

ISSN 0181-7582

923

923

**REVUE DE CYTOLOGIE**  
**ET DE**  
**BIOLOGIE VÉGÉTALES**  
**LE BOTANISTE**

**EXTRAIT**

**1983**

éditée par

**J.-L. HAMEL, G. MANGENOT, L. PLANTEFOL et J. EYMÉ**

61, rue de Buffon, 75005 PARIS

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

*Recherches cytogéographiques et cytotaxonomiques sur des espèces méditerranéennes et centre-européennes du genre Sedum L.*

*(Crassulaceae)*

de Monsieur *Louis-Philippe Hébert*

## UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

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

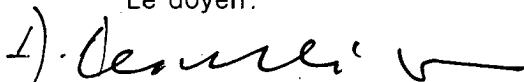
*Messieurs C. Favarger, J.-L. Richard,*

*Ph. Küpfer et J. Miège (Genève)*

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 7 septembre 1983

Le doyen:



A. Aeschlimann

# Analyse d'un complexe chromosomique en Méditerranée: *Sedum ser. Rupestris* Berger emend.

par

Louis Philippe HÉBERT

Bannantyne 5630, Verdun/Prov. de Québec, Canada H4H 1G6.

**Résumé.** — La série *Rupestris* Berger emend. est originaire de la région ibéro-mauritanienne en Méditerranée occidentale. C'est un groupe de huit espèces qui compte six espèces partagées en deux groupes de trois espèces chacun et deux autres espèces d'origine hybridogène.

Le premier groupe comprend une paire d'espèces vicariantes au niveau diploïde (*S. tenuifolium* et *S. forsterianum*) à  $x = 12$  et le *S. pruinatum* endémique de la région atlantique à  $x = 13$ .

Le second groupe comprend le *S. sediforme* où se développent deux complexes chromosomiques fondés respectivement sur  $x = 15$  et  $x = 16$  et un couple d'espèces vicariantes au niveau diploïde à  $x = 17$  (*S. montanum* et *S. anopetalum*).

Le *S. rupestre* ( $x = 56$ ) et *S. thartii* stat. nov. ( $x = 49$ ) sont deux espèces allopolyploïdes d'origine hybridogène produites par l'introgression entre le *S. sediforme* tétraploïde à  $2n = 64$  et le *S. forsterianum* tétraploïde d'une part et le *S. montanum* diploïde d'autre part.

En conclusion nous proposons une hypothèse qui rend compte de la dynamique évolutive de ce complexe chromosomique.

## ANALYSIS OF CHROMOSOMIC COMPLEX IN THE MEDITERRANEAN REGION: SEDUM SER. RUPESTRIS BERGER EMEND.

**Abstract.** — *Sedum ser. Rupestris* is a group eight species issued from an ibero-mauritanian center. Two species are hybrids. The six remaining species consist of two groups of three species each.

One group includes the portuguese endemic *S. pruinatum* ( $x = 13$ ) and a pair of vicariant species with  $x = 12$ : *S. tenuifolium* and *S. forsterianum*.

*S. sediforme*, *S. anopetalum* and *S. montanum* form a second group. *S. montanum* and *S. anopetalum* are a pair of vicariant species with  $x = 17$ . *S. sediforme* is a species which develops two complexes from two different base numbers:  $x = 15$  and  $x = 16$ .

*S. rupestre* ( $x = 56$ ) and *S. thartii* stat. nov. ( $x = 49$ ) are two allopolyploids produced through the introgressive hybridization between the tetraploid race of *S. sediforme* ( $2n = 64$ ) and the tetraploid race of *S. forsterianum* or the diploid race of *S. montanum* respectively.

The cytogeographic analysis of that complex provides information about the evolution of an element of the mediterranean flora as well as it leads to conclusions on the subject of the dynamics of a chromosomic complex.

