations alpines d'*Arenaria ciliata* L. (sens. lat.). — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 70: 126–140.
- (1962): Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. — *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 397–410.
- (1963): Nouvelles recherches sur les populations alpines et carpathiques d'*Arenaria ciliata* L. sens. lat. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 73: 161–178.
- (1964): Die zytotoxonomische Erforschung der Alpenflora. — *Ber. D. Bot. Ges.* 77: (73)–(83).
- (1965): A striking polyploid complex in the alpine flora: *Arenaria ciliata* L. — *Bot. Not.* 118 (3): 273–280.
- (1967): Cytologie et distribution des plantes. — *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 42: 163–206.
- FAVARGER, C. & CONTANDRIOPOULOS, J. (1961): Essai sur l'endémisme. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384–408.
- FRANCO, C.M. & MAGALHAES, A.C. (1965): Techniques for the measurement of transpiration of individual plants. *Méthodologie de l'Écophysologie végétale*, Actes du Colloque de Montpellier. 1961. — UNESCO, Paris: 211–224.
- FRYDRYCH, J. (1965): The study of photosynthetic assimilation of diploid and autotetraploid *Raphanus sativus* L. — *Genet. Slecht.* 1: 25–30.
- (1967): A comparative physiological study of photosynthesis in diploid and polyploid varieties of vegetables. — Thèse, Praha. [en tchèque]
- GÄUMANN, E. (1945): Zur Kenntnis einiger schweizerischen Rostpilze. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 55: 70–80.
- GÄUMANN, E. & JAAG, O. (1936): Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 45: 411–518.
- (1939 a): Der Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration I. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 49: 178–238.
- (1939 b): Der Einfluss des Windes auf die pflanzliche Transpiration II. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 49: 555–626.
- GAUSSEN, H. (1970): Précipitations, températures et végétation aux Alpes occidentales. — *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich* 43: 44–57.
- GEILINGER, G. (1908): Die Grignagruppe am Comersee. — Thèse, 304 pp, Dresden.
- GEISLER, G. (1961): Untersuchungen zur Transpiration, CO<sub>2</sub> Assimilation, Atmung und Blattstruktur an spontanen tetraploiden Mutanten von *Vitis vinifera* im Vergleich zu den diploiden Ausgangsstöcken. — *Züchter* 31: 98–105.
- GERVAIS, C. (1973): Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. — *Mém. SHSN* 88, thèse, 166 pp.
- GLOVER, J. (1941): A method of continuous measurement of transpiration of single leaves under natural conditions. — *Ann. Bot. Lond.* 5 (17): 25–34.
- GUINOCHET, M. (1946): Recherches de taxonomie expérimentale sur la flore des Alpes et de la région méditerranéenne occidentale. III Notes caryosystématiques sur le *Lotus corniculatus* L. sens. lat. — *Rev. Cytol. et Cytophysiol. Vég.* 8 (1–4): 87–95.
- GUINOCHET, M. & LEMÉE, G. (1950): Contribution à la connaissance des races biologiques de *Molinia coerulea* (L.) MOENCH. — *Rev. Gén. Bot.* 57: 565–593.
- HATCH, M.D. & SLACK, C.R. (1966): Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. — *Biochem. J.* 101: 103–111.
- HEBER, V. & GOTTSCHALK, W. (1963): Determination of genetically fixed metabolism blockage in a mutant *Vicia faba*. — *Z. Naturf.* 18 b: 36–44.
- HEDBERG, I. (1967): Cytotoxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. II. Investigations on some Swedish and of a few Swiss population samples. — *Symb. Bot. Upsal.* 18 (5): 1–88.
- (1969): Cytotoxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. III. Investigations of Swiss and Austrian population samples. — *Svensk Bot. Tidskr.* 63 (2): 233–250.
- HEILBRONN, A. (1928): Über experimentell erzeugte Tetraploidie bei Farnen. — *Z. Ind. Abst. Vererb.-Lehre, Supplementbd.* 2: 820–844.
- HENRICI, M. (1918): Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. — *Verh. Naturf. Ges. Basel* 30: 43–136.
