

UNIVERSITE DE NEUCHATEL  
LABORATOIRE DE PHANEROGAMIE

1057  
FACULTE DES SCIENCES  
PROF. PH. KUPFER

CONTRIBUTION A L'ETUDE PHYTOGEOGRAPHIQUE,  
BIOSYSTEMATIQUE ET EXPERIMENTALE DU COMPLEXE  
POLYPLOIDE ANTHOXANTHUM ODORATUM L. S. LAT.

FORME REDUITE DE LA THESE  
PRESENTEE A LA FACULTE DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITE DE NEUCHATEL  
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

PAR  
FRANCOIS FELBER  
1987

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Contribution à l'étude phytogéographique,  
biosystématique et expérimentale du  
complexe polyploïde *Anthoxanthum odoratum*  
L.s.lat.

de Monsieur François Felber

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

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

MM. et Mme les professeurs Ph. Küpfer,

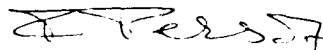
Cl. Favarger, K. Urbanska (EPF-Zurich)

et M. Kerguelen (Versailles)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 25 avril 1989

Le doyen:



F. Persoz

## Résumé

Anthoxanthum odoratum L. s. lat (Poaceae) comprend quatre taxons : A. alpinum A. & D. Löve diploïde et tétraploïde d'une part, A. odoratum s. str. diploïde et tétraploïde d'autre part. Chaque taxon est caractérisé par sa valence chromosomique et la morphologie de ses chromosomes à constriction secondaire.

La distribution des différents taxons d'A. odoratum s. lat. a été complétée essentiellement à l'ouest des Alpes, dans le Jura et le Massif Central. Des numérations chromosomiques concernant des populations algériennes et turques sont également rapportées pour la première fois.

L'ensemble des données cytogéographiques rapportées dans la littérature et nos propres résultats permettent de cerner les caractéristiques chorologiques du complexe A. odoratum s. lat.

- A. alpinum diploïde occupe les principaux massifs montagneux eurasiatiques depuis le Japon jusqu'aux Alpes. Ce taxon est également présent en Scandinavie, en Islande et au Groenland. A. alpinum offre donc une disjonction artico-alpine bien marquée. Il est par ailleurs absent de Sicile, de Crète et d'Afrique du Nord. Cependant, il est présent à même latitude ou à peine plus au nord, dans les Apennins, dans les Balkans et en Turquie.

- A. alpinum tétraploïde, connu avant notre étude dans deux stations seulement, offre une aire relativement étendue et remplace le diploïde dans le Jura méridional, sur la frange nord-ouest des Alpes et dans le Massif Central.

- L'aire d'A. odoratum diploïde couvre les régions de basses et moyennes altitudes en Turquie, en Crète, dans les Balkans et en Italie. En Sicile et en Algérie, jusqu'à plus ample informé, ce taxon est le seul représentant d'A. odoratum s. lat. et son amplitude altitudinale est plus grande. En effet, il y est répandu depuis la plaine jusqu'en montagne.

- A. odoratum tétraploïde est très largement distribué à basse et moyenne altitude dans la majeure partie de l'Europe. En outre, dans les Pyrénées et la partie occidentale du Maghreb, ce taxon atteint également des altitudes élevées. Ce taxon synanthropique est d'ailleurs en voie de devenir cosmopolite. En effet, il a été introduit dans divers pays, entre autres en Amérique du Nord, en Australie, en Nouvelle-Zélande et au Sri-Lanka.

La variabilité d'A. odoratum s. lat. a été envisagée sous trois angles différents : la phénologie de la floraison, la sensibilité à une rouille, Puccinia sardonensis, et la morphologie de la lemme fertile.

En jardin expérimental, la floraison des A. alpinum diploïde et tétraploïde est plus précoce que celle des A. odoratum diploïde et tétraploïde. Ce décalage phénologique s'observe également dans la nature. En jardin expérimental, la période entre l'apparition des stigmates et celles des étamines est significativement plus courte pour les deux taxons d'A. alpinum que pour ceux d'A. odoratum.

Les essais d'infection par Puccinia sardonensis réussissent chez A. alpinum, mais jamais chez A. odoratum. Pour chaque taxon, la sensibilité au parasite est indépendante de l'origine du matériel et aucune corrélation n'a été établie entre la distribution de la rouille et celle des individus sensibles.

A. alpinum diploïde et tétraploïde offrent une lemme fertile scabre, alors que celle d'A. odoratum diploïde et tétraploïde est lisse. Ce critère permet de reconnaître les deux espèces de manière fiable.

Nos études biosystématiques traduisent l'étroite parenté entre A. alpinum diploïde et tétraploïde. La même conclusion s'impose pour les deux taxons d'A. odoratum. Ces résultats confortent l'hypothèse d'une spéciation graduelle entre A. alpinum diploïde et A. odoratum diploïde, suivie par l'autopolyploïdisation de chaque taxon.

Le rang d'espèce nous paraît justifié pour A. alpinum. Néanmoins, nous ne nous prononcerons pas sur le binôme à utiliser : A. alpinum ou A. nipponicum. Ce dernier serait prioritaire. Cependant des études complémentaires sont nécessaires avant de trancher sur l'identité des deux taxons.

### Liste des publications

- Felber F. 1986. Distribution des cytodèmes d'Anthoxanthum odoratum L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes-Jura. Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse : III Poaceae, Genre Anthoxanthum. Bot. Helv. 96 : 145-158.
- Felber F. 1987. Sensitivity of the four cytodemes of Anthoxanthum odoratum L. s. lat. (Poaceae) to Puccinia sardonensis Gäumann (Uredinales). Taxon 36(3) : 573-577.
- Felber F. 1988. Distribution des cytodèmes d'Anthoxanthum odoratum L. s. lat. en France et dans les régions limitrophes. Bull. Soc. bot. Fr., 135, Lettres bot. : 281-293.
- Felber F. 1988. Phénologie de la floraison de populations diploïdes et tétraploïdes d'Anthoxanthum alpinum et d'Anthoxanthum odoratum. Can. J. Bot. 66 : 2258-2264.
- Felber F. et M. Girard. 1986. Etude écologique et génétique d'une zone de contact entre deux cytodèmes d'Anthoxanthum odoratum L. s. lat. à Chasseral (Berne, Suisse). Résultats préliminaires. Actes Coll. Nat. CNRS "Biologie des populations", Lyon, p. 331-338.
- Felber F. et Ph. Jacot. 1987. Potentialités androgénétiques des quatre cytodèmes d'Anthoxanthum odoratum L. s. lat. Bot. Helv. 97 : 53-60.

Les articles contenus représentent l'essentiel du travail de thèse.

Le mémoire de thèse est déposé au Laboratoire de Phanérogamie de l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel (Prof. Ph. Küpfer), rue de Chantemerle 22, CH-2007 Neuchâtel (Suisse), ainsi qu'à la Bibliothèque centrale de l'Université de Neuchâtel. Il peut être consulté en tout temps sur place.

## Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes – Jura.

Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse:  
III Poaceae, Genre *Anthoxanthum*.

**F. Felber**

Institut de Botanique, Laboratoire de Phanérogamie, Chantemerle 22,  
CH-2000 Neuchâtel, Suisse.

Manuscrit accepté le 31 août 1986

### Abstract

Felber, F. 1986 Distribution in Switzerland of the *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. cytodèmes. Alps – Jura relations. Index of chromosome numbers of the Spermatophyta of the Swiss flora: III Poaceae, Genus *Anthoxanthum*. Bot. Helv. 96: 145–158.

This study confirms the synanthropic and lowland nature of tetraploid *A. odoratum*, as well as the limitation of diploid *A. alpinum* to higher altitudes. The presence of diploid *A. alpinum* is revealed for the first time on the basis of chromosome counts in the central part of the Jura mountains. Tetraploid *A. alpinum*, known before our study in one alpine station only, has a relatively widespread distribution and replaces the diploid on the northwest fringe of the Alps and in the southern Jura. *A. alpinum* must have colonized the Jura before or after the glaciations, from the north-east for the diploid and from the south-west for the tetraploid. *A. odoratum* on the other hand, must have arrived in this region from the lowlands, and after the glaciations. The distribution of *Anthoxanthum* is compared with that of other polyploid complexes.

*Key words:* Anthoxanthum – phytogeography – karyology – Switzerland.

### Introduction

Ce travail traite de la répartition des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) dans l'aire couverte par l'Atlas de la distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse (Welten et Sutter 1982), qui englobe le territoire suisse et les régions limitrophes de Genève. Il s'intègre dans l'Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse inauguré par Favarger et Küpfer (1983).

Les études caryologiques ont révélé  $2n = 20$  chromosomes chez *A. odoratum* (Kattermann 1931, Parthasarathy 1931, Hunter 1934) jusqu'à la découverte par Östergren (1942) d'un cytodème alpin et scandinave diploïde ( $2n = 10$ ). Ce taxon a été élevé au rang d'espèce, *A. alpinum*, par Löve et Löve (1948). *A. odoratum* tétraploïde était considéré alors comme le taxon de substitution (au sens de Löve 1954) d'*A. alpinum*. Depuis

l'article d'Östergren (l.c.), de nombreuses recherches cytotaxonomiques ont été consacrées à *A. odoratum* s. lat. Les plus marquantes sont celles de Rosmuz (1958), Böcher (1961), Borril (1963), Jones (1964) et Hedberg (1967, 1969, 1970). Il a cependant fallu le travail de Teppner (1970) pour que l'on reconnaisse quatre cytodèmes au sein d'*A. odoratum* s. lat.: *A. odoratum* s. str. diploïde ( $2n = 10$ ) et tétraploïde ( $2n = 20$ ) d'une part, *A. alpinum* diploïde ( $2n = 10$ ) et tétraploïde ( $2n = 20$ ) d'autre part. Chaque taxon est caractérisé par sa valence chromosomique et la morphologie de ses chromosomes à constriction secondaire.

En Europe, *A. odoratum* s. str. est essentiellement une espèce de basse altitude dont le cytodème diploïde est confiné en Méditerranée centrale et dans les Balkans. Le taxon tétraploïde, favorisé par l'activité humaine, est largement distribué à basse et moyenne altitude. *A. alpinum* diploïde croît au nord de la Scandinavie et en altitude dans la majeure partie des massifs de l'Europe centrale et des montagnes italo-balkaniques. Si ces taxons ont une aire relativement étendue, *A. alpinum* tétraploïde n'a été signalé jusqu'à présent que dans deux localités: une station subalpine de la région de Morgins (Hedberg 1970) et une station d'altitude du Massif Central (Teppner 1970).

En Suisse, plusieurs travaux de cytotaxonomie ont été consacrés à *A. odoratum* s. lat.. Ainsi, Favarger (1962) a étudié la distribution et l'écologie d'*A. odoratum* tétraploïde et d'*A. alpinum* diploïde dans la région de Nax (Valais). Hedberg (1969, 1970) s'est intéressée à la chorologie et à la morphologie des cytodèmes d'*Anthoxanthum* dans les Alpes. Enfin, des comptages chromosomiques sont reportés dans des travaux débordant le cadre suisse (Böcher 1961, Borril 1963, Jones 1964, Scholte 1977). De plus, l'écologie générale d'*A. alpinum* et d'*A. odoratum* a été décrite par Landolt (1977).

Au niveau cytologique, si une grande partie des Alpes a été prospectée, peu de données concernent les Préalpes et le Jura.

#### Matériel et méthodes

Le matériel provient de la nature et pour la plupart de populations apparaissant homogènes. Il a été récolté sous forme de graines ou de plantes vivantes et a été cultivé en jardin expérimental. Pour chaque population, un individu au moins a fait l'objet d'un contrôle cytologique précis (nombre chromosomique et caryotype).

Les analyses cytologiques ont été réalisées sur des écrasements de méristèmes racinaires. Les fragments de racines ont été prétraités, fixés et colorés selon Östergren et Heneen (1962). Ils ont été ensuite ramollis pendant trois heures à 36 °C dans un tampon Tris-HCl 0,2 M à pH = 4,5 contenant 5% de pectinase et 3% de cellulase (ils peuvent être alors conservés au congélateur pendant plusieurs mois dans cette solution). Enfin, le méristème a été écrasé entre lame et lamelle dans une goutte d'acide acétique 45% puis observé au microscope.

Une dizaine de métaphases, appartenant à trois racines au moins, a été examinée pour chaque individu. La description du caryotype tient compte de la valence chromosomique, du nombre et de la morphologie des chromosomes à constriction secondaire ainsi que du nombre et de la taille des chromosomes métacentriques [selon la terminologie de Hedberg (1970)]. Les chromosomes à constriction secondaire de type D caractérisent *A. alpinum* (fig. 4 et 5) alors que ceux de type A et B ainsi que les métacentriques de taille moyenne (MM) et, dans certains cas, grande (GM) sont spécifiques à *A. odoratum* (Fig. 3). Quelles que soient les précautions prises, les constriction secondaires ne sont pas toujours visibles sur toutes les métaphases. Nous en avons reporté, comme Hedberg (l. c.), le nombre maximum observé.

## Resultats et discussion

Les tableaux 1, 2 et 3 regroupent les comptages non publiés mis à notre disposition par Madame M.-M. Duckert-Henriod et le Professeur C. Favarger, ainsi que nos propres résultats. L'ensemble de ces données et celles empruntées à la bibliographie ont été reportés sur des cartes de distribution (fig. 1 et 2). Afin de ne pas surcharger les figures, toutes les stations n'ont pas été mentionnées. Enfin, une microphotographie d'une métaphase de chaque cytodème est présentée dans les fig. 3 à 5.

### *A. alpinum*

*A. alpinum* diploïde est caractérisé par un caryotype stable, 2D-2PM (tab. 1, fig. 4). Dans un cas cependant (Nidwald, Wolfenschiessen, 85-1382-3), un seul PM a été noté. Ce cytodème est répandu dans la majeure partie des Alpes suisses (fig. 1), comme l'ont déjà mentionné d'autres auteurs (Favarger 1962, Hedberg 1969, 1970). Nous en avons découvert une population insubrienne de basse altitude (Grisons, val Poschiavo, 82-1738-1, 980 mètres). La présence de stations abyssales de plantes alpines dans cette région a été soulignée par Favarger (1966) et Becherer (1972) et *A. alpinum* en constitue donc un nouvel exemple. *A. alpinum* diploïde occupe également les sommets qui jalonnent le Jura central, du Chasseral au Suchet. A notre connaissance, ce cytodème est signalé pour la première fois sur la base d'une détermination cytologique dans cette région.

Le caryotype d'*A. alpinum* tétraploïde est généralement stable, (4D-4PM) (tableau 2). Dans deux cas (Valais, Morgins, hauteur du lac de Chésery, 84-1553-1 (fig. 5) et

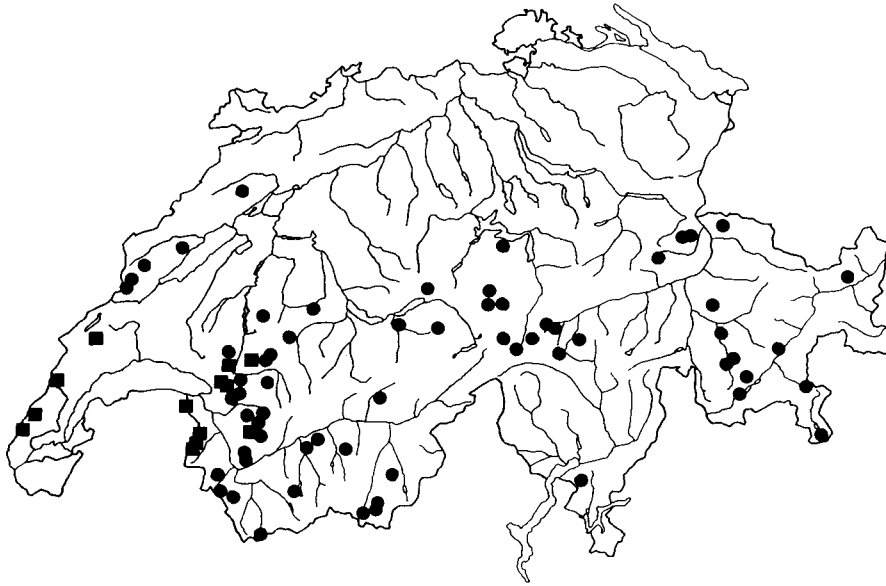


Fig. 1. Distribution d'*A. alpinum* diploïde (●) et tétraploïde (■).

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

[Lieu, exposition, milieu, géologie, pH, altitude, secteur (selon Welten et Sutter 1982), numéro de culture (les deux premiers chiffres correspondent à l'année de mise en culture, les quatre suivants au numéro de la station et le ou les deux derniers au numéro de l'individu de la station), caryotype, collecteur (BDJ = Th. Biner, M.-M. Duckert-Henriod et M. Jacot, CF = C. Favarger, CSG = C. et S. Giroud, D = M.-M. Duckert-Henriod, DO = O. Duckert, F = F. Felber, FFKV = A. Filter, E. Fortis, Ph. Kùpfer et C. Vuille, FG = F. Felber et M. Girard, FJ = F. Felber et Ph. Jacot, FK = F. Felber et M. Kràhenbùhl, FKK = F. Felber, Ph. Kùpfer et M. Kràhenbùhl, FPK = F. Felber et Ph. Kùpfer, JBG = Jardin botanique de Graz (Autriche), K = M. Kràhenbùhl, PKF = E. Fortis et Ph. Kùpfer), auteur de l'analyse cytologique (CFnp = C. Favarger non publié, Dnp = M.-M. Duckert-Henriod non publié, F = F. Felber).]