## 1. — INTRODUCTION

La série *Rupestria* Berger *emend.* est un groupe d'orpins orthocarpiques, cf. FRÖDERSTROM (1930, 1931, 1932 et 1935-6) dont la distribution couvre l'Europe, l'Afrique du Nord et le Proche-Orient.

Ces plantes ont des feuilles acuminées et elles se multiplient par la désarticulation de rameaux axillaires, cf. PIAGET (1966). Par ces caractères ainsi que par la couleur jaune de la fleur, cette série se distingue de la série *Alba* Berger *emend.* qui est un autre groupe méditerranéen d'orpins orthocarpiques.

Les espèces de la série *Rupestria* ont une amplitude écologique qui s'étend depuis le littoral jusqu'à l'étage subalpin.

Les travaux de BALDWIN (1942 et 1943), de UHL (1952, 1961a et b, 1963, 1972, 1976a et b et 1977), de UHL et MORAN (1972) en Amérique et en Asie ainsi que ceux de l'école d'Utrecht en Europe: GADELLA et KLIPHUIS (1967, 1968, 1970a et b et 1971), GADELLA, KLIPHUIS et KRAMER (1970) et 't HART (1971, 1972, 1974, 1975 et 1978) montrent que le genre *Sedum* présente un large spectre de variation des nombres chromosomiques.

Par conséquent, ce genre constitue un excellent matériel pour étudier les rapports qui existent entre la flore de la région méditerranéenne et celle de la région continentale d'Europe ainsi que le rôle des chaînes de montagnes dans l'évolution de ces flores.

C'est dans ce sens que nous avons orienté nos travaux cytologiques sur ce groupe, à l'instar d'autres chercheurs de l'école de Neuchâtel qui ont étudié ces problèmes sous la direction du Professeur FAVARGER: SÖLLNER (1954), VILLARD (1970), ZELTNER (1970), GERVAIS (1973), KÜPFER (1974), entre autres.

La cytotaxonomie des orpins à fleur jaune et celle de la série *Rupestria* en particulier a été étudiée par 't HART (*loc. cit.*). Cependant nos recherches sur ce groupe nous permettent d'apporter des éléments nouveaux sur ce sujet et de tirer de nouvelles conclusions. C'est pourquoi nous pensons que les travaux de 't HART et les nôtres se complètent plus qu'ils ne se superposent.

### 1.1. — TAXONOMIE DES ESPÈCES DE LA SÉRIE *RUPESTRIA*

Dans la monographie du genre *Sedum* de BERGER in ENGLER et PRANTL (1930), la série *Rupestria* inclut le *S. stenopetalum* Pursh. Cette espèce appartient à un groupe d'espèces cordillériennes d'Amérique du Nord: Section *Lanceolata* Clausen (1975), dont le nombre de base est  $x = 8$ . Les autres espèces de cette série sont toutes méditerranéennes et le nombre de base  $x = 8$  n'y est pas connu. La série *Rupestria* amendée par l'exclusion du *S. stenopetalum* comprend sept espèces, soient: *S. pruinatum* Link ex Brot., *S. tenuifolium*

(Sibth. et Sm.) Strobl, *S. forsterianum* Sm. in Sowerby, *S. sediforme* (Jacq.) Pau, *S. montanum* Song. et Perrier, *S. anopetalum* DC. et *S. rupestre* L.

Il y a lieu de partager cette série en trois groupes. Les trois premières espèces (*S. pruinatum*, *S. tenuifolium* et *S. forsterianum*) ont une distribution qui est plutôt occidentale par rapport aux quatre autres. Ces espèces présentent avant l'anthèse une inversion de la polarité de l'inflorescence qui confère à cette dernière une position réfléchie (sauf pour le *S. pruinatum*, cf. HART (1978). De plus, les bourgeons terminaux des axes végétatifs sont enveloppés de feuilles marcescentes et ils sont tubérisés chez le *S. tenuifolium*. Ces modifications des bourgeons terminaux constituent des adaptations de ces espèces à la sécheresse.