- (1920): Zweigipfelige Assimilationskurven, mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten. — *Verh. Naturf. Ges. Basel* 32: 107–171.

- HESS, H.E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R. (1967): Flora der Schweiz, Vol. 1, 858 pp. Basel.  
 --- (1970): Flora der Schweiz, Vol. 2, 956 pp. Basel.
- HIESEY, W.M., NOBS, M.A. & BJÖRKMAN, O. (1971): Experimental studies on the nature of species. V. Biosystematics, Genetics, and Physiological Ecology of the *Erythranthe* section of *Mimulus*. — Carnegie Institution of Washington, Publication 628, Washington, D.C.
- HRUBY, J. (1912): Le genre *Arum*. — Bull. Soc. Bot. Genève 2 (4): 113–160 et 330–371.
- HUBER, B. & MILLER, R. (1954): Methoden zur Wasserdampf- und Transpirationsregistrierung im laufenden Luftstrom. — Ber. D. Bot. Ges. 67: 222–233.
- HYGEN, G. (1951): Studies in plant transpiration I. — Physiologia Pl. 4: 57–183.  
 — (1953): Studies in plant transpiration II. — Physiologia Pl. 6: 106–133.
- JOHNSTON, T.D. & YORK, P.A. (1971): Genetical investigations into photosynthetic rate in *Brassica*. I. A simple technique for measuring photosynthesis of leaves of kale. — Euphytica 20: 316–318.
- JOVET, P. (1941 a): Végétation d'une montagne siliceuse: la Rhune. — Bull. Soc. Bot. France 88: 69–92.  
 — (1941 b): La végétation anthropophile du Pays Basque. — Bull. Soc. Bot. France. 88: 254–269.
- KELLER, Th. & KOCH, W. (1962): Der Einfluss der Mineralstoffnahrung auf CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Blattpigmentgehalt der Pappel. — Schweiz. Anst. Forst. Versuchswesen Mitt. 38 (2): 253–282 et 283–318.
- KOCH, W. & KELLER, Th. (1961): Der Einfluss von Alterung und Abschneiden auf den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel von Pappelblättern. — Ber. D. Bot. Ges. 74: 64–74.
- KORTSCHAK, H.P., HARTT, C.E. & BURR, G.O. (1965): Carbon dioxide fixation in sugar cane leaves. — Plant Physiol. 40: 209–213.
- KREEB, K. (1970): Eine Feldmethode zur Abschätzung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels. — Photosynthetica 4 (2): 158–161.
- KUOCH, R. (1954): Wälder der schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. — Thèse. Extr. Winterthur Buchdr. Konkordia: 133–261.
- KÜPFER, Ph. (1974): Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. — Thèse. Boissiera, 23: 322 pp.
- LANCE, C. (1972): La respiration de l'*Arum maculatum* au cours du développement de l'inflorescence. — Ann. Sci. Nat. Paris, Botanique. 12e série. 13: 477–495.  
 — (1974): Respiratory control and oxydative phosphorylation in *Arum maculatum* mitochondria. — Plant Science Letters 2: 165–171.
- LANCE, C. & CHAUVAUD, M. (1975): Evolution des activités oxydatives et phosphorylantes des mitochondries de l'*Arum maculatum* L. au cours du développement de l'inflorescence. — Physiol. Vég. 13 (1): 83–94.
- LANDOLT, E. & GROSSMANN, F. (1968): Zur vermutlich hybridogenen Entstehung von einigen Wiesenpflanzen des schweizerischen Mittel-landes. — Verh. Schweiz. Naturf. Ges.: 114–117.
- LANGE, O.L. (1956): Zur Methodik der kolorimetrischen CO<sub>2</sub>-Bestimmung nach ALVIK. — Ber. D. Bot. Ges. 69: 49–60.
- LARSEN, K. (1953): Chromosome numbers of some european flowering plants. A preliminary note. — Bot. Tidsskr. 50, 1: 91–92.