- Berne, Gantrisch, en-dessous de la Obere Nùnenen Hùtte, tourbière à sphaignes, 1600 m, sect. 557, 59-1374, 2n = 10, CF, CFnp.
- Berne, Le Chasseral, entre l'Hôtel et le Signal Neuchàtelois, versant N-W, pelouse à *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 5, 1550 m, sect. 152, 83-1352-4, 2D-2PM, FK, F.
- Fribourg, Bàderhorn, sous le sommet, versant S, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 7, 1900 m, sect. 559, 85-1161-3, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, dent de Follièran, sommet, calcaire, 86-868-1, sect. 533, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, La Berra, sous le sommet, versant NE, lande à Ericacées et *Nardus stricta*, calcaire, pH = 5, sect. 236, 85-1160-2, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, les Morteys de Follièran, versant S, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, 1960 m, sect. 533, 86-869-1, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, Molèson, en-dessus d'«en Haut», versant NW, pelouse à *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 6, 1900 m, sect. 532, 85-1154-2, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, Molèson, en-dessus de Tremetta, versant W, pelouse à *Carex sempervirens*, calcaire, pH = 7, 1800 m, sect. 532, 85-1155-1, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, Molèson, près de la station du téléphérique, versant W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 8, 1980 m, sect. 532, 85-1153-2, 2D-2PM, FG, F.
- Grisons, Basse Engadine, Piz Minschun, pente E, éboulis stabilisé à *Carex sempervirens*, silice, pH = 4, 2600 m, sect. 988, 82-1739-8, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, col de la Bernina, versant S, lande à Ericacées, silice, pH = 4, 2320 m, sect. 965, 82-1737-1, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, Julierpass, lande à Ericacées, silice, pH = 4,5, 2280 m, sect. 957, 82-1735-4, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, lac de Marmorera, versant NE, pâturage, silice, pH = 5, 1680 m, sect. 955, 82-1734-3, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, Trinserhorn, versant S, pâturage à *Nardus stricta*, schistes, pH = 5, 2260 m, sect. 686, 82-1732-5, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, val Cristallina, 1650 m, sect. 928, 83-1454-1, 2D-2PM, D, F.
- Grisons, val Poschiavo, Brusio, versant NW, pâturage dans une forêt de *Larix decidua*, silice, pH = 4, 980 m, sect. 993, 82-1738-1, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, Vilan, versant SW, pelouse, schistes, pH = 6, 1980 m, sect. 902, 82-1730-1, 2D-2PM, FK, F.
- Neuchâtel, Creux du Van, la Grand Vy, lisière de pessière, calcaire, 1420 m, sect. 122, 82-1606-2, 2D-2PM, F, F.
- Neuchâtel, Le Chasseral, Signal Neuchàtelois, versant NW, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 5, 1550 m, sect. 152, 83-1353-2, 2D-2PM, FK, F.
- Nidwald, Buochserhorn, pâturage à *Cynosurus cristatus*, 1800 m, sect. 615, 83-1489-1, 2D-2PM, K, F.
- Nidwald, Wolfenschiessen, au Nord du Jochpass, schistes, 2240 m, sect. 628, 85-1382-3, 2D-1PM, D, F.
- Saint-Gall, Pizol, E de Wildseelungen, 2400 m, sect. 685, 82-1888-1, 2D-2PM, D, F.

Tableau 1. (suite)

- Saint-Gall, Pizol, W de la Pizolhütte, 2250 m, sect. 685, 84-1425-5, 2D-2PM, PKF, F.  
 Tessin, Indemini, versant W du Gradicioli, 1770 m, sect. 842, 79-1481, 2n = 10, D, Dnp.  
 Tessin, Massif du Saint-Gothard, au N de Mottolone, 2000 m, sect. 645, 84-1605-1, 2D-2PM, D, F.  
 Tessin, val Piora, 1850-2000 m, sect. 806, 85-659-2, 2D-2PM, JBG, F.  
 Uri, Gurschenalp, Rhodoreto-Vaccinietum, 1760 m, sect. 646, 64-487, 2n = ca. 10, CF, CFnp.  
 Uri, Massif de la Furka, Aelpetli sur Tiefenbach, 2280 m, sect. 644, 84-1607-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, alpage de Gauthier sur Nax, 1800 m, sect. 724, 59-1512, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, col de Balme, pâturage, lande à arbrisseaux, silice, 2100 m, sect. 732, 56-1160, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, Derborence, en-dessous de la Pacheu, Plan des Fosses, pelouse à *Carex sempervirens*, calcaire, 2300 m, sect. 712, 85-1500-2, 2D-2PM, FG, F.  
 Valais, Grand Chavalard, W du lac inférieur, versant W, éboulis calcaire, pH = 6, 2300 m, sect. 711, 82-1590-6, 2D-2PM, F, F.  
 Valais, Grand Chavalard, W du lac supérieur, versant W, silice, pH = 5, 2300 m, sect. 711, 82-1589-13, 2D-2PM, F, F.  
 Valais, Grand St-Bernard, sect. 735, 85-1201-2, 2D-2PM, FFKV, F.  
 Valais, lac d'Emosson, 1940 m, sect. 507, 84-1551-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Valais, lac des Dix, 2450 m, sect. 744, 85-1334-2, 2D-2PM, CSG, F.  
 Valais, lac Supérieur du Vieux Emosson, 2210 m, sect. 507, 84-1552-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Valais, Lôtschental, Niedermatten près de Wiler, sect. 707, 83-1204-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, route de Prarion sur Nax, clairière dans une forêt de *Larix decidua*, 1430 m, sect. 723, 59-1518, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, Saas-Fee, sentier de la cabane des Mischabel, rive gauche du Torrenbach, 2320 m, sect. 768, 85-1458-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, Saint-Luc, au bord d'un bisse abandonné, versant N, silice, 1900 m, sect. 755, 82-1664-4, 2D-2PM, K, F.  
 Valais, Saint-Luc, W de l'hôtel Weisshorn, 2200 m, sect. 755, 2n = 10, D, Dnp.  
 Valais, val d'Arpette, éboulis, silice, 2100 m, sect. 732, 56-907, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, vallée du Trient, lac Blantsin, sur Emaney, 2150 m, sect. 507, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, Zermatt, Gakihaupt, 2564 m, sect. 766, 85-1197-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, Zermatt, Grindjisee, 2340 m, sect. 766, 85-1198-1, 2D-2PM, D, F.  
 Vaud, Aiguilles de Baulmes, sommet, versant W, pelouse, calcaire, pH = 5, 1540 m, sect. 115, 83-1274-2, 2D-2PM, F, F.  
 Vaud, Anzeindaz, Nardetum, 1990 m, sect. 526, 59-1676, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Vaud, col de la Croix, W des pyramides de gypse, versant W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 5, 1820 m, sect. 514, 85-1164-1, 2D-2PM, FG, F.  
 Vaud, col du Pillon, en-dessous de la station intermédiaire du télécabine, versant NW, calcaire, 1880 m, sect. 526, 85-1498-2, 2D-2PM, FG, F.  
 Vaud, Gummfluh, la Videmanette, versant W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 7, 2160 m, sect. 529, 85-1163-2, 2D-2PM, FG, F.  
 Vaud, Le Chasseron, W de La Grandsonne Dessus, pâturage, calcaire, pH = 6, 1500 m, sect. 117, 82-1583-1, 2D-2PM, F, F.  
 Vaud, ibid., 82-1583-53, 2D-2PM, F, F.  
 Vaud, Le Chasseron, W de La Bullatone Dessus, calcaire, 1525 m, sect. 117, 85-1381-1, 2D-2PM, DO, F.  
 Vaud, Le Suchet, W du Chalet du Suchet, versant S-E, pâturage à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 6, 1510 m, sect. 115, 83-1303-3, 2D-2PM, FPK, F.  
 Vaud, Pierre du Moëlle, calcaire, 1830 m, sect. 523, 84-1549-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Vaud, Planachaux, pâturage, calcaire, pH = 7, 1920 m, sect. 522, 83-1511-1, 2D-2PM, K, F.  
 Vaud, Tour de Famelon, calcaire, 2019 m, sect. 513, 84-1550-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Vaud, Vanil Noir, NW des Morteys, versant E, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 7, 2140 m, sect. 533, 85-1157-1, 2D-2PM, FG, F.

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

---

Ain, Colomby de Gex, la Maréchaude, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, pH=5, 1510 m, sect. 009, 82-1615-2, 4D-4PM, FKK, F.
Ain, Le Reculet, sur Thoiry, versant S-E, pâturage, calcaire, pH=5, 1470 m, sect. 008, 82-1616-2, 4D-4PM, FKK, F.
Fribourg, Vanil Noir, col au nord de Bounavalette, versant SW, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, pH=8, 1996 m, sect. 533, 85-1156-2, 4D-4PM, FG, F.
Valais, Cornettes de Bise, Montagne de l'Au, versant S, pâturage à <i>Nardus stricta</i> , calcaire, pH=5, 1880 m, sect. 502, 85-1165-1, 4D-4PM, FG, F.
Valais, Morgins, hauteur du lac de Chésery, 1990 m, sect. 506, 84-1553-1, 4D-3PM, BDJ, F.
Valais, Morgins, Le Corbeau, pelouse, schistes, pH=4, 1990 m, sect. 503, 82-1645-3, 4D-4PM, F, F.
Valais, Morgins, sur Sassex, 1780 m, sect. 503, 84-1554-1, 1A-4D-4PM, BDJ, F.
Vaud, Dent de Lys, en-dessus de «En Lyss», versant E, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, 1850 m, sect. 521, 85-1347-1, 4D-4PM, FG, F.
Vaud, ibid., 85-1347-3, 4D-4PM, FG, F.
Vaud, Grand Muveran, W de la Pointe des Encrennes, versant W, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, 2100 m, sect. 526, 85-1499-1, 4D-4PM, FG, F.
Vaud, Jaman, pâturage, calcaire, pH=5, 1720 m, sect. 512, 83-1509-1, 4D-4PM, K, F.
Vaud, La Dôle, versant N-E, pâturage, calcaire, pH=6, 1500 m, sect. 104, 82-1919-2, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, La Dôle, sommet, versant S-E, pâturage, calcaire, pH=6, 1660 m, sect. 104, 82-1920-20, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, Mont-Tendre, versant N, pâturage à <i>Nardus stricta</i> , calcaire, pH=5, 1670 m, sect. 106, 83-1300-2, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, Mont-Tendre, versant N-W, pâturage à <i>Carex sempervirens</i> , calcaire, pH=5, 1670 m, sect. 106, 83-1301-1, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, Roches de Naye, calcaire, pH=5, 2040 m, sect. 512, 83-1510-1, 4D-4PM, K, F.

---

Morgins, sur Sassex, 84-1554-1) des caryotypes légèrement différents sont certainement dus à une introgression entre *A. alpinum* et *A. odoratum*. La seule station alpine connue de ce cytodème a été signalée par Hedberg (1970) dans la région de Morgins. Or, il s'est avéré que ce taxon offre une répartition relativement étendue dans notre région (fig. 1). En effet, il remplace le diploïde, toujours en altitude, sur la frange nord-ouest des Alpes suisses, du Vanil Noir aux Cornettes de Bises, et également dans la partie méridionale du Jura: au Mont-Tendre, à la Dôle et au Reculet.

Dans le Jura, *A. alpinum* est déjà signalé dans l'Atlas de distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse (Welten et Sutter 1982) mais seulement sur la base de critères morphologiques. D'après cet ouvrage, ce taxon occuperait des secteurs de basse ou de haute altitude situés de part et d'autre de la limite supérieure de la forêt, qui se situe ici vers 1300 mètres. D'après nos observations, *A. alpinum* ne descend pas au-dessous de 1400 mètres le long de cette chaîne et la découverte de cette espèce à basse altitude n'est pas vérifiée par notre étude. En revanche, la présence d'*A. alpinum* dans les secteurs de haute altitude est confirmée dans certains cas [secteur 104 (Dôle) et 106 (Mont Tendre)] et a pu nous échapper dans d'autres [(secteur 105 (Crêt de la Neuve) et 163 (Mont Raimeux)].

#### *A. odoratum*

Le caryotype d'*A. odoratum* tétraploïde paraît moins stable que les précédents (tableau 3, Fig. 3). En effet, ce cytodème possède 2 B ou 2 GM, 1 à 3 A, 2 MM et 2 PM.

Tableau 3. *A. odoratum* tétraploïde ( $2n=20$ ), liste du matériel étudié

- Bâle Campagne, Eptingen, Belchenflue, en-dessus de Chilchzimmer-Sattel, pâturage, versant W, calcaire, pH=6, 1000 m, sect. 173, 83-1219-2, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Berne, Mont Soleil, sommet, versant E, pâturage à *Cynosurus cristatus*, calcaire, 1290 m, sect. 141, 84-1319-1, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Berne, Mont Raimeux, sommet, versant S, pâturage boisé de *Picea Abies* et de *Fagus sylvatica*, calcaire, 1295 m, sect. 163, 85-1489-1, 1A-2B-2MM-2PM, FG, F.
- Berne, ibid., 85-1489-5, 1A-2B-2MM-2PM, FG, F.
- Berne, Napf, 1350 m, sect. 319, 82-1696-2, 1A-2B-2MM-2PM, K, F.
- Fribourg, La Berra, entre le haut du télési et le sommet, versant NNW, lande à Ericacées et *Nardus stricta*, calcaire, pH=4,5, 1680 m, sect. 236, 85-1159-1, 3A-2B-2MM-2PM, FG, F.
- Grisons, Basse Engadine, Scuol, versant SE, prairie humide, calcaire, pH=7, 1550 m, sect. 980, 82-1740-1, 3A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Grisons, Jenins, versant SW, pâturage, moraine calcaire, pH=5, 1020 m, sect. 911, 82-1731-28, 3A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Grisons, val Bregaglia, Castasegna, prairie, versant S, silice, pH=4, 700 m, sect. 990, 82-1736-2, 2A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Haute-Savoie, Salève, pelouse dominant la Petite Gorge, Festuco-Cynosuretum, calcaire, 1230 m, sect. 003, 85-1488-1, 3A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Jura, Fontenais près de Porrentruy, 500 m, sect. 146, 57-668,  $2n=20$ , CF, CFnp.
- Neuchâtel, les Verrières, SW de la Petite Ronde, calcaire, 1160 m, sect. 124,  $2n=20$ , D, Dnp.
- Neuchâtel, La Chau-de-Fonds, Pouillerel, calcaire, 1260 m, sect. 138, 82-1678-2, 3A-2B-2MM-2PM, K, F.
- Neuchâtel, Tête de Ran, pâturage à *Cynosurus cristatus*, calcaire, 1400 m, sect. 135, 83-1463-2, 1A-2GM-2MM-2PM, K, F.
- Neuchâtel, tourbière du Cachot, 1070 m, sect. 125, 83-1313-2, 2A-2B-2MM-2PM, K, F.
- Saint-Gall, sur Amden, Alp Walau, 1540 m, loess, sect. 692, 83-1455-1, 1A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Schaffhouse, Hemmental, clairière au NW de Güt buck, 800 m, sect. 412, 85-993-1, 2A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Soleure, Hasenmatt, versant S-E, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=5, 1430 m, sect. 155, 83-1351-1, 3A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Soleure, Hohe Winde, sommet, pâturage, calcaire, 1200 m, sect. 175, 83-1221-6, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Soleure, Passwang, NE du sommet, versant N, pâturage, calcaire, pH=6, 1200 m, sect. 172, 83-1220-21, 3A-2GM-2MM-2PM, F, F.
- Soleure, Weissenstein, Rôti, pâturage, calcaire, pH=5, 1380 m, sect. 171, 83-1348-3, 2A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Tessin, Monte Generoso, sentier Bella Vista, 1500 m, sect. 855, 83-1637-2, 3A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Tessin, Prugiasco, 800 m, sect. 835, 83-1419,  $2n=20$ , D, Dnp.
- Valais, Morgins, Le Corbeau, versant S-W, pâturage, 1750 m, sect. 503, 82-1647-5, schistes, pH=4,5, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Valais, plateau de Nax, Trisetetum flavescens, 1320 m, sect. 723,  $2n=20$ , CF, CFnp.
- Vaud, Crêt de la Neuve, sous le sommet, versant N-W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=5, 1490 m, sect. 105, 83-1297-2, 2A-1B-1GM-2MM-2PM, FPK, F.
- Vaud, Crêt de la Neuve, sous le sommet, versant E, pelouse à *Festuca rubra*, calcaire, pH=6, 1490 m, sect. 105, 83-1298-2, 2A-2B-2MM-2PM, FPK, F.
- Vaud, Dent de Vaulion, sous le sommet, versant N-W, pâturage à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=6, 1475 m, sect. 113, 83-1302-2, 2A-2B-2MM-2PM, FPK, F.
- Vaud, Ferreyres, pelouse sèche, calcaire, pH=6, 625 m, sect. 111, 82-1614-3, 3A-2B-2MM-2PM, FJ, F.
- Vaud, Le Noirmont, sous le sommet, versant S-E, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=6, 1540 m, sect. 105, 83-1296-2, 2A-2B-2MM-2PM, FPK, F.
- Zoug, Zugerberg, hinter Geissbaden, 950 m, sect. 365, 86-874-1, 2A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Zürich, Lindenbuck près de Feuerthalen, Brometum erectii, 442 m, sect. 407,  $2n=ca. 20$ , CF, CFnp.

Ce taxon prospère à basse et moyenne altitude sur l'ensemble du territoire suisse (fig. 2). Favorisé par les activités humaines, il est fréquent dans les prairies de fauche peu engraisées et les pâturages. Nos résultats confirment les données bibliographiques (Favarger 1962, Hedberg 1969, 1970). Ce cytodème occupe en outre certains sommets jurassiens d'où *A. alpinum* est absent.

*Limites communes des aires d'A. alpinum diploïde et tétraploïde*

Sur la rive gauche du Rhône, *A. alpinum* tétraploïde croît au-dessus de 1800 mètres dans la région de Morgins et celle des Cornettes de Bise. Le taxon diploïde le plus proche est signalé dans la région du lac d'Emosson (Favarger, comm. pers.). La frontière entre diploïde et tétraploïde coïncide donc vraisemblablement avec le val d'Illiez.

Sur la rive droite, la distribution respective des deux taxons est plus délicate à définir. En effet, dans le Massif du Grand Muveran, le tétraploïde occupe la face ouest mais il est remplacé à quelques kilomètres de là, sur le versant nord-est, par le diploïde. Au Vanil Noir, nous avons observé le tétraploïde au-dessus de Bounavalette et le diploïde à quelques centaines de mètres, en haut du vallon des Morteys, séparé du tétraploïde par une barre de rocher. En revanche, le Moléson, situé à l'est du Vanil Noir, n'abrite que du diploïde. Dans les Préalpes, la limite entre les deux cytodèmes correspondrait autant à des arêtes qu'à des fonds de vallée. D'après nos observations, les deux taxons seraient inféodés aux mêmes milieux. Nous ignorons cependant s'ils peuvent se trouver en contact et s'ils poussent alors en populations mixtes.

Dans le Jura, le hiatus entre les deux cytodèmes est plus prononcé que dans les Préalpes et correspond à la coupure de la vallée de l'Orbe.