Le *S. pruinatum* est une espèce endémique de la côte atlantique alors que les deux autres espèces se trouvent dans la région ibéro-mauritanienne et s'étendent depuis là vers l'Est. Le *S. tenuifolium*, qui est méridional, atteint la Méditerranée orientale tandis que le *S. forsterianum*, qui est plus boréal, atteint l'Angleterre et l'Allemagne de l'Ouest. La distribution du *S. forsterianum* est partagée en une population ibéro-mauritanienne et en une population continentale européenne. Ces deux populations sont isolées par une lacune dans les Pyrénées.

Les trois espèces suivantes : *S. sediforme*, *S. montanum* et *S. anopetalum* ont une distribution plutôt orientale par rapport aux espèces du premier groupe bien que le *S. sediforme*, qui est méridional, soit une espèce circum-méditerranéenne. Ces trois espèces ne présentent pas l'inversion de la polarité de l'inflorescence avant l'anthèse et les inflorescences y sont dressées en bouton. Les bourgeons terminaux des axes végétatifs ne forment pas d'hibernacles comme dans le groupe précédent.

La distribution du *S. montanum* et du *S. anopetalum* s'étend des Pyrénées aux Balkans. Le *S. montanum* est un élément orophile qui se trouve dans les Alpes et dans les Abruzzes à l'exception d'une petite population dans les Pyrénées-Orientales. Le *S. anopetalum* possède une aire disjointe partagée entre une population occidentale en France et une population orientale dans les Balkans. L'aire du *S. montanum* se trouve donc enclavée dans celle du *S. anopetalum* qu'elle divise en deux populations indépendantes.

Enfin le *S. rupestre* se distingue des deux groupes précédents par la réunion de caractères diagnostiques propres à chacun des deux groupes. Le *S. rupestre* présente le renversement de la polarité de l'inflorescence avant l'anthèse comme les espèces occidentales du premier groupe, ce qui lui vaut le nom de *S. reflexum* L. qu'on lui attribue parfois. Les bourgeons terminaux

des axes végétatifs ne sont pas tuniqueés et la distribution de cette espèce s'étend depuis les Pyrénées vers le Nord-Est jusqu'en Russie et en Scandinavie, soient deux caractères partagés par les espèces du second groupe.

Les étamines du *S. sediforme* sont garnies à leur base d'un épais manchon de poils. On observe également des papilles ou des poils sur le filet des étamines des *S. montanum*, *S. anopetalum* et *S. tenuifolium*, mais ils ne sont pas concentrés à la base du filet chez ces espèces. Le *S. rupestre* présente à des degrés divers des poils ou des papilles qui rappellent par leur position à la base du filet ceux du *S. sediforme*.

Le *S. sediforme* et le *S. anopetalum* se distinguent, entre autre, du reste des espèces de la série par la couleur blanc jaunâtre de leurs fleurs.

Nous avons constaté que le *S. montanum* et le *S. anopetalum* se ressemblent en ce sens que la longueur du calice et celle des follicules sont à la maturité dans un rapport nettement supérieur à la demie. Ceci permet de les distinguer des autres espèces avec lesquelles on pourrait les confondre à maturité. Ces deux espèces se distinguent l'une de l'autre par la couleur de la fleur et par le mode d'épanouissement de la corolle. Chez le *S. anopetalum*, l'extrémité des pétales ne diverge pas vers l'extérieur de la fleur à l'anthèse comme c'est le cas chez le *S. montanum*.

Cependant la distinction des différentes espèces n'est pas sans ambiguïtés. La difficulté de les reconnaître résulte en partie de la fugacité des caractères diagnostiques: polarité de l'inflorescence avant l'anthèse, mode d'épanouissement de la fleur et couleur des pétales, et en partie de l'existence d'hybrides entre les différentes espèces.

L'abbé CHABOISSEAU (1863) a décrit l'hybride *S. sediforme* × *S. rupestre*: *S. luteolum*. Les hybrides passent facilement inaperçus, car ils se confondent souvent avec leurs parents. Cependant, il est souvent possible de les identifier grâce à un examen cytologique.