- LARSEN, K. & ZERTOVA, A. (1963): On the variation pattern of *Lotus corniculatus* in eastern Europe. — Bot. Tidsskr. 59: 177–194.
- LARSEN, P. (1943): The aspect of polyploidy in the genus *Solanum* II. Production of dry matter, rate of photosynthesis and respiration, and development of leaf area in some diploid, autotetraploid and amphidiploid *Solanum*. — Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd. 18: 1–54.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. (1949): The geobotanical significance of polyploidy. 1. Polyploidy and latitude. — Port. Acta Biol. A.: 273–352.
- LOVIS, J.D. (1954): A wild *Arum* hybrid. — Proc. Bot. Soc. British Isles 1 (1): p. 97.
- LOWRY, O.H., ROSEBROUGH, N.J., FARR, A.L. & RANDALL, R.J. (1951): Protein measurement with the FOLIN phenol reagent. — J. Biol. Chem. 193: 265–275.
- MALVESIN-FABRE, G. (1945): Contribution à la caryologie des Aracées. — Thèse, Bordeaux, 279 pp.
- MARCHI, P., CAPINERI, R. & d'AMATO, G. (1974): Numeri cromosomici per la Flora Italiana: 188: *Arum cylindraceum* GASPAR. in GUSSONE. — Informatore Botanico Italiano 6 (3): 303–312.
- MAXIMOV, N.A. (1929): The plant in relation to water. A study of the physiological basis of drought resistance. — 451 pp. London.
- MERXMÜLLER, H. (1952): Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. — 105 pp. München.
- MOONEY, H.A., DUNN, E.L. & HARRISON, A.T., MORROW, P.A., BARTHOLOMEW, B. & HAYS, R. (1971): A mobile laboratory for gas exchange measurements. — Photosynthetica 5: 128–132.
- MOUSSEAU, M. (1971): La photosynthèse des formes d'ombre et de lumière de *Teucrium scorodonia* L. in situ et au laboratoire. — Photosynthetica 5 (3): 241–248.
- MONTZING, A. (1936): The evolutionary significance of autopolyploidy. — Hereditas 21: 263–378.  
 — (1961): Genetic research. A survey of methods and main results. — 345 pp., Stockholm.
- NILSSON, O. & LASSEN, P. (1971): Chromosome numbers of vascular plants from Austria, Mallorca, and Yougoslavia. — Bot. Not. 124: 270–276.
- OBERDORFER, E. (1970): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. — 3e ed., 987 pp., Stuttgart.
- ORMROD, D.P. (1964): Net carbon dioxide exchange rates in *Phaseolus vulgaris* L. as influenced by temperature, light intensity, leaf area index and age of plant. — Can. J. Bot. 42: 393–407.
- OZENDA, P. (1966): Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. — Documents pour la carte de la végétation des Alpes 4: 198 pp. Grenoble.
- PEREIRA COUTINHO, A.X. (1939): Flora de Portugal. — 2e ed., 938 pp. Lisbonne.
- PETO, F.H. & BOYES, J.W. (1940): Comparison of diploid and triploid sugar beets. — Canad. J. Res. 18: 273–282.

- PISEK, A. & WINKLER, E. (1953): Die Schliessbewegungen der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. — *Planta* 42: 253–278.
- POLSTER, H. (1965): Studies on gaseous exchange physiology with regard to plant vitality. *Méthodologie de l'Écophysiologie végétale*, Actes du Colloque de Montpellier. 1961. — UNESCO, Paris: 299–306.
- PRIME, C.T. (1961): Taxonomy and nomenclature in some species of the genus *Arum* L. — *Watsonia* 5 (2): 106–109.
- PRIME, C.T. & BUCKLE, O. (1964): *Arum italicum* sous-espèce *italicum* et *neglectum* en Bretagne. — *Bull. Soc. Sci. Bretagne* 39: 53–62.
- PRIME, C.T., BUCKLE, O. & LOVIS, J.D. (1955): The distribution and ecology of *Arum neglectum* in southern England. Part I. — *Proceed. Bot. Soc. British Isles* 1 (3): 287–296.