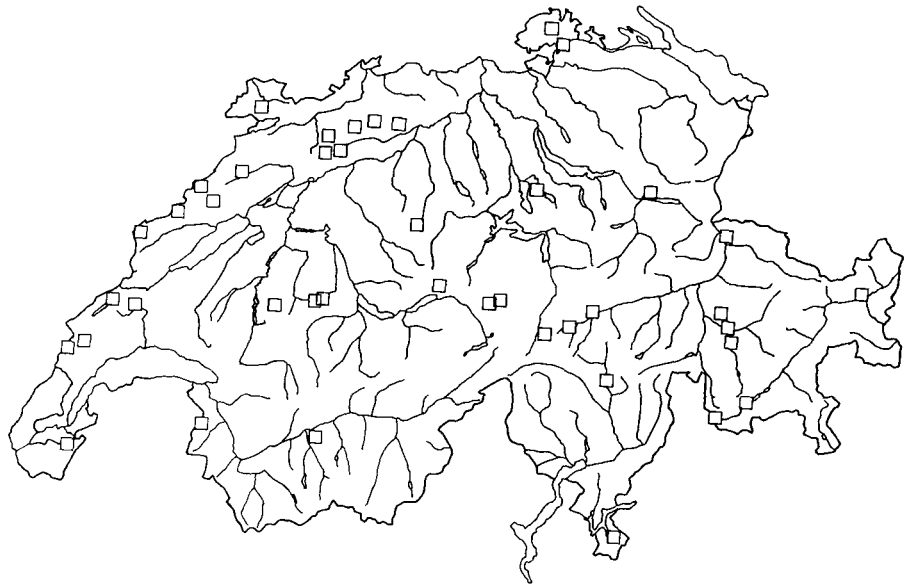


Fig. 2. Distribution d'*A. odoratum* tétraploïde (□).

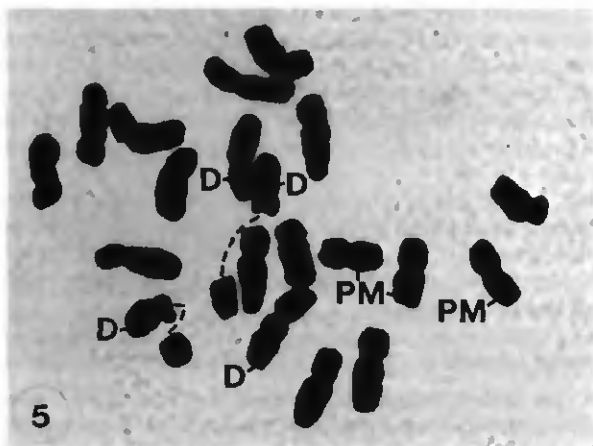
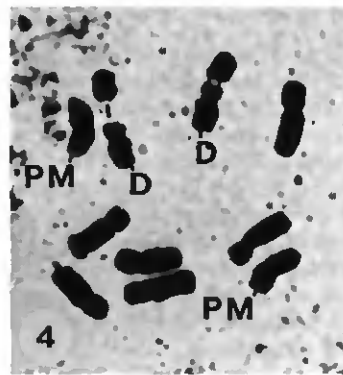
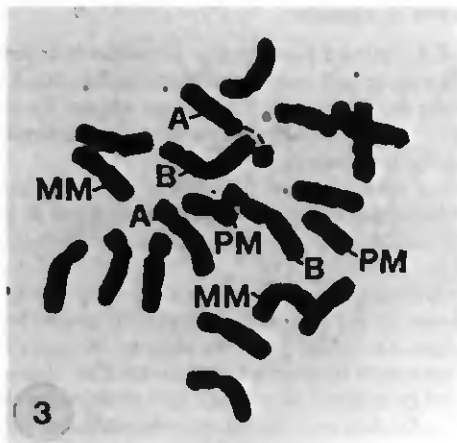


Fig. 3. Métaphase somatique d'*A. odoratum* tétraploïde. Neuchâtel, toubière du Grand-Cachot, 83-1313-2,  $\times 2300$ . «A» et «B» sont des chromosomes à constriction secondaire; «MM» et «PM» sont des chromosomes métacentriques de taille respectivement moyenne et petite.

Fig. 4. Métaphase somatique d'*A. alpinum* diploïde. Vaud, Suchet, 83-1303-3,  $\times 2300$ . «D» est un chromosome à constriction secondaire; «PM» est un chromosome métacentrique de petite taille.

Fig. 5. Métaphase somatique d'*A. alpinum* tétraploïde. Valais, Morgins, hauteur du lac de Chésery, 84-1553-1,  $\times 2300$ . «D» est un chromosomes à constriction secondaire; «PM» est chromosome métacentrique de petite taille.

#### *Limites communes des aires d'A. odoratum et d'A. alpinum*

A priori, les aires des deux cytodèmes d'*A. alpinum* peuvent être considérées comme naturelles, bien que la répartition de ces taxons se soit vraisemblablement étendue à la faveur de l'extension, souvent très ancienne, des pâturages. S'ils ont pu gagner du terrain au niveau d'un massif, il nous paraît peu probable qu'ils aient pu atteindre d'autres chaînes de montagnes grâce aux activités humaines.

*A. odoratum* tétraploïde, en revanche, a pu largement pénétrer dans le domaine d'*A. alpinum*, par dissémination dans les pâturages des graines transportées par le bétail en provenance de la plaine ou en s'infiltrant sur les talus nouvellement créés le long des routes de montagne.

*A. alpinum* et *A. odoratum* voisinent relativement fréquemment dans la nature (Jura, Alpes, Massif Central). Toutefois, les zones de contact entre ces cytodèmes sont toujours consécutives à l'activité humaine, tout au moins dans les régions où nous les avons observées. En effet, avant le défrichement, la forêt séparait l'habitat d'*A. alpinum* (cytodème d'altitude) de celui d'*A. odoratum* (cytodème de plaine). La cohabitation des deux espèces n'est cependant pas récente mais date souvent de plusieurs siècles, voire millénaires.

Une zone de contact entre *A. alpinum* diploïde et *A. odoratum* tétraploïde a été étudiée sur le versant nord de Chasseral (Felber et Girard, non publié). Les deux cytodèmes s'excluent de leurs milieux respectifs. *A. alpinum* croît près du sommet dans une végétation s'apparentant au Seslerion située sur du calcaire dur (Séquanien). *A. odoratum* le remplace plus bas, dans des groupements plus nitrophiles appartenant au Cynosurion, et situés sur des marnes argoviennes. Un triploïde et plusieurs caryotypes spéciaux témoignent d'une introgression bidirectionnelle: du diploïde vers le tétraploïde et du tétraploïde vers le diploïde.

Enfin, *A. odoratum* tétraploïde et *A. alpinum* tétraploïde peuvent s'hybrider en conditions naturelles, comme l'atteste la découverte d'un individu tétraploïde présentant des chromosomes à constriction secondaire des deux espèces (Valais, Morgins, sur Sasse, 84-1554-1). Nous n'avons cependant pas eu l'occasion d'étudier de façon détaillée l'introgression des deux cytodèmes tétraploïdes.

#### *Anthoxanthum et phytogéographie jurassienne*

Nos résultats démontrent non seulement que dans le Jura le genre *Anthoxanthum* est représenté par *A. odoratum* s. str. et *A. alpinum*, mais aussi que ce dernier y offre deux cytodèmes, respectivement diploïde et tétraploïde. Si la variabilité du complexe était pressentie, celle d'*A. alpinum* est plus inattendue.

*Anthoxanthum* ne constitue pourtant pas le seul complexe polyploïde observé dans la chaîne jurassienne. Plusieurs couples de pseudovicariants y ont été décrits par Favarger et ses collaborateurs. Ainsi, *Arenaria ciliata* L. ssp. *moehringioides* Murr et *A. gothica* Fries, *Cerastium strictum* L. et *C. arvense* L. (Favarger 1962), *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup et *E. nigrum* L. (Favarger et al. 1959) ont des aires qui s'excluent dans le Jura et sont caractérisés chacun par des valences différentes. Dans chacun de ces exemples, le taxon observé dans le Jura méridional correspond toujours au cytodème alpin et cela quelle que soit la valence chromosomique, diploïde ou polyploïde. *A. alpinum* ne déroge donc pas à la règle puisque son cytodème tétraploïde n'est pas confiné au Jura méridional mais se retrouve dans les chaînes alpines les plus proches, en particulier dans les Alpes de Haute-Savoie, de Savoie et du Vercors (Felber, non publié). Toutes ces espèces, auxquelles on peut ajouter *Bupleurum ranunculoïdes*

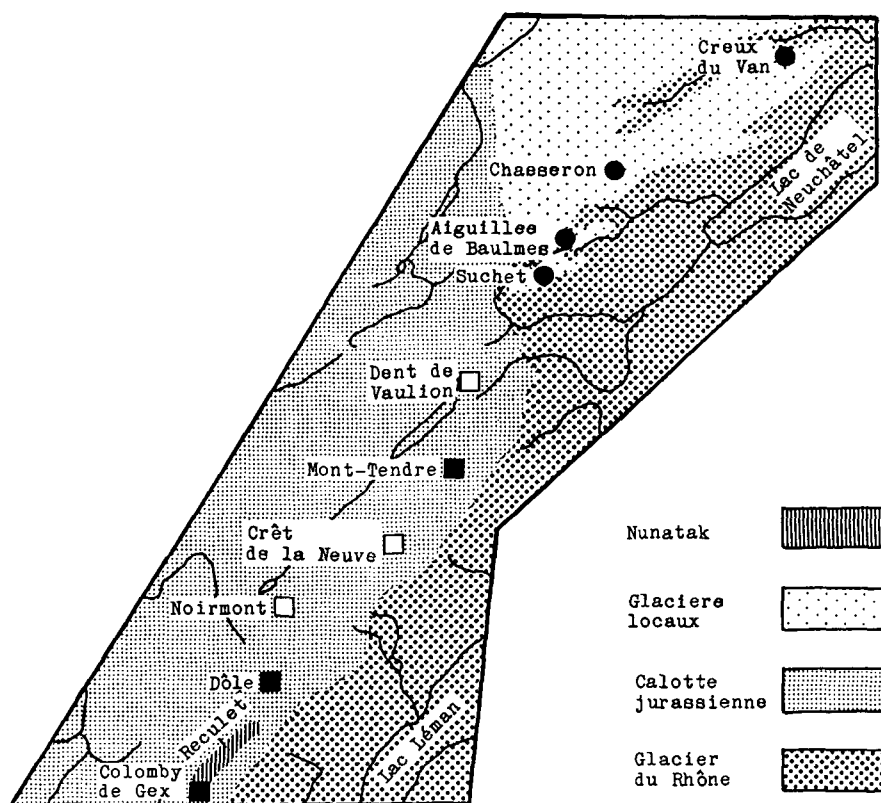


Fig. 6. Comparaison de la distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum* dans le Jura et de l'extension glaciaire au maximum wurmien d'après Aubert (1965). *A. alpinum* diploïde (●), tétraploïde (■) et *A. odoratum* tétraploïde (□).

L. (Küpfer 1974) témoignent donc de la communauté d'origine des populations du Jura méridional et de celle des Alpes occidentales. Elles démontrent aussi l'existence de plusieurs courants d'immigration dans le Jura. Pour *Empetrum* et *Arenaria* par exemple, un courant d'origine boréale a touché le Jura Central alors que la partie méridionale de la chaîne héritait ou conservait le cytodème alpin.

Le problème est plus complexe pour *Anthoxanthum odoratum* s. lat. puisque trois cytodèmes se partagent le territoire jurassien, chacun s'étant mis en place par une voie propre. Pour *A. alpinum*, la colonisation du Jura s'est effectuée par des courants de migration convergents, à partir de deux foyers distincts situés aux deux extrémités de la chaîne. Le hiatus actuel entre les aires respectives du diploïde et du tétraploïde se situe au niveau de la vallée de l'Orbe, à l'ouest du Suchet.

Cette limite résulte sans doute de l'influence prépondérante de la dernière glaciation. A ce propos, il est intéressant de comparer la distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum* avec la carte d'Aubert (1965) montrant le développement des glaciers au maximum wurmien (fig. 6). Comme l'a établi cet auteur, le Jura vaudois était couvert

d'un important inlandsis (la Calotte jurassienne) limité à l'est par le Suchet et confluant au sud-est avec le glacier du Rhône. Dans son extension sud-ouest, il atteignait le Reculet dont le sommet, toutefois, émergeait de la calotte de glace. Ce qui restait de la flore jurassienne se trouvait donc coupé en deux et ne subsistait qu'aux extrémités de la chaîne et sur quelques nunataks dont le Reculet représentait le plus puissant (Favarger 1966). A l'est de la Calotte jurassienne, le Jura n'abritait que des glaciers locaux, n'excluant pas, à leur périphérie, le maintien des espèces les plus résistantes. Le diploïde d'*A. alpinum*, précisément confiné à ce domaine (Suchet, Aiguilles de Baulmes, Chasseron, Creux du Van, Chasseral), a pu endurer les glaciations sur place. En revanche, nos résultats démontrent sans ambiguïté que le tétraploïde, découvert à la Dôle et au Mont-Tendre, recouverts d'une épaisse couche de glace au pléni-glaciaire, s'est étendu du Reculet vers le nord-est dès le réchauffement du climat.

Quant à *A. odoratum* tétraploïde, il est répandu aujourd'hui dans tout le Jura, dans les prairies et les groupements non strictement forestiers et soumis à une activité anthropozoogène plus ou moins forte. Plus thermophile qu'*A. alpinum*, il n'a vraisemblablement pas enduré les glaciations en Suisse, sa présence, dans le Jura en particulier, serait donc postglaciaire.

#### *Différenciation cytologique dans les Alpes*

Le comportement cytogéographique d'*A. odoratum* s. lat. présente certaines analogies avec celui établi par Urbanska-Worytkiewicz et Wildi (1975) chez *Lotus corniculatus* L. s. lat. en Suisse. Ces auteurs ont démontré que les régions de basse et moyenne altitudes étaient occupées par *L. corniculatus* s. str. tétraploïde. Ce taxon est remplacé dans les Alpes par *L. alpinus* (DC.) Schleicher diploïde et tétraploïde. Là où il y a sympatrisme des taxons, leur répartition dépend de l'altitude, mais aussi du substrat (Urbanska-Worytkiewicz et Schwank 1980). Une pseudovicariance altitudinale n'a en revanche jamais été observée au sein d'*A. alpinum*, le comportement écologique des deux cytodèmes étant identique.

#### *Phylogénèse des cytodèmes d'Anthoxanthum*

Les aires d'*A. alpinum* diploïde et tétraploïde sont continues et complémentaires. Ces taxons peuvent donc être considérés comme des pseudovicariants. Le taxon tétraploïde représente ainsi le taxon de substitution du diploïde.

Nos recherches (Felber, travaux en cours) établissent qu'*A. odoratum* et *A. alpinum* diploïdes dérivent d'un ancêtre commun et se sont différenciés par spéciation graduelle. Ils peuvent donc être considérés comme des vicariants vrais. En outre, *A. alpinum* tétraploïde dériverait par autopolyploidie d'*A. alpinum* diploïde (Hedberg 1970, Teppner 1970) et *A. odoratum* tétraploïde serait issu d'*A. odoratum* diploïde, également par autopolyploidie (Felber, non publié). La juxtaposition des aires des deux espèces serait postglaciaire et relèverait d'exigences écologiques distinctes. Il n'y aurait donc pas de parenté directe entre les deux taxons d'*A. alpinum* et *A. odoratum* tétraploïde.

#### **Conclusions**

*A. odoratum* s. lat. constitue un matériel de choix pour une étude cytogéographique en raison de la présence au sein de ce complexe polyploïde de "marqueurs chromosomiques", les chromosomes à constriction secondaire, qui permettent de distinguer les

cytodèmes de même valence chromosomique. Bien que limitée à la Suisse, notre étude a permis de préciser la différenciation cytologique d'*A. alpinum* dans les Alpes et de révéler que cette espèce avait colonisé le Jura par des courants de migration convergents à partir de deux foyers distincts.

Nous sommes très reconnaissant aux collaborateurs de l'Institut de botanique et en particulier à Madame M.-M. Duckert-Henriod et Monsieur M. Krähenbühl de nous avoir régulièrement recolté des plantes lors de leurs excursions. Madame M.-M. Duckert-Henriod et le Professeur C. Favarger nous ont confié leurs résultats non publiés et en sont vivement remerciés. Nous exprimons notre gratitude aux Professeurs Ph. Küpfer et C. Favarger pour leur aide lors de la rédaction du manuscrit. Nous tenons également à remercier E. Fortis pour la réalisation des documents photographiques.

Ce travail a été subventionné par le Fonds National de la Recherche Scientifique (subside no. 3.047-0.81). Il fait partie d'une thèse de doctorat.

## Résumé

Cette étude confirme le caractère synanthropique et planitiaire d'*A. odoratum* tétraploïde ainsi que le confinement d'*A. alpinum* diploïde aux altitudes plus élevées. La présence d'*A. alpinum* diploïde est révélée pour la première fois sur une base caryologique dans la partie centrale du Jura. *A. alpinum* tétraploïde, connu avant notre étude dans une unique station alpine, offre une aire relativement étendue et remplace le diploïde sur la frange nord-ouest des Alpes et dans le Jura méridional. La colonisation du Jura par *A. alpinum* a dû intervenir avant ou après les glaciations par le nord-est pour le diploïde et par le sud-ouest pour le tétraploïde. En revanche, *A. odoratum* a dû parvenir dans cette région à partir de la plaine et après les glaciations. La distribution d'*Anthoxanthum* est comparée avec celle d'autres complexes polyploïdes.

*Mots-clés:* Anthoxanthum – phytogéographie – caryologie – Suisse.

## Bibliographie

- Aubert D. 1965. Calotte glaciaire et morphologie jurassiennes. *Eclogae geol. Helv.* 58: 555–578.
- Becherer A. 1972. *Führer durch die Flora der Schweiz mit Berücksichtigung der Grenzgebiete.* Schwabe & Co, Basel et Stuttgart, 207 pp.
- Böcher T. 1961. Experimental and cytological studies on plant species VI. *Dactylis glomerata* and *Anthoxanthum odoratum*. *Bot. Tidsskr.* 56: 314–335.
- Borril M. 1963. Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). *Genetica* 34: 183–210.
- Favarger C. 1962. Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 3–4: 397–410.
- 1966. *Flore et végétation des Alpes.* II. étage subalpin. 2<sup>e</sup> édition revue et augmentée. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 301 pp.
- Favarger C., J.-L. Richard et M.-M. Duckert. 1959. La Camarine noire *Empetrum nigrum* et *Empetrum hermaphroditum* en Suisse. *Bull. Soc. bot. suisse* 69: 249–260.
- Favarger C. et Ph. Küpfer. 1983. Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse. Introduction, matériel et méthodes. *Bot. Helv.* 93: 3–7.
- Hedberg I. 1967. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. II. Investigations of some Swedish and a few Swiss population samples. *Symbolae Bot. Upsalien.* 18 (5): 1–88. Pl. 1–8.