Au niveau infraspécifique, les travaux de 't HART ont amené ce dernier à reconnaître trois nouvelles sous-espèces, soient: le *S. tenuifolium* ssp. *ibericum* 't HART (1974), le *S. montanum* ssp. *orientale* et le *S. rupestre* ssp. *erectum* 't HART (1978).

Le *S. tenuifolium* ssp. *ibericum* se distingue de l'espèce typique par ses stolons courts ou absents ainsi que par sa distribution limitée à l'Espagne et à la France. Le *S. montanum* ssp. *orientale* se distingue du *S. montanum* par la présence facultative d'un manchon de poils ou de papilles à la base du filet des étamines et par une distribution dans les Alpes orientales. Enfin le *S. rupestre* ssp. *erectum* se distingue du *S. rupestre* par ses inflorescences non réfléchies avant l'anthèse. Cette dernière sous-espèce n'est connue que d'une seule localité en Istrie.

## 2. — ANALYSE CYTOLOGIQUE DU COMPLEXE CHROMOSOMIQUE

### 2.1. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos études ont porté sur quelque 490 provenances, soit récoltées dans la nature, soit obtenues par semis de jardins botaniques. Cette collection a été maintenue en culture au Jardin Botanique de l'Université de Neuchâtel. Les déterminations des nombres chromosomiques ont été effectuées par la méthode des écrasements de pointes de racines colorées au carmin acétique. Les racines en pleine croissance ont été obtenues à partir de boutures. Celles-ci ont été fixées dans un mélange d'acide acétique et d'éthanol en proportion 1 : 4 et mordancées à l'acétate de fer après un traitement de 2 heures dans une solution saturée de P.-dichlorobenzène selon la méthode préconisée par UHL (1961). Les caryogrammes ont été dessinés à la chambre claire (O.P.L.) à l'aide d'un microscope Wild M12 muni d'un objectif Fluotar, H1 100/1.30.

Des témoins de ces fixations ont été séchés après avoir été congelés.

La détermination du nombre chromosomique somatique de ces plantes par cette méthode permet de constater une importante variation du nombre chromosomique de type aneuploïde (1) ou euploïde. En effet, en examinant des cellules entières et en évitant les ambiguïtés que soulève parfois la distinction des univalents et des bivalents à la méiose, nous avons pu nous assurer de l'existence de certains nombres chromosomiques qui pourraient être pris pour des aberrations avec une autre méthode d'examen moins sûre. Nos résultats sont exposés à l'aide de cartes et de figures et nous avons joint en appendice une liste des provenances du matériel examiné (voir p. 216).

### 2.2. — DESCRIPTION ET DISCUSSION DES RÉSULTATS CYTOLOGIQUES

Dans cette partie, nous suivons le même ordre que celui de la discussion taxonomique précédente: espèces du premier groupe, espèces du second groupe, *S. rupestre*, *S. luteolum* et les autres hybrides. Les cas des sous-espèces sont discutés en même temps que les espèces auxquelles nous croyons pouvoir les rattacher. Nous terminerons cette analyse par une discussion générale des phénomènes observés.

(1) L'aneuploïdie est un terme réservé pour désigner des changements de nombre chromosomique qui s'effectuent par la perte ou le gain de chromosomes. L'aneuploïdie se distingue de la dysploïdie qui résulte d'un réarrangement du caryotype sans que la quantité de matériel héréditaire ne soit affectée. Dans ce travail nous ne sommes pas en mesure de faire cette distinction; aussi le terme d'aneuploïdie est-il employé dans un sens large qui comprend ces deux phénomènes.

2.2.1. — Les espèces du premier groupe: *S. pruinaum*, *S. tenuifolium* et *S. forsterianum*

Les complexes chromosomiques des *S. tenuifolium* et *S. forsterianum* se développent à partir du nombre de base  $x = 12$ . Les résultats qui se rapportent à ces deux espèces sont illustrés par les cartes 1 et 2 respectivement.