- (1960): The distribution and ecology of *Arum neglectum* in southern England and Wales. Part II. — *Proceed. Bot. Soc. British Isles* 4 (1): 26–32.
- PRZYWARA, L. & SCHMAGER, J. (1967): Cytotaxonomical studies in the genus *Lotus* L. — *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 10: 113–126.
- RIEDL, H. (1967): Die infraspezifischen Einheiten von *Arum maculatum* in Mitteleuropa. — *Phyton* 12 (1–4): 159–168.
- ROUY, G. (1912): *Flore de France* T. 13, 562 pp. Paris.
- SACHS, J. (1840): Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungstätigkeit der Blätter. — *Arb. Bot. Inst. Würzburg* 3: 1–33.
- SAVULESCU, T. (1972): *Flora Republicii România* 12, 810 pp. Bucarest.
- SCHIMPER, A.F.W. & VON FABER, F.C. (1935): *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage* 1. — 588 pp. Jena.
- SCHOTT, H.W. (1860): *Prodromus systematis aroidearum*, 73–102 Vienne.
- SCHÜRMAN, P. (1969): Separation of phosphate esters and algal extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. — *J. Chromatography* 39: 507–509.
- SETLIK, I., AVRATOVSCUKOVA, N. & KRITIK, J. (1967): An annular irradiation chamber for photosynthesis measurements in leaf disks. — *Photosynthetica* 1 (1–2): 89–95.
- SEYBOLD, A. (1942): Pflanzenpigmente und Lichtfeld als physiologisches, geologisches und landwirtschaftlichforstliches Problem. — *Ber. D. Bot. Ges.* 60: (64)–(85).
- SIVADJIAN, J. (1960): Dix années d'hygrophotographie. — *Ann. Biol. Vol.* 36: 199–214.
- (1965): La transpiration végétale: mesure et enregistrement hygrophotographique. *Méthodologie de l'Écophysiologie Végétale*. Actes du Colloque de Montpellier. 1961. — UNESCO, Paris: 239–245.
- SLAVIK, B. & CATSKY, J. (1965): Colorimetric determination of CO<sub>2</sub> exchange in field and laboratory. *Méthodologie de l'Écophysiologie Végétale*. Actes du Colloque de Montpellier. 1961. — UNESCO, Paris: 291–298.
- SÖLLNER, R. (1954): *Recherches cytotaxonomiques sur le genre Cerastium*. — Thèse. — *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 64: 221–354.
- SOUCHON, C. (1972): Caractérisation et étude écophysiologique comparée d'écotypes stationnels de *Cardamine pratensis* L. — Thèse, Orsay, CNRS No AO 6403.
- STÄLFELT, M.G. (1943): Kohlenassimilation und Atmung der großwüchsigen Polyploiden. — *Ark. Bot.* 30 A: 1–15.
- STEBBINS, G.L. (1947): Types of polyploids: their classification and significance. — *Adv. Genet.* 1: 403–429.
- (1971): Chromosomal evolution in higher plants. — 216 pp. London.
- STEIGER, W.R. (1951): A new development on the measurement of high relative humidities. — *Science* 114: 152–153.
- STOCKER, O. (1929): Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgröße. — *Ber. D. Bot. Ges.* 47: a: 126–129 et b: 130–136.
- TERPO, A. (1971): Systematische Untersuchungen der *Arum*-Arten in Ungarn. — *Bot. Közlem* 58 (3): 153–164.
- (1973): Kritische Revision der *Arum*-Arten des Karpatenbeckens. — *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 18 (1–2): 215–255.
- TISCHLER, G. & WULF, H.D. (1963): *Angewandte Pflanzenkaryologie* 1227 pp. Berlin.
- TREHARNE, K.J. & EAGLE, C.F. (1970): Effect of temperature on photosynthetic activity of climatic races of *Dactylis glomerata* L. — *Photosynthetica* 4 (2): 107–117.