- 1969. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. III. Investigations of Swiss and Austrian population samples. Svensk Bot. Tidskr. 63: 233–250, Pl. I–III.
- 1970. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. Hereditas 64: 153–176.
- Hunter A. W. S. 1934. A karyosystematic investigation in the Gramineae. Can. J. Res. 2: 213–241.
- Jones K. 1964. Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. Chromosoma 15: 248–274.
- Kattermann G. 1931. Über die Bildung polyvalenter Chromosomenverbände bei einigen Gramineen. Planta 12: 732–774.
- Küpfer Ph. 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. Thèse Neuchâtel. Boissiera 23: 1–322.
- Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 64: 1–208.
- Löve Á. 1954. Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. Vegetatio 5–6: 212–224.
- Löve Á. et D. Löve. 1948. Chromosome numbers of northern plant species. Univ. Inst. Appl. Sci., Reykjavik, Dep. Agric. Rep. ser 13(3): 1–131.
- Östergren G. 1942. Chromosome numbers in *Anthoxanthum*. Hereditas 28: 242–243.
- Östergren G. and W. K. Heneen. 1962. A squash technique for chromosome morphological studies. Hereditas, 48: 332–341.
- Parthasarathy N. 1939. Cytogenetical studies in Oryzaceae and Phalarideae. Ann. Bot. N.S. 111: 43–76.
- Rosmuz M. 1958. Cytological investigations on *Anthoxanthum alpinum* L. et L., a new species of the flora of Poland. Acta Biol. Cracov. Sér. Bot. 1: 171–184.
- Scholte G. 1977. in Löve A. IOPB chromosome number reports LVI. Taxon 26: 2–3: 257–274.
- Teppner H. 1970. Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. Österr. Bot. Z., 118: 280–292.
- Urbanska-Worytkiewicz K. and O. Wildi. 1975. Variation within *Lotus corniculatus* L. s.l. from Switzerland. I. Preliminary report on chromosome numbers and cyanogenesis. Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 43: 54–82.
- Urbanska-Worytkiewicz K. and O. Schwank. 1980. Variation within *Lotus corniculatus* L. s. l. from Switzerland. III. Microdifferentiation in *L. alpinus* (DC) Schleicher above the timberline. Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 47: 29–45.
- Welten M. et R. Sutter. 1982. Atlas de distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse. Birkhäuser, Basel, Boston et Stuttgart. 2 vol. 716 et 698 pp.

**SENSITIVITY OF THE FOUR CYTODEMES OF  
*ANTHOXANTHUM ODORATUM* L. S. LAT. (POACEAE) TO  
*PUCCINIA SARDONENSIS* GÄUMANN (UREDINALES)**

F. Felber<sup>1</sup>

*Summary*

Attempts to infect the four cytodesmes of *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) with *Puccinia sardonensis* Gäumann (Uredinales) were successful with half the individuals of *A. alpinum* A. & D. Löve (diploid and tetraploid) but not with those of *A. odoratum* s. str. (diploid and tetraploid). For each cytodeme, the sensitivity to the parasite was not dependent on the origin of the material and no correlation was established between the distribution of the rust and that of susceptible individuals. Susceptibility and resistance to *P. sardonensis* would therefore probably be long-established characteristics which originated at the time of differentiation of the two diploid taxa of *A. odoratum* s. str. and of *A. alpinum* but which preceded their respective polyploidization phases. Resistance to infection would have no adaptive value since resistant *A. odoratum* is not exposed to infection in nature and probably never has been. These results support the division of *A. odoratum* s. lat. into *A. alpinum* and *A. odoratum*.

*Résumé*

Des essais d'infection des quatre cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) par *Puccinia sardonensis* Gäumann (Uredinée) réussissent sur la moitié des individus d'*A. alpinum* A. & D. Löve (diploïde et tétraploïde) mais jamais sur ceux d'*A. odoratum* s. str. (diploïde et tétraploïde). Pour chaque cytodème, la sensibilité au parasite est indépendante de l'origine du matériel et aucune corrélation n'a été établie entre la distribution de la rouille et celle des individus sensibles. La susceptibilité et la résistance à *P. sardonensis* représenteraient donc des caractères anciens dont l'apparition serait contemporaine de la différenciation des deux taxons diploïdes d'*A. odoratum* s. str. et d'*A. alpinum* mais antérieure à leurs phases respectives de polyploïdisation. La résistance à l'infection n'aurait pas de valeur adaptative puisque *A. odoratum* résistant n'est pas exposé à l'infection dans la nature et ne l'a vraisemblablement jamais été. Ces résultats témoignent de l'indépendance taxonomique d'*A. alpinum* et d'*A. odoratum*.

*Introduction*

Reactions to a pathogenic agent may reveal genetic differentiation among collective species and, in favorable cases, facilitate the understanding of phylogenetic relations between infraspecific taxa. The case of the polyploid complex *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) is significant in this respect. Gäumann (1945) described a new species of Uredinales, *Puccinia sardonensis*, a rust with a heteroecious cycle involving two hosts: *Callianthemum coriandrifolium* Reichenb. (Ranunculaceae) for the formation of aecidiospores and *A. odoratum* s. lat. for the formation of uredo- and teleutospores. Gäumann succeeded in infecting alpine ecotypes of *Anthoxanthum* but never those from the plains. Gäumann, who found no morphological differences between the alpine and plain populations, concluded that they represent distinct biological races.

On the basis of his cytological observations, Favarger (1956, 1963) assumed that plants susceptible to *P. sardonensis* belong to the diploid cytodeme *A. alpinum* ( $2n = 10$ ), described

<sup>1</sup> Institut de Botanique, Laboratoire de Phanérogamie, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel 7, Switzerland.

Table 1. Sensitivity of the four cytodesmes of *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. to *Puccinia sardonensis* (+: infected plant. -: healthy plant).

Cytodeme or reference number	Origin	Result	Proportion of plants infected by cytodeme (%)
<i>A. alpinum</i> 2X (same origin as <i>Puccinia sardonensis</i> )			
84-1425-1	Switzerland, Saint-Gall, Pizolhütte, 2250 m (KF). <sup>a</sup>	+	55
-2	ibid.	+	
-3	ibid.	-	
-4	ibid.	+	
-5	ibid.	+	
-6	ibid.	-	
-7	ibid.	+	
-8	ibid.	-	
-9	ibid.	-	
-10	ibid.	-	
-11	ibid.	+	
<i>A. alpinum</i> 2X (other origins)			
83-1209-32	Germany, Bade-Wurtemberg, Feldberg, 1440 m (FP).	-	57
83-1397-1	France, Alpes-Maritimes, Col des Champs, 2100 m (JV).	+	
83-1214-3	France, Vosges, Hohneck, 1300 m (FP).	-	
82-1735-2	Switzerland, Grisons, Julierpass, 2280 m (FR).	+	
83-1274-2	Switzerland, Vaud, Aiguilles de Baulmes, 1540 m (F).	+	
82-1583-26	Switzerland, Vaud, Chasseron, 1500 m (F).	+	
83-1303-2	Switzerland, Vaud, Suchet, 1510 m (FK).	-	
<i>A. alpinum</i> 4X			
82-1615-3	France, Ain, la Maréchaude, 1510 m (FK).	-	50
82-1616-1	France, Ain, Reculet, 1470 m (FK).	-	
83-1171-2	France, Cantal, Puy de Bataillouze, 1680 m (FG).	+	
82-1534-31	France, Cantal, Puy Mary, 1580 m (F).	+	
83-1184-3	France, Isère, Charmant Som, 1750 m (FG).	-	
82-1535-12	France, Puy-de-Dôme, Croix-Morand, 1400 m (F).	-	
82-1538-17	France, Puy-de-Dôme, Supeyres, 1330 m (F).	+	
82-1645-2	Switzerland, Valais, Bec-du-Corbeau, 1990 m (F).	+	
82-1920-4	Switzerland, Vaud, Dôle, 1660 m (FK).	+	
83-1301-2	Switzerland, Vaud, Mont Tendre, 1670 m (FK).	-	
<i>A. odoratum</i> 2X			
83-251-12	Greece, Crete, Aghia Irini, 600 m (KM).	-	0
83-249-5	Greece, Crete, Nida, 1400 m (KM).	-	
83-250-1	Greece, Crete, Volikas, 1500 m (KM).	-	
83-1007-10	Yugoslavia, Istra, Pican, 270 m (FP).	-	
83-1007-12	ibid.	-	
82-1440-1	Yugoslavia, Istra, Porec, 110 m (FP).	-	
82-1440-2	ibid.	-	
82-1442-1	Yugoslavia, Slovenia, Grgar, 290 m (FP).	-	
83-1047-27	Yugoslavia, Slovenia, Komen, 320 m (FP).	-	
83-1047-28	ibid.	-	
<i>A. odoratum</i> 4X			
83-1172-2	France, Cantal, Puy de Bataillouze, 1300 m (FG).	-	0
83-1212-1	France, Haut-Rhin, Tête des Faux, 1130 m (FP).	-	

Table 1. Continued.

Cytodeme or reference number	Origin	Result	Proportion of plants infected by cytodeme (%)
83-1185-3	France, Savoie, Mont Revard, 1480 m (FG).	-	
82-1445-8	Italy, Friuli, Pezzeit, 610 m (FP).	-	
82-1731-3	Switzerland, Grisons, Jenins, 1020 m (FR).	-	
82-1740-4	Switzerland, Grisons, Scuol, 1550 m (FK).	-	
82-1812-1	Switzerland, Soleure, Hasenmatt, 1420 m (FK).	-	
82-1614-2	Switzerland, Vaud, Ferreyres, 625 m (F).	-	
82-1439-13	Yugoslavia, Slovenia, Golac, 605 m (FP).	-	

<sup>a</sup> Collectors (F = F. Felber; FG = F. Felber, C. and S. Giroud; FK = F. Felber and Ph. Küpfer; FP = F. Felber and J. Pfister; FR = F. Felber and M. Krähenbühl; JV = Ph. Jacot and C. Vuille; KF = Ph. Küpfer and E. Fortis; KM = Ph. Küpfer and B. de Montmollin).

by Löve and Löve (1948), and that the resistant plants correspond to the tetraploid taxon *A. odoratum* ( $2n = 20$ ). This hypothesis was quoted by Gäumann (1959). Löve (1960) saw in Gäumann's results an additional argument in favor of separating *A. alpinum* from *A. odoratum* s. lat. Nevertheless, these authors thought that the difference in sensitivity between diploid *A. alpinum* and tetraploid *A. odoratum* was the effect of polyploidization. Hedberg (1967), however, thought that without chromosome counts of plants exposed to infection no conclusions could be drawn.

Analysis of the karyotypes allowed Teppner (1970) to recognize not two but four cytodesmes for *A. odoratum* s. lat.: diploid ( $2n = 10$ ) and tetraploid ( $2n = 20$ ) *A. odoratum* s. str. and diploid ( $2n = 10$ ) and tetraploid ( $2n = 20$ ) *A. alpinum*.

Whereas the autopoloidal origin of tetraploid *A. alpinum* is not in dispute (Hedberg, 1970; Teppner, 1970), that of tetraploid *A. odoratum* is still under discussion. Böcher (1961), Borril (1963), Jones (1964) and Teppner (1970) believe that *A. odoratum* is an allotetraploid derived from a cross between *A. alpinum* and another diploid taxon. However, Hedberg (1970) suggests that *A. odoratum* could be an autotetraploid of diploid *A. alpinum* where chromosomes could have undergone structural changes.

In Europe, *A. odoratum* s. str. is essentially a species of the plains, the diploid cytodeme extending to central Mediterranean areas and the Balkans. The tetraploid taxon, favored by human activity, is widespread at low and medium altitudes. Diploid *A. alpinum* grows in northern Scandinavia and in the greater part of the central European and Italo-Balkan mountainous regions. It is replaced, always at high altitudes, on south of the Jura mountains, on the northwestern fringe of the Alps and in the Massif Central, by the tetraploid cytodeme (Hedberg, 1970; Teppner, 1970; Felber, 1986 and unpublished).

The second host, *Callianthemum coriandrifolium* has a narrower distribution. It is a plant of the alpine zone in the Alps and the Carpathians.

The presence of the parasite *Puccinia sardonensis* is reported in the occidental and central Alps as well as in the Tatra (Gäumann, 1959).

This paper repeats Gäumann's experiments (1945) but on karyologically controlled material. The reaction to infection by the rust is established for each cytodeme and the geographical distribution of parasite sensitivity is determined.

#### Material and Methods

Several individuals of *C. coriandrifolium* covered with *P. sardonensis* aecidia were collected by Ph. Küpfer and E. Fortis west of the Pizolhütte (Saint-Gall, Switzerland). Eleven

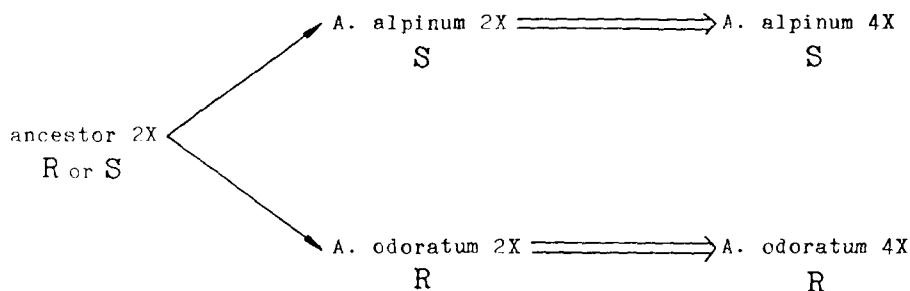


Fig. 1. Phylogenesis attempt on *A. odoratum* s. lat. in relation with the sensitivity to *P. sardonensis*. → = gradual speciation, ⇒ = autopolyploidy, R = resistant, S = susceptible.

plants of diploid *A. alpinum* were collected in the same locality. In addition, ten individuals of each cytodeme from various natural origins were used in this study (Table 1).

A priori, the optimal conditions for infection of *Anthoxanthum* by *P. sardonensis* were unknown to us. Therefore, plants of *Anthoxanthum* and of *Callianthemum* were placed in alternate rows under glass cloches or under a frame covered with plastic. The two systems assure high humidity, that of the frame, however, being slightly lower than that of the glass cloches. Infection was favored by rubbing the *Anthoxanthum* leaves with mature aecidia. The plants were observed regularly and, after two months, the uredospores and teleutospores of the rusts were determined by light microscope on the basis of the criteria laid down by Gäumann (1959).

#### Results and Discussion

For each cytodeme, the proportion of plants susceptible to *P. sardonensis* was the same, regardless of the material used for the experiment (glass cloches or frame). We have thus grouped the results in Table 1.

After two-month exposure to infection, half of the *A. alpinum* (diploid and tetraploid) individuals showed uredospores and sometimes teleutospores on the leaves. The plants of the two cytodesmes of *A. alpinum* from various localities and those of the station from which *P. sardonensis* originates were infected in the same proportion. On the other hand, none of the *A. odoratum* individuals (diploid or tetraploid) developed the fungus.

The cycle of *Puccinia sardonensis* has been described only for the alpine habitat so that culture under cover at 480 m probably does not represent optimal conditions either for the hosts or the parasite. The plants of *A. alpinum* which remained healthy more likely present a chance reaction to the experimental conditions rather than genetic resistance. However, the resistance of certain individuals of *A. alpinum* to the fungus cannot be excluded.

Other species of Uredinales, *P. coronata* Cda. or *P. graminis* Pers., for example, attack all four cytodesmes of *A. odoratum* s. lat. The resistance of *A. odoratum* s. str. to *P. sardonensis* is thus very specific.

In the Alps, *Anthoxanthum* plants susceptible to parasite infection are high-altitude plants (Gäumann, 1945) corresponding, as Favarger (1956, 1963) supposed, to *A. alpinum*. However, *A. alpinum*'s sensitivity is not limited to the diploid race, a geographical region, or the distributions of *C. coriandrifolium* and *P. sardonensis*. It was possible to infect diploid and tetraploid plants of *A. alpinum* from the Jura mountains and from the Massif Central, although the aecial host and thus the rust are absent from these regions. Likewise, resistance to the parasite is uniform throughout the range of the two cytodesmes of *A. odoratum*.

Resistance to infection would have no adaptive value since resistant *A. odoratum* is not exposed to infection in nature and probably never has been. It would be interesting,

furthermore, to infect Scandinavian plants of *A. alpinum* and Japanese individuals of *A. nipponicum* Honda. This last species ( $2n = 10$ ) is thought to be identical with *A. alpinum* (Tateoka, 1966; Hedberg, 1967; Löve and Löve, 1968).

#### Conclusions

Our results reflect a close relationship between the two cytodesmes of *A. alpinum* on one side and of *A. odoratum* on the other. Although autopolyploidy of *A. alpinum* is known, that of the diploid *A. odoratum* has never been proposed. This hypothesis seems probable to us (Fig. 1), but needs other approaches to verify it (Felber, research in progress).

Sensitivity to *P. sardonensis* is independent of the ploidy level. The observed differences would thus be contemporary with the differentiation of the two species, but would precede their respective polyploidization phases. We do not know, however, if their common ancestor was susceptible or resistant.

This paper brings a further argument in favor of splitting *A. odoratum* s. lat. into two species, but does not justify it in itself. We do not know the genetic determinism of the resistance, whereas the number of the genes involved in this phenomenon clearly influences the taxonomic value.

#### Acknowledgments

We are indebted to Prof. Ph. Küpfer for his help during the experiments and with the editing of this paper as well as to Prof. C. Favarger for his comments on the manuscript.

This research has been supported by the Swiss National Foundation for Scientific Research (Grant 3.047-81). It forms part of a doctorate thesis.