Aux résultats déjà connus pour le *S. tenuifolium*, FERNANDES et QUEIROS (1971), 't HART (1972, 1974 et 1978), HÉBERT (1975 et 1976) et QUEIROS (1978):  $2n = 24, 48, 60$  et  $72$ ; nous ajoutons la découverte de la race octoploïde à  $2n = 96$  en Crète ainsi que celle de la race diploïde à  $2n = 24$  au Maroc. L'existence de la race diploïde n'était encore connue que pour la péninsule ibérique: FERNANDES et QUEIROS (*loc. cit.*), 't HART (1972) et QUEIROS (*loc. cit.*). Les autres races chromosomiques forment une mosaïque hétérogène dans la péninsule ibérique, en Sicile, en Grèce et en Anatolie. Par exemple, les races diploïde et tétraploïde se côtoient dans le Rif occidental à Tleta Ketama et au Djebel Tidighin. Les races tétraploïde et hexaploïde se côtoient de même à l'Etna et dans le Péloponnèse près d'Andritsaina.

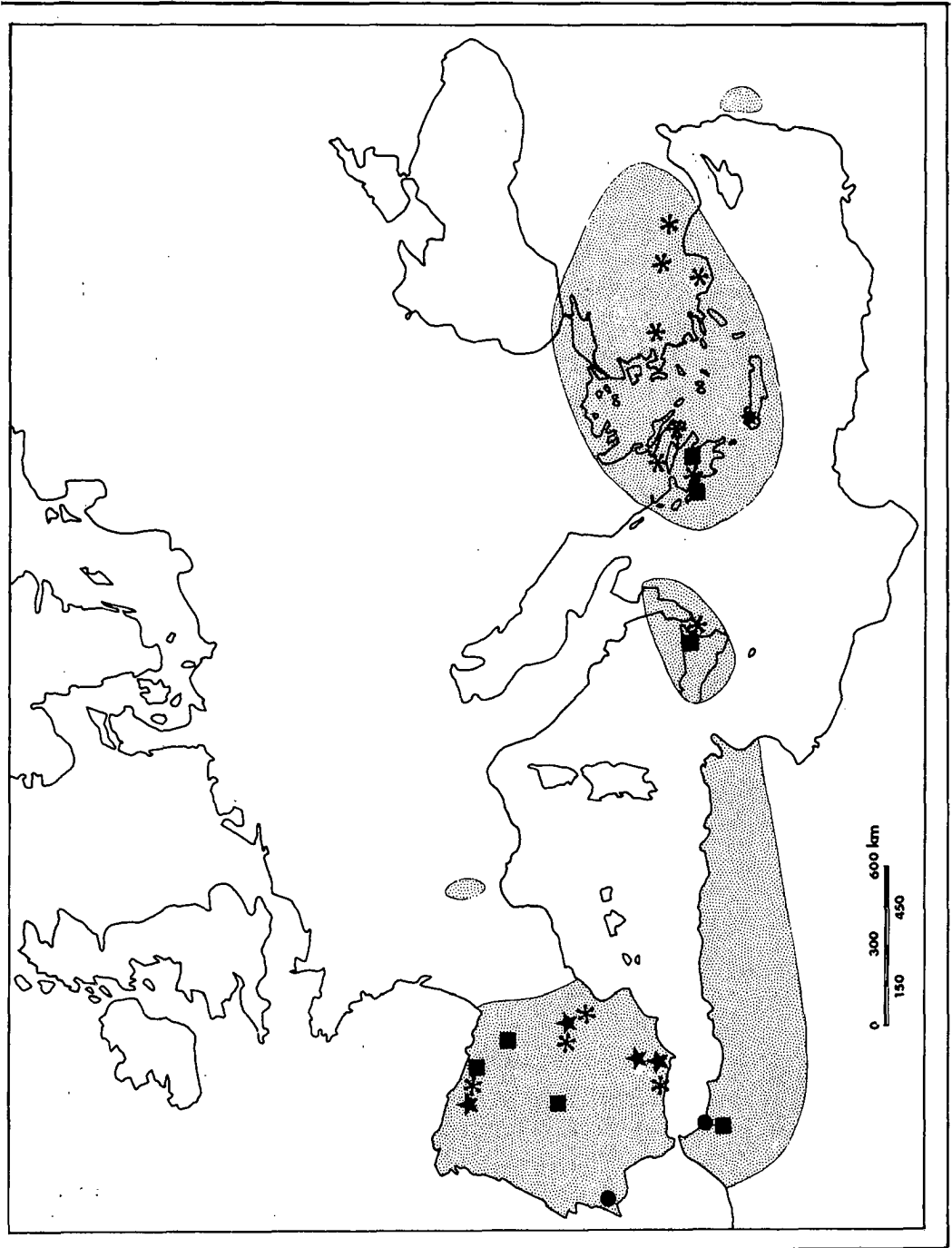
Notons qu'aucun résultat cytologique n'est encore connu à ce jour pour la population de cette espèce dans le sud de la France. La présence de cette espèce dans le Gard, la Lozère et au Mont Ventoux est confirmée par l'existence de spécimens d'herbier cf. 't HART (1974), mais elle n'y est certainement pas abondante.