- TREHARNE, K.J., COOPER, J.P. & TAYLOR, T.H. (1968): Growth response of orchard-grass (*Dactylis glomerata*) to different light and temperature environments. II Leaf age and photosynthetic activity. — *Crop. Sci.* 8: 441–445.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. (1964): *Flora Europaea* Vol. 1, 464 pp. Cambridge.
- UJHELYI, J. (1960): Etudes taxonomiques sur le groupe du *Lotus corniculatus* L. sensu lato. — *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 52: 185–200.
- VIEIRA DA SILVA, J.B. (1967): Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse dans le genre *Gossypium*. I. Transpiration des feuilles détachées et notion d'un indice de contrôle de la transpiration. — *Coton et fibres tropicales* 22 (2): 197–204.
- WALTER, H. (1949): Über die Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. — *Ber. D. Bot. Ges.* 62: 47–50.
- WARBURG, O. (1919): Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlenäurezersetzung in lebenden Zellen. — *Biochem. Z.* 100: 230–270.
- WASSINK, E.C. (1946): Experiments on photosynthesis of horticultural plants with the aid of the Warburg method. — *Enzymologia* 12: 33–57.
- WEATHERLEY, P.E. (1950): Studies in the water relations of the cotton plant. I. The field measurements of water deficits in the leaves. — *New Phyt.* 49: 81–97.
- WILSON, D. & COOPER, J.P. (1967): Assimilation of *Lolium* in relation to leaf mesophyll. — *Nature* 214, 5092: 989–992.
- (1969 a): Effect of light intensity and CO<sub>2</sub> on apparent photosynthesis and its relationship with leaf anatomy in genotypes of *Lolium perenne* L. — *New Phytol.* 68: 627–644.

- WILSON, D. & COOPER, J.P. (1969): Apparent photosynthesis and leaf characters in relation to leaf position and age, among contrasting *Lolium* genotypes. — *New Phytol.* 68: 645–655.
- (1969 c): Effect of temperature during growth on leaf anatomy and subsequent light-saturated photosynthesis among contrasting *Lolium* genotypes. — *New Phytol.* 68: 1115–1123.
- (1969 d): Effect of light intensity during growth on leaf anatomy and subsequent light-saturated photosynthesis among contrasting *Lolium* genotypes. — *New Phytol.* 68: 1125–1135.
- (1969 e): Diallel analysis of photosynthetic rate and related leaf characters among contrasting genotypes of *Lolium perenne*. — *Heredity* 24 (4): 633–649.
- WILSON, D., TREHARNE, K.J., EAGLES, C.F. & JAGER, J.M. (1969): A manometric technique for determination of apparent photosynthesis of *Lolium*. — *J. Exp. Bot.* 20 (63): 373–380.
- WRABER, T. (1967): Das *Caricetum firmae* des Notransjski Sneznik (1796 m). — *Mitt. Ostalpin-dinar. pflanzensoziol. Arbeitsgemeinschaft, H. 7*: 167–172.
- WRABER, T. (1970): Die Vegetation der subnivalen Stufe in den julischen Alpen. — *Mitt. Ostalp.-dinar. Ges. Vegetkde.* 11: 249–256.
- ZELLER, O. (1951): Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. — *Planta* 39: 500–526.
- ZELTNER, L. (1970): Recherches de biosystématique sur les genres *Blackstonia* HUDS. et *Centaurium* HILL. (Gentianacées). — *Bull. Soc. neuchâtel Sci. Nat.* 93: 5–164.
- ZERTOVA, A. (1961): Studien über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Lotus* I. — *Preslia, Praha*, 33: 17–35.
- (1962): idem II. — *Sbor. Nar. Mus. Rada B Praha*, 18: 107–119.
- (1964): idem III. — *Acta Hort. Bot. Prag.* 2: 80–83.
- (1966): idem IV. — *Preslia, Praha* 38: 36–47.
- (1972): idem V. — *Preslia, Praha*, 44: 131–139.
- ZUNKER, E. & KREEB, K. (1970): Untersuchungen zu potentiometrischen Messungen der Photosyntheserate. — *Ber. D. Bot. Ges.* 83: 245–257.