#### Literature Cited

- Böcher, T. 1961. Experimental and cytological studies on plant species VI *Dactylis glomerata* and *Anthoxanthum odoratum*. *Bot. Tidskr.* 56: 314-335.
- Borriil, M. 1963. Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). *Genetica* 34: 183-210.
- Favarger, C. 1956. A propos des "races chromosomiques." *Arch. Julius Klaus-Stiftung Vererbungs-forschung*. 31: 277-285.
- . 1963. Der zytologische Aspekt der intraspezifischen Differenzierung. *Planta Medica* 11(3): 268-277.
- Felber, F. 1986. Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes-Jura. Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse: III Poaceae, Genre *Anthoxanthum*. *Bot. Helv.* 96: 145-158.
- Gäumann, E. 1945. Zur Kenntnis einiger schweizerischen Rostpilze. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 55: 70-80.
- . 1959. Die Rostpilze Mitteleuropas. *Beitr. Kryptogamenflora Schweiz* 12.
- Hedberg, I. 1967. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. II. Investigations of some Swedish and a few Swiss population samples. *Symbolae Bot. Upsalien.* 18(5): 1-88, pls. 1-8.
- . 1970. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. *Hereditas* 64: 153-176.
- Jones, K. 1964. Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. *Chromosoma* 15: 248-274.
- Löve, A. 1960. Taxonomy and chromosomes—a reiteration. *Feddes Repertorium* 63(2): 192-202.
- and D. Löve. 1948. Chromosome numbers of northern plant species. *Univ. Inst. Appl. Sci., Reykjavik, Dep. Agric. Reports*, ser. B, 3:1-131.
- and ———. 1968. The diploid perennial *Anthoxanthum*. *Scientia Islandica*, anniv. vol. 1968: 26-30.
- Tateoka, T. 1966. Notes on *Anthoxanthum nipponicum* Honda. *Journ. Japan. Bot.* 41(3): 85-88.
- Teppner, H. 1970. Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. *Oesterr. Bot. Z.* 118: 280-292.

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

par François FELBER

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

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

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

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

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

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

the studied area would therefore have a postglacial origin.

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

•  
•

## INTRODUCTION

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

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

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

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

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

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

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

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

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

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

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

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

## RÉSULTATS

*A. alpinum* diploïde

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

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

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

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

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

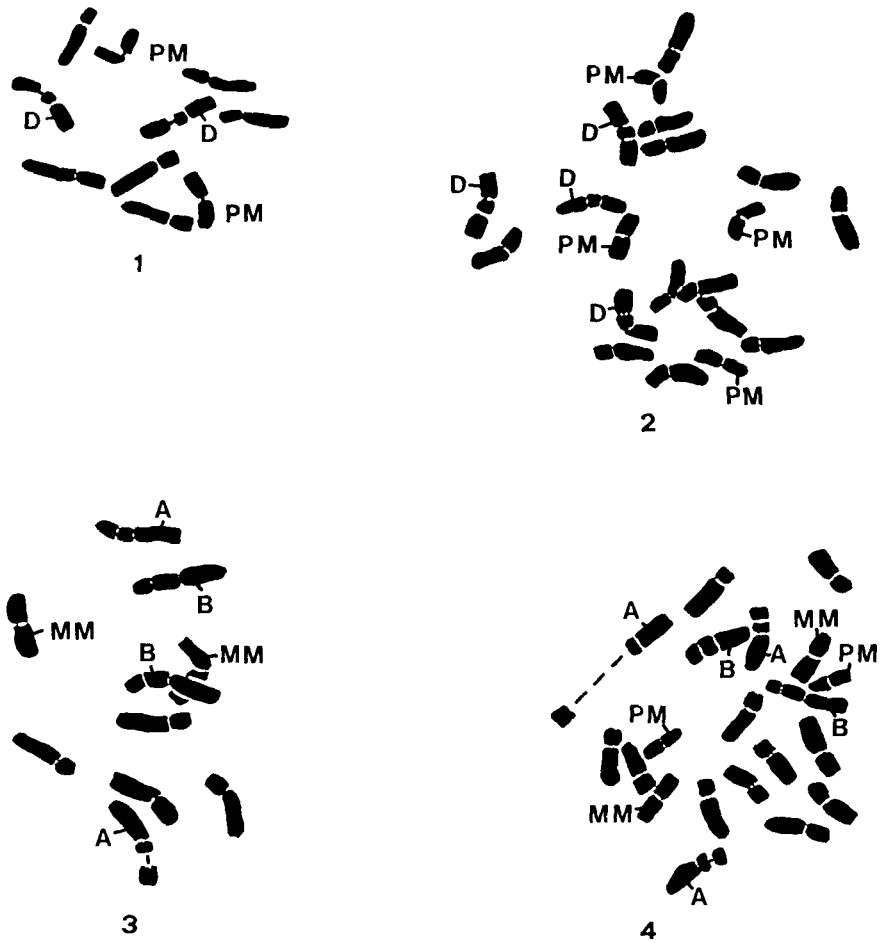


Fig. 1.— Métaphases somatiques

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

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

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

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

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

#### *A. alpinum* tétraploïde

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

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

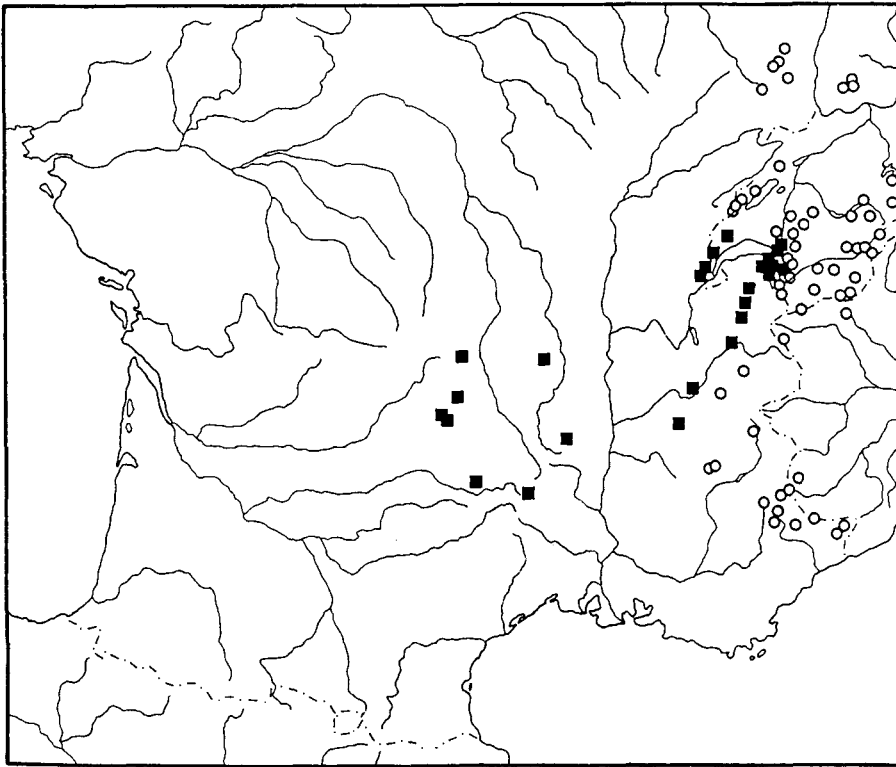


Fig. 2.— Distribution d'*A. alpinum* diploïde (○) et d'*A. alpinum* tétraploïde (■).

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

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

#### *A. odoratum* diploïde

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

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

#### *A. odoratum* tétraploïde

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

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

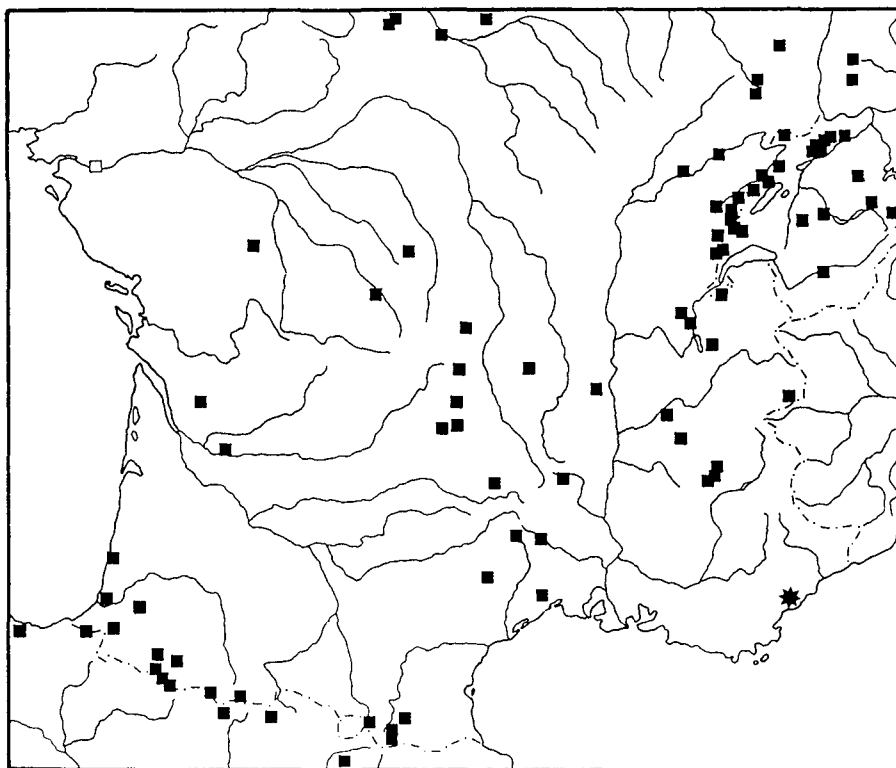


Fig. 3.— Distribution d'*A. odoratum* diploïde (★) et d'*A. odoratum* tétraploïde (■)

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

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

#### DISCUSSION

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

Toutefois, la comparaison s'arrête là, l'histoire de ces deux complexes polyploïdes étant différente de celle d'*A. alpinum*. Küpfer (l.c.) admet que les cytodèmes tétraploïdes de *B. ranunculoides* et hexaploïde de *S. doronicum* ont une origine pyrénéenne et que leur progression s'est effectuée à partir des Pyrénées vers les Alpes. Nous admettons, au contraire, en raison même de l'absence d'*A. alpinum* dans les Pyrénées, un mouvement inverse à partir de populations marginales des Alpes occidentales.

Quoi qu'il en soit, la distribution de ces trois complexes polyploïdes témoigne de l'identité taxonomique des populations du Massif Central, du Jura méridional et du Vercors. Elle révèle aussi pour *A. alpinum* et *B. ranunculoides* l'hétérogénéité des populations alpiennes d'une part et jurassiennes d'autre part. Cette distribution peut s'expliquer par des migrations de ces taxons au cours de leur histoire. Elle porte probablement l'empreinte des glaciations quaternaires.

Au Riss et au Würm, la Forêt Noire, les Vosges, les chaînes alpiennes et jurassiennes, le Massif Central ainsi que les Pyrénées centrales, étaient partiellement glacés. Certains sommets jurassiens et alpiens émergeaient de la calotte glaciaire (Merxmüller, 1952), en particulier les massifs de la Chartreuse et du Vercors, ainsi que la frange sud-ouest des Alpes (Debrand-Passard, 1984).

*A. alpinum* diploïde est probablement arrivé dans le domaine alpien avant ou pendant les glaciations quaternaires, mais n'a jamais dû atteindre les Pyrénées. En effet, si ce cytodème y était parvenu, il aurait pu y subsister jusqu'à aujourd'hui, car la chaîne pyrénéenne n'a été que partiellement glacée au Quaternaire.

Au pléniglaciaire, *A. alpinum* diploïde a pu se maintenir, voire se réfugier dans plusieurs zones de conservation de la flore, qui correspondent aux zones non glacées de la Forêt Noire, des Vosges, du Jura, des Alpes et du Massif Central.

*A. alpinum* tétraploïde offre une polyploïdie marginale par rapport à l'aire d'*A. alpinum* diploïde. Son caryotype qui réplique exactement deux fois celui du diploïde (Hedberg, 1970 ; Teppner, 1970), ainsi que son aire restreinte sont des indices d'une polyploïdisation récente, probablement quaternaire. *A. alpinum* tétraploïde est vraisemblablement né sur place, peut-être lors d'une période glaciaire, alors qu'il était localisé en marge du glacier alpien. Au cours du réchauffement subséquent, ce cytodème a pu s'étendre vers le Massif Central où son avance a dû être contenue par la progression inverse d'*A. odoratum* tétraploïde. Dans les Alpes, son extension vers le sud et l'est a dû être bloquée rapidement par *A. alpinum* diploïde, dont certaines populations s'étaient peut-être maintenues au sud du Vercors. Vers le nord, en revanche, *A. alpinum* tétraploïde a pu s'étendre considérablement sur la frange nord-ouest des Alpes et dans le Jura.

En raison de leurs exigences plus thermophiles, les deux cytodèmes d'*A. odoratum* s. str. ont vu probablement leurs aires se réduire considérablement au pléniglaciaire. Toutefois, *A. odoratum* diploïde s'est maintenu dans la partie méridionale de la France ou en Italie, alors que le tétraploïde s'est trouvé confiné dans l'ensemble des stations basses et chaudes de notre région comme, par exemple, la Péninsule Ibérique ou la France occidentale. La présence actuelle d'*A. odoratum* tétraploïde sur la majeure partie du territoire étudié serait donc d'origine postglaciaire.

#### CONCLUSIONS

Les aires d'*A. alpinum* diploïde et d'*A. alpinum* tétraploïde sont contiguës et complémentaires. Ces cytodèmes peuvent être donc considérés comme des pseudo-

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

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

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

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

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

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

#### BIBLIOGRAPHIE

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

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

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

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

**ALLEMAGNE**

- Baden-Wùrtemberg, Belchen, versant E, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1400m, 83-1208-2, 2D-2PM, FP.  
 Baden-Wùrtemberg, Feldberg, versant S, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1440m, 83-1209-2, 2D-2PM, FP.  
 Baden-Wùrtemberg, Grafenmatt, lande à *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1370m, 83-1210-2, 2D-2PM, FP.

**FRANCE**

- Alpes-Maritimes, Authion versant S-O, pelouse à *Nardus stricta* et *Trifolium alpinum*, silice, pH = 4, 1950m, 83-1121-40, 2D-2PM, KUV.  
 Alpes-Maritimes, col des Champs, versant S-E, pelouse, calcaire, pH = 6, 2100m, 83-1397-1, 2D-2PM, JV.  
 Alpes-Maritimes, lac d'Allos, 84-1299-2, 2D-2PM, KUV.  
 Alpes-Maritimes, sud du col de la Cayolle, 84-1298-2, 2D-2PM, KUV.  
 Alpes-Maritimes, Vallberg, 84-1308-2, 2D-2PM, KUV.  
 Haut-Rhin, Grand Ballon, versant O, lande à *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea* et *Calluna vulgaris*, silice, pH = 4, 1320m, 83-1215-2, 2D-2PM, FP.  
 Haut-Rhin, Tête des Faux, pessière, bord de chemin dans la forêt, à proximité de la lisière, silice, pH = 4, 1130m, 83-1213-2, 2D-2PM, FP.  
 Isère, col du Glandon, 1900m, 83-1461-3, 2D-2PM, G.  
 Savoie, col du Petit-Saint-Bernard, 2100m, 82-1100-3, 2D-2PM, PK.  
 Vosges, Ballon d'Alsace, versant E, en dessous du sommet, lande à *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*, silice, pH = 4, 1240m, 83-1216-2, 2D-2PM, F.  
 Vosges, Ballon d'Alsace, versant S, lande à *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*, silice, pH = 4, 1240m, 83-1217-2, 2D-2PM, F.  
 Vosges, Hohneck, versant O, lande à *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Calluna vulgaris* et *Nardus stricta*, silice, pH = 4, 1300m, 83-1214-2, 2D-2PM, FP.

**ITALIE**

- Cuneo, Gr. Rocciasone, col entre Chiappi et Prazzo, 1800m, 87-1142-1, 2D-2PM, J.  
 Cuneo, colle di Maddalena (col de Larche), versant N, en aval du lac, 1900m, 85-1036-1, 2D-2PM, PK.  
 Vallée d'Aoste, Valle di Gressoney, en montant au Passo di Pra Bianco, éboulis, silice, 1800m, 85-439-1, 2D-2PM, JBBER.

**SUISSE**

- Valais, Aletsch, 2280m, 86-1043-1, 2D-2PM, D.  
 Valais, Blinnental, Finsterlig, 1650m, 86-1046-1, 2D-2PM, D.  
 Valais, Chandolin, 87-522-2, 2D-2PM, PK.  
 Valais, Grand Saint-Bernard, rochers au nord du col, 86-1042-1, 2D-2PM, D.

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

## FRANCE

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

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

## FRANCE

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

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

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

**FRANCE**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ETUDE ECOLOGIQUE ET GENETIQUE D'UNE ZONE DE  
CONTACT ENTRE DEUX CYTODEMES D'*ANTHOXANTHUM*  
*ODORATUM* L. S. LAT. A CHASSERAL (BERNE, SUISSE)  
Résultats préliminaires

F. FELBER et M. GIRARD

**Summary**

Ecological and genetical study of a contact zone between two cytodesmes of *Anthoxanthum* L. s. lat. at Chasseral (Berne, Switzerland). Preliminary results.

Diploid *A. alpinum* Löve and Löve ( $2n = 10$ ) and tetraploid *A. odoratum* L. s. str. ( $2n = 20$ ) are found together in the pasture land on the northern slope of the Chasseral (Berne, Switzerland). *A. alpinum* grows near the summit in a *Seslerion*-type vegetation situated on hard limestone (Sequanian). It is replaced lower down by *A. odoratum* growing in a *Cynosurion*-type pasture-land on argovian marl. The discovery in the contact zone between the two cytodesmes of a triploid, of a diploid and of two tetraploids possessing chromosomes specific to both *A. alpinum* and *A. odoratum* shows that genetical exchange between the two taxons is possible. This is confirmed by the analysis of a morphological criterion (scabrous or smooth fertile lemma). Introgression seems to be bi-directional: from the diploid to the tetraploid and from the tetraploid to the diploid.

**Résumé**

Dans le pâturage du versant nord de Chasseral (Berne, Suisse), *A. alpinum* diploïde Löve et Löve ( $2n = 10$ ) et *A. odoratum* L. s. str. tétraploïde ( $2n = 20$ ) se côtoient. *A. alpinum* croît près du sommet dans une végétation s'apparentant au *Seslerion* et située sur du calcaire dur (Séquanien). Il est remplacé plus bas par *A. odoratum*, poussant dans un pâturage relevant du *Cynosurion*, sur des marnes argoviennes. La découverte dans la zone de contact entre les deux cytodèmes, d'un triplôïde, d'un diploïde et de deux tétraploïdes possédant à la fois des chromosomes spécifiques à *A. alpinum* et *A. odoratum* démontre qu'un échange génétique entre les deux taxons est possible. L'analyse d'un critère morphologique (lemme fertile scabre ou lisse) le confirme. L'introgression semble être bidirectionnelle: du diploïde vers le tétraploïde et du tétraploïde vers le diploïde.