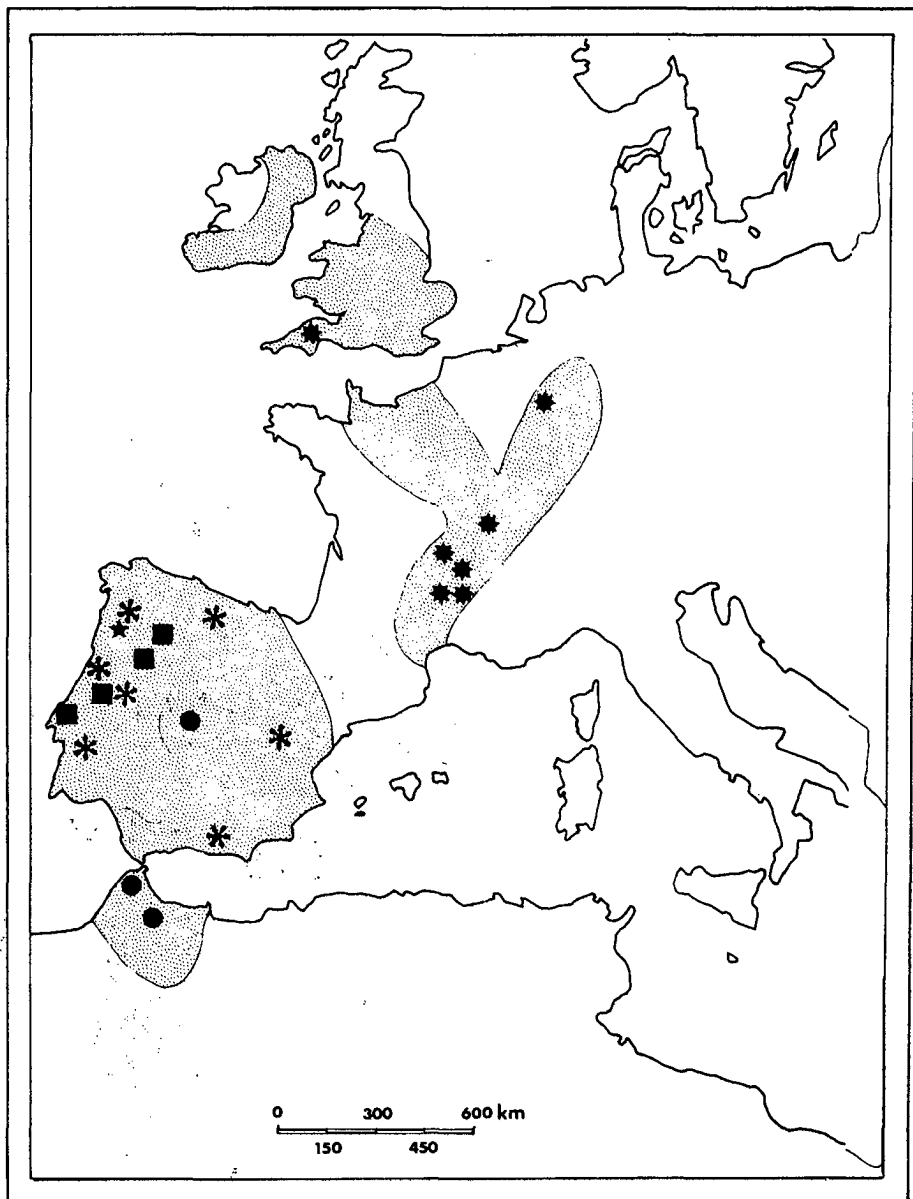
Les plantes que nous avons étudiées en Espagne se rattachent plutôt au *S. tenuifolium* ssp. *ibericum*, alors que celles que nous avons étudiées en Anatolie, en Grèce, en Sicile ou en Afrique du Nord se rattachent plutôt au *S. tenuifolium* typique. Par ailleurs, les stolons des plantes du Maroc sont moins longs que ceux des plantes plus orientales (Sicile et Méditerranée orientale).

Bien que la distinction du *S. tenuifolium* ssp. *ibericum* semble fondée, puisqu'elle repose sur une différence morphologique associée à une distribution particulière, il semble que les complexes chromosomiques développés par chacun des deux taxons soient à peu près identiques. Le *S. tenuifolium* typique est représenté par les races  $2x, 4x, 6x$  et  $8x$  alors que le *S. tenuifolium* ssp. *ibericum* existe à l'état de  $2x, 4x, 5x$  et  $6x$ .

Le *S. forsterianum* est le vicariant du *S. tenuifolium* au niveau diploïde. En 1978, 't HART a obtenu des hybrides entre ces deux espèces, mais nous ignorons si ces hybrides sont fertiles ou non.

Carte 1. — La distribution du *S. tenuifolium* est indiquée par l'aire en pointillé. Les valences chromosomiques  $2x, 4x, 6x$  et  $8x$  sont représentées par des points, des carrés, des astérisques et l'étoile à huit pointes respectivement. L'étoile à cinq branches symbolise les pentaploïdes ( $2n = 60$ ). Nous n'avons pas de données cytologiques pour les populations isolées en France et au Liban.





Carte 2. — Cette carte illustre la distribution et les données cytologiques se rapportant au *S. forsterianum*. Le symbolisme employé est le même que celui de la carte 1. Il y a une lacune dans la distribution de cette espèce au niveau des Pyrénées.

Aux résultats déjà connus pour cette espèce:  $2n = 24, 48, 60, 72$  et  $96$ , 't HART (1972 et 1978), FERNANDES CASAS et GARCIA GUARDIA (1978), s'ajoute la mise en évidence de la race diploïde à  $2n = 24$  au Maroc. Cette dernière race avait déjà été trouvée dans la région de Madrid par les auteurs espagnols.

Les deux populations de l'aire disjointe du *S. forsterianum* se distinguent par une composition cytologique différente. Dans la péninsule ibérique, la distribution des races chromosomiques forme une mosaïque hétérogène qui ressemble à celle des races du *S. tenuifolium* alors qu'ailleurs, en Europe et en Angleterre, la population est de valence octoploïde et homogène.

Les complexes chromosomiques de ces deux espèces ont des spectres de variation euploïde de même amplitude qui comprennent les races de valence chromosomique  $2x, 4x, 5x, 6x$  et  $8x$ . On remarque que les races diploïdes se trouvent à l'Ouest et au Sud par rapport aux races polyploïdes dans les deux cas. Cette observation et le fait que la distribution de ces deux espèces est sympatrique dans la région ibéro-mauritanienne alors qu'elle diverge vers l'Est nous permettent de conclure qu'elles sont d'origine ibéro-mauritanienne.