**Introduction**

Le massif de Chasseral domine le Jura septentrional et culmine à 1 610 mètres. Dans le pâturage du versant nord, deux cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. se côtoient: *A. alpinum* Löve et Löve diploïde ( $2n = 10$ ) et *A. odoratum* L. s. str. tétraploïde ( $2n = 20$ ). *A. alpinum* et *A. odoratum* voisinent relativement fréquemment dans la nature. Toutefois, les zones de contact entre ces cytodèmes résultent toujours de l'activité humaine, tout au moins dans les régions où nous les avons observées (Jura, Alpes, Massif Central). En effet, avant le défrichement pour l'extension des surfaces pâturées, la forêt séparait l'habitat d'*A. alpinum* (cytodème d'altitude) de celui d'*A. odoratum* (cytodème de plaine). La cohabitation des deux cytodèmes existe souvent depuis plusieurs siècles ou même davantage.

*A. odoratum* tétraploïde est un autopolyploïde qui ne dérive vraisemblablement pas d'*A. alpinum* diploïde, mais qui est issu d'un autre taxon à  $2n = 10$  chromosomes: *A. odoratum* diploïde. Les deux taxons diploïdes se sont probablement différenciés par

spéciation graduelle, antérieurement à la phase de polyploïdisation d'*A. odoratum* (Felber, non publié). Les *A. alpinum* diploïdes et *A. odoratum* tétraploïdes de Chasseral représentent deux taxons dont l'isolement génétique résulte à la fois de la spéciation et de la polyploïdie.

Ces deux taxons diffèrent non seulement par leur valence chromosomique, mais également par des caractères qualitatifs caryologiques et morphologiques. En effet, leur caryotype présente des chromosomes à constriction secondaire et des chromosomes métacentriques spécifiques, alors que par la morphologie, *A. alpinum* se reconnaît à sa lemme fertile scabre, tandis que celle d'*A. odoratum* est lisse.

Dans ce travail, nous nous sommes proposés d'abord de préciser la distribution des deux cytodèmes sur l'ensemble du versant et de la comparer avec les cartes géologique (Guélat, 1983) et phytosociologique (Girard, non publié). Puis, nous avons étudié en détail un transect où la répartition des *Anthoxanthum* a été notée et des relevés de végétation ainsi que des analyses pédologiques ont été effectués. Enfin, les plantes d'une parcelle de la zone de contact entre les deux cytodèmes ont été analysées des points de vue caryologique et morphologique afin de tenter de révéler des hybridations et une introgression entre les deux taxons. La présence de "marqueurs" caryologiques et morphologiques chez *Anthoxanthum* en fait, a priori, un matériel favorable pour ce type d'étude.

Dans l'espèce collective *A. odoratum* s. lat., des plantes triploïdes ou présentant un caryotype intermédiaire entre ceux d'*A. alpinum* et d'*A. odoratum* s. str. ont été décrites et proviennent en partie de populations mixtes (Hedberg 1967, 1969 et 1970). Cependant notre étude constitue la première approche détaillée de l'écologie et de la génétique de populations contiguës des deux taxons.

## Matériel et méthodes

### Distribution sur l'ensemble du versant (fig. 1)

Trois transects ont été effectués. Pour chacun d'eux, trois épis appartenant à des plantes différentes ont été récoltés tous les dix mètres de dénivellation. Pour chaque épi, la présence d'une lemme fertile lisse ou scabre a été notée.

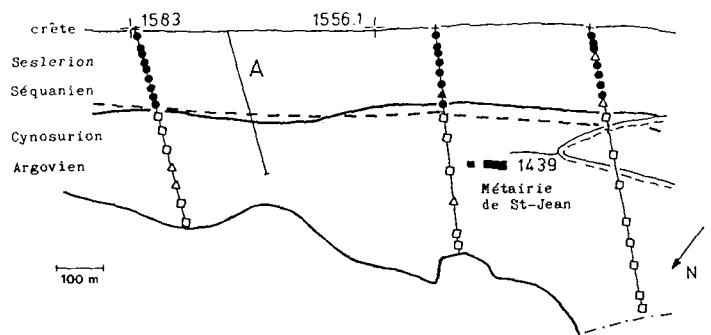


Figure 1: Distribution des *Anthoxanthum* sur l'ensemble du versant et comparaison avec les données géologiques (Guélat, 1983) et phytosociologiques (Girard, non publié). Chaque symbole résume l'examen de trois individus: ● = trois *A. alpinum*, ▲ = deux *A. alpinum* et un *A. odoratum*, △ = un *A. alpinum* et 2. *A. odoratum*, □ = trois *A. odoratum*, + = aucun *Anthoxanthum*, — = limite géologique, - - - - = limite phytosociologique. Emplacement du transect A (cf. ci-dessous).

Etude phytosociologique et écologique du transect A

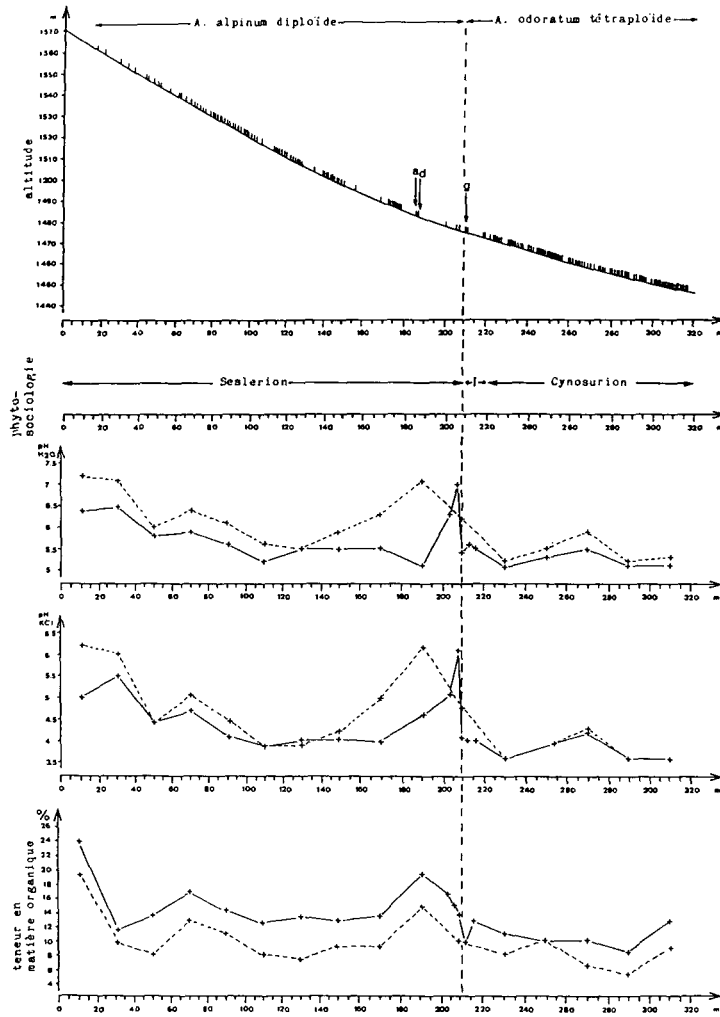


Figure 2: Distribution des *Anthoxanthum* sur le transect A et comparaison avec les données phytosociologiques et pédologiques (pH H<sub>2</sub>O, pH KCl, teneur en matière organique). a, d et g sont des plantes dont le caryotype spécial est décrit ci-dessous. | = individu d'*Anthoxanthum*. Valeurs des analyses entre, respectivement, deux et huit centimètres de profondeur (—), et entre huit et quinze centimètres (----).

Tous les *Anthoxanthum* fleuris ont été récoltés le long d'un transect de 320 mètres (figure 2). La morphologie de tous les individus a été déterminée par l'examen de trois lemmes fertiles. Le caryotype des plantes situées entre 160 et 235 mètres a été établi. Les analyses cytologiques ont été réalisées sur des méristèmes racinaires par l'examen d'une dizaine de métaphases appartenant à trois racines au moins. Les caryotypes ont été établis en tenant compte du nombre et de la morphologie des chromosomes à constriction secondaire ainsi que du nombre et de la taille des chromosomes métacentriques. Des caryotypes typiques d'*A. alpinum* et d'*A. odoratum* sont présentés sur les figures 3 et 4. A, B et D désignent les chromosomes à constriction secondaire; GM (non représenté), MM et PM désignent respectivement des chromosomes métacentriques de grande, moyenne et petite taille. *A. alpinum* présente un caryotype stable (2D + 2PM), mais celui d'*A. odoratum* varie. En effet, ce dernier possède 2B ou 2GM, 1 à 4A, 2MM et 2PM. Le cytoplasme du pollen a été observé après coloration selon Hrisi et Müntzing (1960).

Des relevés de végétation ont été effectués sur des mailles de cinq mètres sur vingt centimètres. Seule la présence des espèces a été notée, sans tenir compte de l'abondance. Des échantillons de sol ont été prélevés tous les vingt mètres (tous les trois mètres entre 204 et 216 mètres) de deux à huit et de huit à quinze centimètres de profondeur.

Deux mesures de pH ont été effectuées: l'échantillon de sol frais a été mélangé soit à de l'eau distillée (pH H<sub>2</sub>O), soit à du KCl 1N (pH KCl), dans le rapport volumique de 1: 2,5. La mesure a été réalisée à l'aide d'un pH-mètre à électrode. La valeur du pH H<sub>2</sub>O représente l'acidité active du sol. Celle du pH KCl représente l'acidité potentielle, les ions K<sup>+</sup> se substituant aux ions H<sup>+</sup> du complexe absorbant du sol, lesquels passent dans la solution (Soltner, 1981). L'acidité active est influencée par les conditions climatiques régnant au moment de l'échantillonnage (p. ex. teneur en eau du sol). En revanche l'acidité potentielle est plus constante, parce qu'elle dépend surtout du complexe absorbant.

Le taux de matière organique a été calculé à partir de la perte au feu (Ball, 1964), en tenant compte des corrections de Howard (1964).

#### Etude d'une parcelle située dans la zone de contact

Tous les *Anthoxanthum* fleuris ont été prélevés sur une parcelle de quinze mètres sur quatre, entre 203 et 218 mètres, puis cultivés en jardin expérimental.

La morphologie et le caryotype des plantes ont été analysés. La forte mortalité durant l'hiver 1985-1986 a empêché de déterminer 40% des caryotypes.

## Résultats et discussion

### Distribution sur l'ensemble du versant (fig. 1)

*A. alpinum* croît de préférence en haut du versant, dans une végétation s'apparentant au *Seslerion* (gazon alpin et pseudoalpin sur calcaire) située sur du calcaire dur du Séquanien. Il est remplacé plus bas par *A. odoratum*, poussant dans un pâturage relevant du *Cynosurion*, sur des marnes argoviennes. La limite des deux taxons correspond bien aux frontières géologique et phytosociologique.

### Etude phytosociologique et écologique du transect A (fig. 2)

Une analyse factorielle des correspondances nous a permis de répartir les relevés de végétation en trois groupes. Le premier comprend les relevés réalisés entre 0 et 210 mètres; il s'apparente au *Seslerion*. Le troisième, qui s'étend de 220 à 320 mètres, se rattache au *Cynosurion*. De 210 à 220 mètres, la végétation est intermédiaire entre celle des deux autres groupes.

Les deux pH et le taux de matière organique ont des valeurs, en moyenne, plus élevées dans la partie supérieure du transect que dans la partie inférieure. De plus, on observe un maximum pour les trois paramètres écologiques entre 190 et 210 mètres. Cette discontinuité correspond à une zone d'accumulation de blocs provenant du haut du versant et sur laquelle s'est formé le sol actuel (éboulis stabilisé enfoui).

*A. alpinum* est noté de 0 à 210 mètres et *A. odoratum* de 210 à 320 mètres. Ils s'excluent l'un l'autre.

*A. alpinum* pousse dans le *Seslerion*, où les pH et le taux de matière organique sont relativement élevés, alors qu'*A. odoratum* croît dans le *Cynosurion* où ces valeurs sont plus basses. Ces résultats confirment ceux relatifs à l'ensemble du versant. La transition entre les deux cytotèmes d'*Anthoxanthum* se situe entre le *Seslerion* et la végétation intermédiaire, et correspond à une brusque chute des valeurs des paramètres écologiques mesurés dans l'horizon de surface.

#### Etude d'une parcelle située dans la zone de contact

Si la plupart des données cytologiques et morphologiques sont conformes à la définition de l'une et de l'autre espèce (fig. 3 et 4), un triploïde ( $2n = 15$ ) et plusieurs caryotypes spéciaux diploïdes, tétraploïdes et aneuploïdes ont pu être dénombrés (tableau I, fig.5-9). Quelques individus à morphologie aberrante ont été également recensés (tableau II).

Tableau I: Caryotypes spéciaux

Individu	Nombre Chromosomique	Caryotype	Morphologie de trois lemmes fertiles	% de pollen bien conformé
a	9 + 2B	1D + 1 long acrocentrique + 2 PM + 2 chr accessoires métacentriques	1 lisse + 2 légèrement scabres	-
b	10	1D + 1X + 1PM	1 lisse + 2 légèrement scabres	94
c	10	2D + 1MM + 1PM	3 scabres	-
d	10	1D + 1Y + 3PM	3 scabres	29
e	15	1A + 1B + 1-2D + 2PM	3 scabres	17
f	20	5A + 2B + 1Y + 3MM + 2PM	3 lisses	86
g	20	2A + 2B + 1D + 2MM + 2PM	3 lisses	78
h	20	1A + 1B + 1D + 1PM	3 lisses	83
i	21	2A + 2B + 1B' + 2MM + 2PM	2 lisses + 1 légèrement scabre	-

Tableau II: Morphologie aberrante

Individu	Nombre Chromosomique	Caryotype	Morphologie de trois lemmes fertiles	% de pollen bien conformé
1	10	2D + 2PM	2 lisses + 1 légèrement scabre	88
2	20	2A + 2B + 2MM + 2PM	2 lisses + 1 légèrement scabre	76
3	20	2A + 2B + 2MM + 2PM	2 lisses + 1 légèrement scabre sur le bord de la lemme	19
4	20	2A + 2B + 2MM + 2PM	3 scabres	91



Figure 3: Métaphase somatique d'*A. alpinum* diploïde.

Figure 4: Métaphase somatique d'*A. odoratum* tétraploïde.

Figure 5: Métaphase somatique de l'individu a.

Figure 6: Métaphase somatique de l'individu c.

Figure 7: Métaphase somatique de l'individu g.

Figure 8: Métaphase somatique de l'individu b.

Figure 9: Métaphase somatique de l'individu d.

(acr est un chromosome acrocentrique; B-ch est un chromosome accessoire; A, B, D, X, Y sont des chromosomes à constriction secondaire; MM et PM sont, respectivement, des chromosomes métacentriques de moyenne et petite taille; SAT est un chromosome à satellite).

La présence d'un triploïde (tableau I, individu e), démontre que les deux taxons peuvent s'hybrider. Sa fertilité, estimée d'après l'aspect du cytoplasme pollinique, paraît faible (14%).

Deux des caryotypes spéciaux correspondent à des aneuploïdes, soit les individus a (fig. 5), et i. "i" possède un chromosome à constriction secondaire (B') dont la morphologie est proche de celle de B, mais dont le segment intercalaire est plus grand. Certains peuvent résulter de changements structuraux des chromosomes [individus b (fig. 8), d (fig. 9), f]. Leurs chromosomes à constriction secondaire de type X et Y n'ont jamais été décrits. Les autres individus, tant diploïde que tétraploïdes, sont imputables à une introgression entre les cytodèmes [individus c (fig. 6), g (fig. 7), h]. L'introgression entre les deux taxons semble bidirectionnelle: du diploïde vers le tétraploïde et du tétraploïde vers le diploïde.

Les lemnes fertiles particulières des plantes 1, 2 et 3 (tableau II) peuvent révéler une introgression entre les deux taxons. Les lemnes fertiles scabres de la plante 4, dont le caryotype est normal, démontrent sans ambiguïté l'introgression de ce caractère morphologique propre à *A. alpinum* chez *A. odoratum*.

Le pollen bien conformé des individus aux caryotypes intermédiaires témoigne sans doute de leur fertilité, laquelle est indispensable à l'échange de gènes entre deux cytodèmes.

### Conclusions

Les deux cytodèmes d'*Anthoxanthum* ont des exigences écologiques différentes. Ils peuvent s'hybrider au niveau de leur zone de contact et une introgression bidirectionnelle semble exister entre les deux taxons. Ces résultats démontrent aussi qu'*A. alpinum* et *A. odoratum* ont conservé des génomes voisins, bien qu'ils diffèrent au triple point de vue phytogéographique, biosystématique et écologique (Felber, travaux en cours). D'autres exemples d'études génétique et écologique de populations contiguës sont rapportés par Grant (1981) ainsi que Barton et Hewitt (1985). Cependant peu d'entre eux concernent des espèces différant par leur valence chromosomique.

**Remerciements.** Nous remercions le Prof. Ph. Küpfer et le Dr. J.-M. Gobat de leur aide pour la conception et la rédaction de ce travail.

Nous sommes très reconnaissants à l'Inspection de la protection de la nature du Canton de Berne et à l'Association du Parc Jurassien de la Combe-Grède / Chasseral de nous avoir autorisés à effectuer cette recherche.

Ce travail a été subventionné par le Fonds National de la Recherche Scientifique (subside n° 3.047.81).

### Références

- Ball D.F., 1964. Loss-on-ignition as an estimate of organic matter and organic carbon in non calcareous soils. *J. of Soil Science* 15: 84-92.
- Barton N.H. and Hewitt C.M., 1985. Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 113-148.
- Grant V., 1981. *Plant speciation*. Columbia University Press, New York, 563 pp.
- Guélat M., 1983. Géologie de la Combe-Grède et environs (Jura suisse). Travail de diplôme, non publié, Uni. de Neuchâtel, Suisse, 69 p., fig., carte.
- Hedberg I., 1967. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. II. Investigations of some Swedish and a few Swiss population samples. *Symbolae Bot. Upsalien*, 18 (5): 1-88. Pl. 1-8.
- Hedberg I., 1969. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. III. Investigations of Swiss and Austrian population samples. *Svensk Bot. Tidskr.* 63: 233-250, Pl. 1-III.
- Hedberg I., 1970. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. *Hereditas* 64: 153-176.

- Howard P.J.A., 1964. The carbon-organic matter factor in various soil types. *Oikos* 15 (2): 229-236.
- Hrishi N.J. and Müntzing A., 1960. Structural heterozygosity in *Secale Kuprijanovii*. *Hereditas* 46: 745-752.
- Soltner D., 1981. Les bases de la production végétale. Tome I. Sciences et techniques agricoles, Angers, 455 p.

**François FELBER et M. GIRARD**  
Université de Neuchâtel  
Institut de Botanique  
Chantemerle 22  
CH-2000 NEUCHÂTEL (Suisse)

## Potentialités androgénétiques des quatre cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat.

François Felber et Philippe Jacot

Institut de Botanique, Laboratoire de Phanérogamie, Chantemerle 22, CH-2000 Neuchâtel 7

Manuscrit accepté le 8 décembre 1986

### Abstract

Felber F. and Jacot Ph. 1987. Androgenetic potentialities of the four *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. cytodemes. Bot. Helv. 97: 53–60.

Anther culture was carried out for some natural *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) populations, corresponding to four cytodemes and two degrees of ploidy. Cytological observation of the early stages of development showed that several androgenetic patterns are possible. Albino callus were obtained for each cytodeme as well as on all media tested [MS (Murashige and Skoog 1962), N (Nitsch and Nitsch 1969), Potato-2 medium (Chuang et al. 1978), Wh (White 1943)]. The proportion of anthers showing a growth response (between 0 and 2.7%) depends on the culture medium and the population. Significant rhizogenesis was obtained, and in only one case a chlorotic plantlet developed. By karyological observation of several callus originating from tetraploid cytodemes it was possible to establish dihaploid, tetraploid and in one case aneuploid chromosome counts.

*Key-words:* androgenesis – anther culture – *Anthoxanthum* – natural populations.

### Introduction

Jusqu'ici, la culture d'anthers a été essentiellement utilisée sur des plantes cultivées (Chu 1982). Pourtant, cette technique appliquée à des complexes polyploïdes spontanés permettrait, en particulier, d'estimer la variabilité des potentialités androgénétiques des différents taxons d'une même espèce collective.

A cet égard, *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat., la Flouve odorante (Poaceae), représente un matériel favorable. Cette espèce eurasiatique, devenue synanthropique, comprend quatre cytodèmes correspondant à deux degrés de polyploïdie: *A. odoratum* s. str. diploïde ( $2n = 10$ ) et tétraploïde ( $2n = 20$ ) d'une part, et *A. alpinum* Löve et Löve diploïde ( $2n = 10$ ) et tétraploïde ( $2n = 20$ ) d'autre part. Les cytodèmes isoploïdes se distinguent entre autre par la morphologie des chromosomes à constriction secondaire (Teppner 1970). Enfin, pour *A. odoratum* tétraploïde, Qureshi et al. (1981) ont obtenu des cals à partir de fragments somatiques.

Dans ce travail nous présentons les résultats obtenus par culture *in vitro* d'anthers pour les quatre cytodèmes de ce complexe polyploïde.

<sup>1</sup>cytodème = groupe d'individus caractérisé par un caryotype particulier

### Matériel et méthodes

Le matériel (tableaux 2 et 3) a été récolté dans la nature et cultivé en jardin expérimental. Il comprend des plantes des quatre cytodèmes d'*A. odoratum* L. s. lat. et des intermédiaires naturels *A. odoratum* tétraploïde  $\times$  *A. alpinum* tétraploïde (Felber, non publié).

Au cours de deux années successives (1984 et 1985), les inflorescences de 3 à 16 individus par population sont récoltées lors de l'apparition des premiers stigmates puis prétraitées à 4 °C pendant 72 heures (Nitsch et Nitsch 1970). Ce stade correspond pour beaucoup d'étamines au début de la première mitose pollinique.

Les épillets sont détachés de la panicule puis désinfectés à l'hypochlorite de Calcium (2%, 10 min.) et lavés deux fois à l'eau désionisée stérile. Les étamines sont disposées sur quatre milieux standards (tableaux 1 et 3) dans des boîtes de Pétri stériles (8,5 centimètres de diamètre) à raison de 120 étamines par boîte. Les milieux sont additionnés de saccharose (2, 3 ou 10%) et d'agar (Difco Noble Agar 0.8%), ajustés à pH = 5,8, et autoclavés (1 kg/cm<sup>2</sup> pendant 20 min.). Les cytokinines et les auxines (tableaux 1 et 3) sont ajoutées par filtration.

Après la mise en culture, les boîtes de Pétri sont incubées à l'obscurité à 26 °C.

Après une semaine, une centaine d'anthères prélevées au hasard sur les quatre milieux sont fixées au Carnoy (acide acétique: alcool absolu 1 : 3) puis colorées au réactif de Schiff (Oestergren et Heneen 1962) pour déterminer leur stade de développement.

Après six semaines, les cals sont repiqués sur un milieu de différenciation (diminution de la teneur en saccharose à 1% et de la concentration des hormones d'un facteur dix) pour induire l'organogénèse, puis placés dans une chambre de culture [lumière 15 heures (25 °C), obscurité 9 heures (20 °C)].

En 1984, les boîtes dont au moins une des étamines offre des cals sont notées. En 1985, les anthères ayant réagi sont dénombrées et suivies individuellement. Les racines formées sont fixées et colorées (Östergren et Heneen 1962) pour établir leur nombre chromosomique.

### Résultats et discussion

Une semaine après la mise en culture, moins de 1% des microspores sont encore chromophiles. La plupart des survivants ont alors un, deux ou trois noyaux (un noyau végétatif et deux noyaux reproducteurs) qui correspondent aux stades normaux du développement.

Quelques grains de pollen présentent des divisions surnuméraires démontrant le début de l'androgénèse. Ainsi, nous avons observé des microspores à deux noyaux reproducteurs et un noyau végétatif en division (Fig. 1), plusieurs à 4 (Fig. 2), 7 ou 9 noyaux (Fig. 3) et même un grain de pollen à plus de 10 noyaux.

L'existence de microspores à 4 noyaux identiques (Fig. 2) implique une première division symétrique. Cependant l'observation de noyaux différenciés en division (Fig. 1 et 4) montre qu'un développement est aussi possible après une première division asymétrique, équivalent à la première mitose pollinique.

Après six semaines, les premiers cals apparaissent (Fig. 5 et 6). Dans un seul cas (population de Pezzeit cultivée sur MS K6D6 en 1984), une embryogénèse apparemment directe (Fig. 7) a permis le développement d'une plantule chlorotique.

Au cours de l'année 1984 (tableaux 1 et 2), plus de cals ont été formés sur MS, P2 et Wh que sur N. Les résultats varient également en fonction de la combinaison hormonale et des génotypes de la population. La présence de cytokinine ne semble pas indispensable, le milieu Wh D7 ayant également produit des cals. La méthode utilisée, recensement des boîtes présentant des cals ne permet pas d'analyses détaillées.

En 1985 (tableau 3) deux milieux de culture ont été choisis: P2, le meilleur en 1984, et MS, sur lequel s'est développé la plantule. Deux combinaisons hormonales ont été testées: K7D6, pour ses bons résultats en 1984, et BA6D6NAA6, une nouvelle composition. Deux concentrations de saccharose 3% pour MS et 10% pour P2) ont été choisies en plus de celle utilisée en 1984. Dans la mesure du possible, les populations offrant de bons résultats en 1984 ont été reprises en 1985 et complétées par de nouvelles provenances.

En 1985, les meilleurs rendements (proportion d'anthers présentant des cals) ont été obtenus sur MS (jusqu'à 2,7%). Ils dépendent de la teneur en saccharose mais peu des combinaisons hormonales. En effet, le rendement de MS 2% est significativement différent de celui de MS 3% (au seuil de 5%). En revanche, le rendement de MS 2% K7D6 n'est pas significativement différent de celui de MS 2% BA6D6NAA6.

Sur P2, des cals ont été produits dans une seule situation alors que ce milieu a offert de bons résultats en 1984. L'irrégularité de P2 d'une année à l'autre peut être expliquée par la variabilité de l'extrait naturel.

Le rendement androgénétique par population est compris entre 0 et 0,8%. Il varie d'une population à l'autre pour un même cytodème (*A. alpinum* tétraploïde). Les bons résultats obtenus sur le matériel de Pezzet en 1984 sont confirmés en 1985. En revanche, les résultats différant d'une année à l'autre (par exemple Pican qui a produit des cals sur MS en 1985 mais pas en 1984) tiennent peut-être à la petite taille des échantillons. De façon générale, les résultats des deux années d'expérimentation suggèrent que le rendement androgénétique dépendrait plus des génotypes de la population que de l'appartenance à un cytodème ou à un degré de polyploïdie particulier.

Malgré plusieurs semaines de développement à la lumière, aucun cal chlorophyllien n'a été observé. L'albinisme des structures androgénétiques est un phénomène fréquent chez les Graminées (Pagniez et Demarly 1979) et plusieurs hypothèses ont été formulées (Sun et al. 1979, Sunderland et Huang 1985).

Tableau 1. Résultats de l'année 1984; nombre de boîtes dont au moins une anthere a réagi, en fonction des milieux et des mélanges hormonaux

Milieux	K7D7 <sup>a</sup>	K7D6	K6D7	K6D6	D7	Totaux par milieu
MS 2% <sup>b</sup>	1 (8) <sup>c</sup>	3 (10)	1 (9)	2 (8)	—	7 (35)
N 2%	2 (7)	1 (10)	0 (11)	0 (10)	—	3 (38)
P2 2%	3 (10)	3 (12)	4 (11)	0 (9)	—	10 (42)
Wh 2%	—	2 (7)	2 (9)	0 (11)	3 (8)	7 (35)
Totaux par mélange hormonal	6 (25)	9 (39)	7 (40)	2 (38)	3 (8)	27 (150)

<sup>a</sup> Mélange hormonal; K = kinétine (6-furfuryl-aminopurine), D = Acide dichlorophenoxy-2,4-acétique, 7 = 10<sup>-7</sup> M, 6 = 10<sup>-6</sup> M.

<sup>b</sup> Milieu de culture; MS = Murashige et Skoog (1962), P2 = Potato-2 medium de Chuang et al. (1978), Wh = White (1943), N = Nitsch et Nitsch (1969), 2% = teneur en saccharose.

<sup>c</sup> 1 (8); 1 = nombre de boîtes dont au moins une anthere a réagi, (8) = nombre de boîtes inoculées.

Tableau 2. Résultats de l'année 1984; nombre de boîtes dont au moins une anthère a réagi, en fonction des populations et des milieux (sans tenir compte des mélanges hormonaux)

Cytodèmes	Populations	MS 2%	N 2%	P2 2%	Wh 2%	Totaux par population
<i>A. alpinum</i> 2x	Grand Chavalard (CH), 82-1590*	-	0 (4)	-	-	0 (4)
	Hohneck (F), 83-1214	1 (6)	1 (7)	1 (5)	0 (6)	3 (24)
<i>A. alpinum</i> 4x	Croix-Morand (F), 82-1535	0 (4)	-	0 (3)	4 (7)	4 (14)
	Morgins (CH), 83-746	1 (5)	0 (2)	2 (4)	0 (1)	3 (12)
	Reculet (F), 83-747	0 (1)	0 (3)	-	-	0 (4)
	Supeyres (F), 82-1538	1 (3)	-	0 (10)	0 (1)	1 (14)
<i>A. odoratum</i> 2x	Nida (GR), 82-1101	-	-	0 (5)	-	0 (5)
	Pican (YU), 83-1007	0 (4)	0 (5)	0 (1)	1 (4)	1 (14)
<i>A. odoratum</i> 4x	Ambert (F), 83-1120	1 (4)	-	-	-	1 (4)
	Escandorgue (F), 83-1117	-	0 (4)	-	-	0 (4)
	Jénins (CH), 82-1731	-	1 (4)	-	0 (4)	1 (8)
	Pezzeit (YU), 82-1445	3 (4)	-	3 (10)	0 (4)	6 (18)
	Puechagut (F), 83-1118	0 (3)	0 (4)	1 (1)	0 (3)	1 (11)
	Avigliana (I), 82-597	0 (1)	0 (1)	-	-	0 (2)
<i>A. odoratum</i> 4x x <i>A. alpinum</i> 4x	Lozère (F), 82-1533	-	1 (4)	3 (3)	2 (5)	6 (12)
Totaux par milieu		7 (35)	3 (38)	10 (42)	7 (35)	27 (150)

\* Population; Grand Chavalard = lieu, CH = pays (CH = Suisse, YU = Yougoslavie, F = France, GR = Grèce), 82-1590 = numéro de culture de la population.

Tableau 3. Résultats de l'année 1985: proportion d'anthers présentant des cals en fonction des populations et des milieux

Cytodèmes	Populations	MS 2%		MS 3%		P2 2%		P2 10%		Rendements par population
		K7D6	BA6D6NAA6*	K7D6	BA6D6NAA6*	K7D6	BA6D6NAA6*	K7D6	BA6D6NAA6*	
<i>A. alpinum</i> 2x	Chasseron (CH), 82-1583	0 (1) <sup>b</sup>	0 (1)	0 (1)	0 (1)	0 (1)	0 (1)	0 (1)	0 (1)	0 (6)
<i>A. alpinum</i> 4x	Charmant Som (F), 83-1184	0,8 (1)	-	0 (1)	0 (1)	-	0 (1)	0 (1)	0 (1)	0,2 (4)
	Croix-Morand (F), 82-1535	0 (1)	0,8 (1)	-	0 (1)	0 (1)	0 (1)	-	0 (1)	0,2 (4)
	Puy Mary (F), 82-1534	0 (2)	0 (2)	0 (2)	0 (2)	0 (2)	0 (2)	0 (2)	0 (2)	0 (12)
<i>A. odoratum</i> 2x	Pican (YU), 83 = 1007	1,0 (4)	0,4 (4)	0 (2)	0 (4)	0 (4)	0 (4)	0 (2)	0 (2)	0,3 (20)
<i>A. odoratum</i> 4x	Pezzeit (YU), 82-1445	2,7 (3)	1,3 (4)	0,4 (2)	0 (4)	0 (4)	0 (4)	0,4 (2)	0 (4)	0,8 (19)
<i>A. odoratum</i> 4x x <i>A. alpinum</i> 4x	Lozère (F), 82-1533	0,6 (3)	0,6 (3)	0 (1)	0 (3)	0 (3)	0 (3)	0 (1)	0 (1)	0,2 (14)
Rendements par milieu		1,0 (15)	0,6 (15)	0,1 (9)	0 (16)	0 (15)	0 (15)	0,1 (9)	0,3 (79) <sup>c</sup>	

\* Mélange hormonal: BA = N<sub>6</sub>-Benzyl-adénine, NAA = acide 1-naphthylacétique.

<sup>b</sup> 0 (1) = 0 proportion d'anthers ayant réagi (rendement) en %. (1): nombre de boîtes inoculées.

<sup>c</sup> Rendement global.

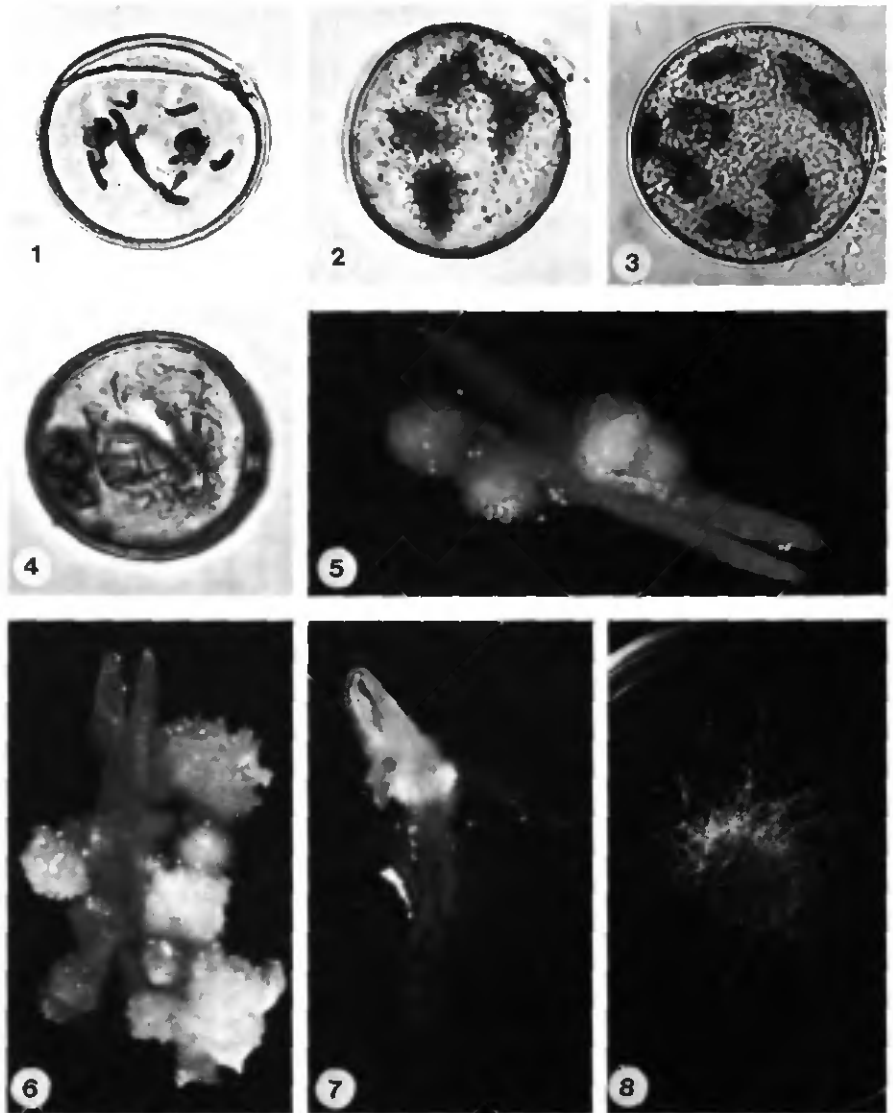


Fig. 1. Microspore à deux noyaux reproducteurs et un noyau végétatif en division.  $\times 900$ .  
 Fig. 2. Microspore à quatre noyaux identiques.  $\times 900$ . Fig. 3. Microspore à neuf noyaux.  $\times 900$ .  
 Fig. 4. Microspore à deux noyaux différenciés en prophase.  $\times 900$ . Fig. 5. Etamine avec quatre  
 cals dont deux bien individualisés.  $\times 14$ . Fig. 6. Etamine avec de nombreuses structures andro-  
 génétiques.  $\times 14$ . Fig. 7. Début du développement de la plantule; ébauche des systèmes racinaire  
 et foliaire.  $\times 18$ . Fig. 8. Cal sur milieu de différenciation présentant une rhizogenèse impor-  
 tante.  $\times 0,7$

Tableau 4. Résultats des comptages chromosomiques des cals (1985) en fonction des populations et des milieux

Cytodèmes	Populations	MS 2% K7D6	MS 2% BA6D6NAA6
<i>A. alpinum</i> 4x	Croix-Morand (F), 82-1535	2n = 10	
<i>A. odoratum</i> 2x	Pican (YU), 83-1007	2n = 10	
<i>A. odoratum</i> 4x	Pezzeit (YU), 82-1445	2n = 10 et 20	2n = 10, 11 et 20
<i>A. odoratum</i> 4x	Lozère (F), 82-1533	2n = 20	2n = 20
× <i>A. alpinum</i> 4x			

La diminution de la teneur en saccharose et en hormones a induit une rhizogenèse importante (Fig. 8).

Pour les cytodèmes diploïdes, un seul comptage a pu être effectué sur des méristèmes racinaires (tableau 4). Il correspond au nombre somatique ( $2n = 10$ ). Son origine reste indéterminée: gamète réduit suivi d'endomitose, gamète non réduit ou cellule somatique de l'anthere.

Pour les cytodèmes tétraploïdes, les comptages ont permis d'établir des nombres tétraploïdes, dihaploïdes et aneuploïde. Les mêmes hypothèses sur l'origine des cals diploïdes d'*A. odoratum* diploïde peuvent être émises pour les cals tétraploïdes. Les comptages dihaploïdes ( $2n = 10$ ) démontrent qu'une partie au moins des développements androgénétiques sont bien issus d'un gamète réduit. Enfin, le nombre aneuploïde ( $2n = 11$ ) peut être attribué, soit à la technique androgénétique, comme cela a été démontré chez *Hordeum vulgare* L. (Mix et al. 1978), soit à une irrégularité méiotique antérieure à la mise en culture, comme l'a observé Hedberg (1970) pour *A. odoratum* tétraploïde.

### Conclusions

Au cours des deux années d'expérimentation, des cals ont été obtenus pour les quatre cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* s. lat. Pour chaque cytodème, des différences notables ont été observées entre les populations: certaines ont produit des cals, d'autres pas. D'après nos résultats, le succès de l'androgenèse dépendrait plus de la population que de l'appartenance à un degré de polyploïdie particulier ou à une des deux espèces, *A. alpinum* ou *A. odoratum*. La difficulté d'induire l'embryogenèse, et l'albinisme de tous les cals, restent des problèmes majeurs pour des travaux ultérieurs.

Nous remercions le prof. Ph. Küpfer de ses conseils et de son aide lors de la rédaction. Mesdemoiselles A. Filter et M. Girard pour leur assistance technique ainsi que Monsieur E. Fortis pour la réalisation des documents photographiques.

Ce travail a été subventionné par le Fonds National de la Recherche Scientifique (subside no 3.047.81). Il fait partie de la thèse de doctorat de F. Felber.

### Résumé

La culture d'anthers a été appliquée à quelques populations naturelles d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae), correspondant à quatre cytodèmes et deux degrés de polyploïdie. L'observation cytologique des premiers stades de développe-

ment a montré que plusieurs voies androgénétiques sont possibles. Des cals albinos ont été obtenus pour chaque cytodème ainsi que sur tous les milieux testés [MS (Murashige et Skoog 1962), N (Nitsch et Nitsch 1969), Potato-2 medium (Chuang et al. 1978), Wh (White 1943)]. La proportion d'anthers ayant réagi (entre 0 et 2,7%) dépend du milieu de culture et de la population. Une rhizogenèse importante a été induite et dans un seul cas, une plantule chlorotique s'est développée. L'observation caryologique de plusieurs cals issus des cytodèmes tétraploïdes a permis d'établir des nombres chromosomiques dihaploïdes, tétraploïdes et dans un cas aneuploïde.

*Mots-clés:* – androgénèse – *Anthoxanthum* – culture d'anthers – populations naturelles.

#### Bibliographie

- Chu C. 1982. Haploids in plant improvement. Dans: I. K. Vasil, W. R. Scowcroft et J. Frey (ed.), *Plant improvement and somatic cell genetics*. Academic Press New York, pp. 129–158.
- Chuang C. C., T. W. Ouyang, H. Chia, S. M. Chou and C. K. Ching. 1978. A set of potato media for wheat anther culture. *Proceedings of Symposium on Plant Tissue Culture*. Science Press Peking, pp. 51–56.
- Hedberg I. 1970. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. *Hereditas* 64: 153–176.
- Mix G., Wilson H. M. and Foroughi-Wehr B. 1978. The cytological status of plants of *Hordeum vulgare* L. regenerated from microspore callus. *Z. Pflanzenzücht.* 80: 89–99.
- Murashige T. and Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. *Physiol. Plantarum* 15: 473–497.
- Nitsch J. P. and C. Nitsch. 1969. Haploid plants from pollen grains. *Science* 163: 85–87.
- Nitsch J. P. et C. Nitsch. 1970. Obtention de plantes haploïdes à partir de pollen. *Bull. Soc. bot. Fr.* 117: 339–360.
- Östergren G. and W. K. Heneen. 1962. A squash technique for chromosome morphological studies. *Hereditas* 48: 332–341.
- Pagniez M. and Y. Demarly. 1979. Obtention d'individus androgénétiques par culture in vitro d'anthers de Ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum* Lam.). *Ann. Amélior. Plantes* 29: 631–637.
- Qureshi J. A., H. A. Collin, K. Hardwick and D. A. Thurman. 1981. Metal tolerance in tissue cultures of *Anthoxanthum odoratum*. *Plant Cell Reports* 1: 80–82.
- Sun C. C., S. C. Wu, C. C. Wang and C. C. Chu. 1979. The deficiency of soluble proteins and plastid ribosomal RNA in the albino pollen plants of rice. *Theor. App. Genet.* 55: 193–197.
- Sunderland N. and B. Huang. 1985. Barley anther culture – The switch of programme and albinism. *Hereditas suppl.* 3: 27–40.
- Teppner H. 1970. Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. *Österr. Bot. Z.* 118: 280–292.
- White P. R. 1943. *A handbook of plant tissue culture*. Jacques Cattel Press, Lancaster.



National Research  
Council Canada

Conseil national  
de recherches Canada

Canada

Reprinted from

Réimpression du

**Canadian  
Journal of  
Botany**

**Journal  
canadien de  
botanique**

---

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

FRANÇOIS FELBER

Volume 66 • Number 11 • 1988

Pages 2258–2264

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

FRANÇOIS FELBER

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

Reçu le 2 avril 1987

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

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

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

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

### Introduction

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

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

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

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

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

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

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

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

### Matériel et méthodes

#### Étude en jardin expérimental

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

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

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

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

#### Étude in situ

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

TABLEAU 1. Étude en jardin expérimental; description des populations

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

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

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

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

### Résultats et discussion

#### Étude en jardin expérimental

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

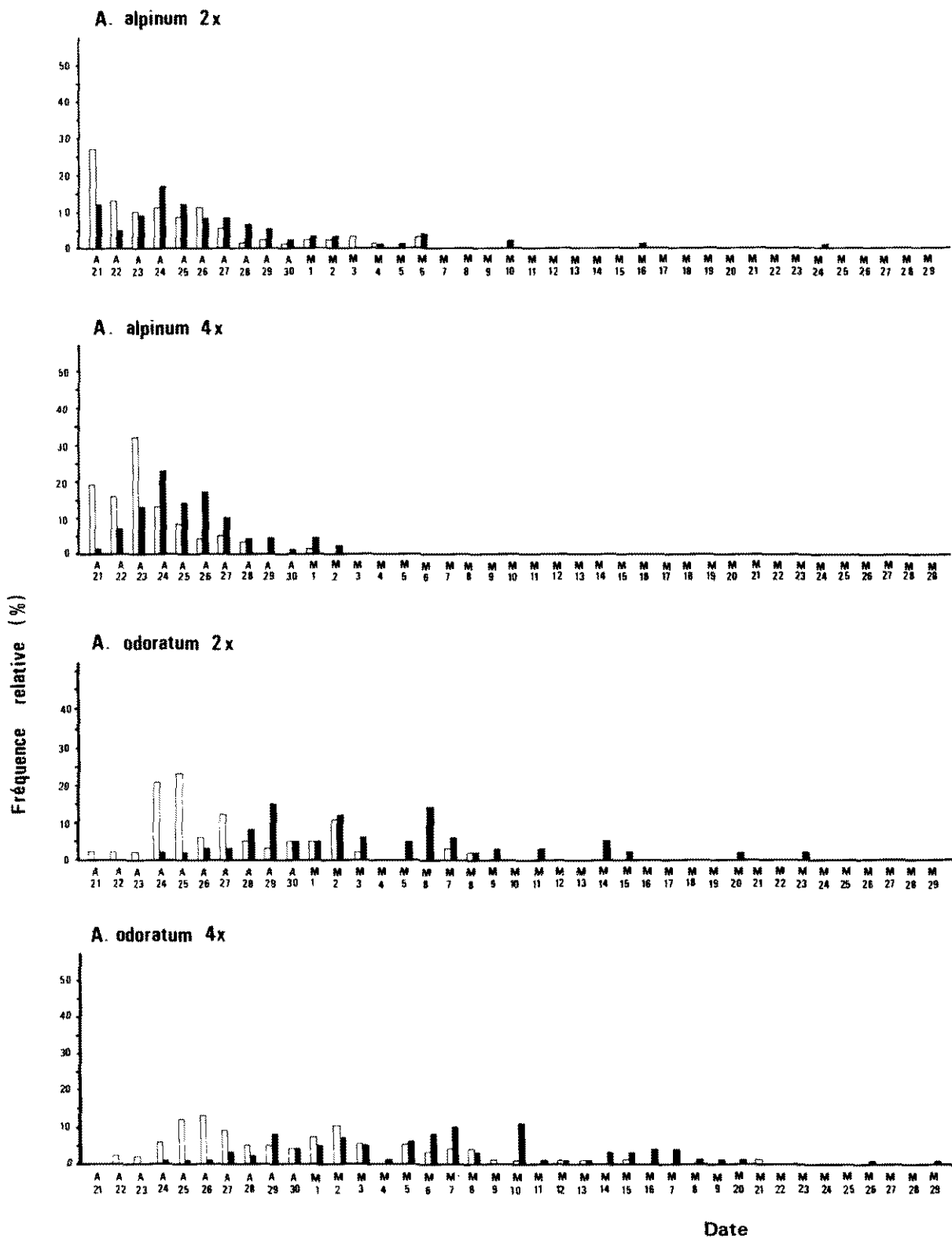


FIG. 1. Histogramme du début de la floraison. Fréquence, par taxon, des individus ayant pour la première fois des stigmates réceptifs (□) ou des étamines mûres (■) en fonction des jours d'observation. L'abscisse désigne la date des observations : A, avril; M, mai; les nombres correspondent aux jours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

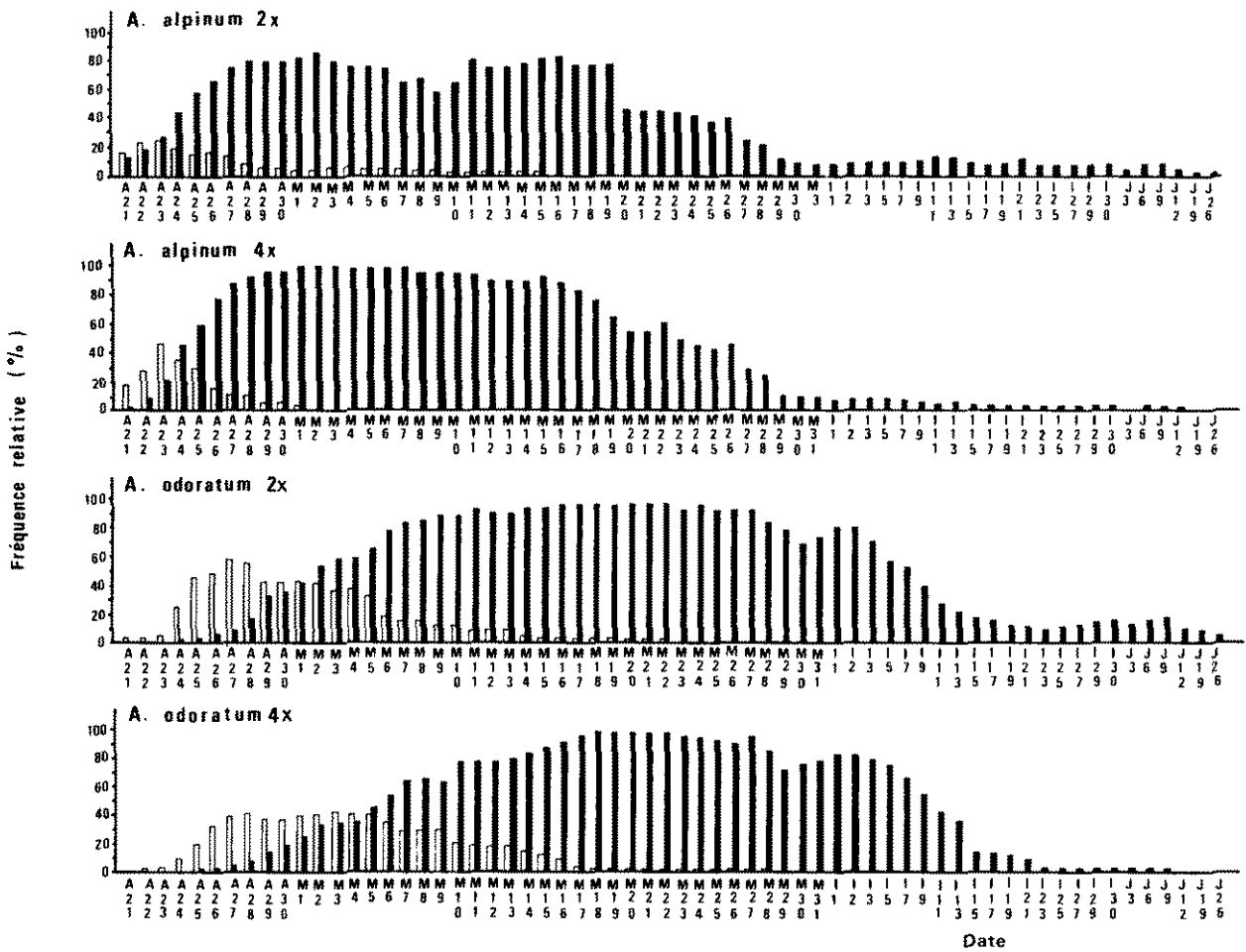


FIG. 2. Histogramme de l'ensemble de la floraison. Fréquence, par taxon, des individus ayant des stigmates réceptifs (□) ou des étamines mûres (■) en fonction des jours d'observation. Seul l'état le plus avancé de la plante a été noté. L'abscisse désigne la date des observations : A, avril; M, mai; I,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

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

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

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

D'après nos observations, les caractères phénologiques des

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### Étude in situ (tableau 5)

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

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

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

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

#### Conclusions

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

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

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

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

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

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

NOTA : N indique le nombre d'individus étudiés.

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

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

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

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

### Remerciements

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

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

BANNIKOVA, V. A., et GUSIK, M. B. 1983. Anthecological characteristics of the tribe Phalarideae (Poaceae). Bot. Zh. (Leningrad), **68**(9) : 1221-1225.

BORRIL, M. 1963. Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). Genetica (The Hague), **34** : 183-210.

FELBER, F. 1987. Sensitivity of the four cytodesmes of *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) to *Puccinia sardonensis* Gümman (Uredinales). Taxon, **36**(3) : 573-577.

FELBER, F., et GIRARD, M. 1986. Étude écologique et génétique d'une zone de contact entre deux cytodesmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. à Chasseral (Berne, Suisse). Résultats préliminaires. Dans Biologie des populations, évaluation et prospectives. Éditeur : J. M. Legay. IASBSE, Université Claude Bernard, Lyon. pp. 331-338.

GRANT, M. C., et ANTONOVICS, J. 1978. Biology of ecologically marginal populations of *Anthoxanthum odoratum* L. I. Phenetics and dynamics. Evolution (Lawrence, Kans.), **32** : 822-838.

GROSSETÊTE, M. P. 1982. Contribution à l'étude biosystématique du genre *Anthoxanthum* L. en France. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle en écologie, Université de Paris 11, Paris.

HEDBERG, I. 1967. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. II. Investigations of some Swedish and a few Swiss population samples. Symb. Bot. Ups. **18**(5) : 1-88. Pl. 1-8.

———. 1970. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. Hereditas (Lund. Swed.), **64** : 153-176.

JONES, K. 1964. Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. Chromosoma, **15** : 248-274.

KIANG, Y. T. 1982. Local differentiation of *Anthoxanthum odoratum* L. populations on roadsides. Am. Midl. Nat. **107**(2) : 340-350.

MCNEILLY, T., et ANTONOVICS, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. Heredity, **23** : 205-218.

MURFET, I. C. 1977. Environmental interaction and the genetics of flowering. Annu. Rev. Plant Physiol. **28** : 253-278.

RATHCKE, B., et LACEY, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. **16** : 179-214.

ROSMUZ, M. 1958. Cytological investigations on *Anthoxanthum alpinum* L. et L. a new species of the flora of Poland. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. **1** : 171-184.

———. 1960. The taxonomical rank of *Anthoxanthum alpinum* L. et L. in the light of anatomical studies. Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. **3** : 81-90.

SNAYDON, R. W. 1973. Ecological factors, genetic variation and speciation in plants. Dans Taxonomy and ecology. Éditeur : V. H. Heywood. Academic Press, London. pp. 1-29.

SNAYDON, R. W., et DAVIES, M. S. 1971. Rapid population differentiation in a mosaic environment. II. Morphological variation in *Anthoxanthum odoratum*. Evolution (Lawrence, Kans.), **26** : 390-405.

———. 1976. Rapid population differentiation in a mosaic environ-

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