Quant au *S. pruinaum*, qui est une espèce endémique de la région atlantique, nous ne l'avons pas examiné. En 1978, 't HART en a cependant déterminé le nombre chromosomique à partir d'une population du nord du Portugal. Les 18 plantes qu'il a étudiées avaient des nombres chromosomiques hétérogènes, soient 13 plantes à  $2n = 26$ , 2 plantes à  $2n = 28$  et trois plantes dont les nombres respectifs étaient  $2n = 27, 30$  et  $36$ . La fréquence du nombre  $2n = 26$  suggère que le nombre de base de cette espèce serait  $x = 13$  comme le pense 't HART.

Cette série de nombres chromosomiques peut s'expliquer, soit par le rétrocroisement d'un triploïde à  $2n = 39$  avec le diploïde cf. 't HART (*loc. cit.*), soit par l'introggression du *S. pruinaum* avec une espèce à  $x = 12$ . L'union d'un gamète à  $n = 24$  avec un gamète à  $n = 13$  donnerait une plante à  $2n = 37$ , nombre voisin de  $2n = 36$ , qui serait à l'origine de la série aneuploïde par introggression.

L'absence de l'inversion de la polarité de l'inflorescence chez cette espèce, alors que ce caractère s'observe dans la série *Alba* Berger *emend.* qui est un autre groupe d'orpins orthocarpiques, indique que le *S. pruinaum* serait une espèce dérivée d'un complexe ancestral à  $x = 12$  par aneuploïdisation positive ou dysploïdie ascendante.

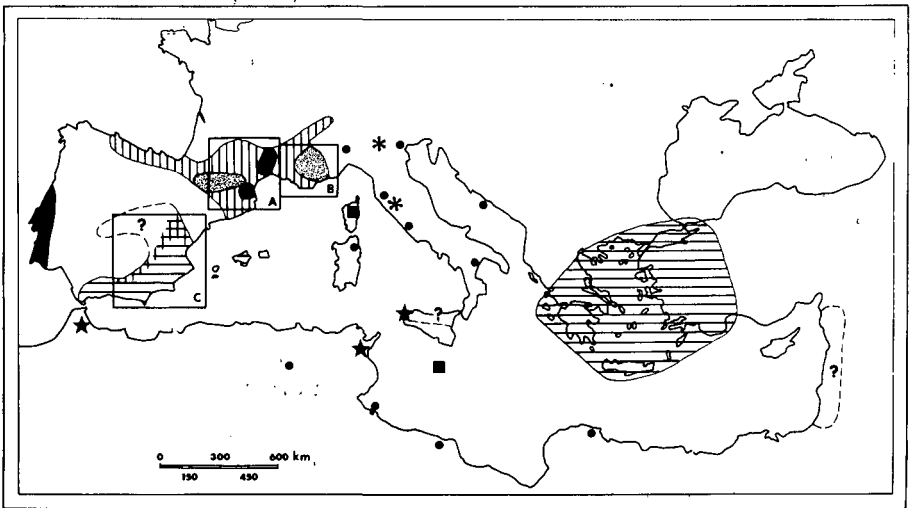
#### 2.2.2. — Les espèces du second groupe: *S. sediforme*, *S. montanum* et *S. anopetalum*

Deux nombres de base sont déjà connus pour ces espèces:  $x = 16$  pour le *S. sediforme* et  $x = 17$  pour les *S. montanum* et *S. anopetalum*. À ceux-ci

s'ajoute le nombre  $x = 15$  à partir duquel se développe un complexe chromosomique chez le *S. sediforme*.

Notons que la différenciation cytologique du *S. sediforme* en deux complexes chromosomiques ne s'accompagne pas de différences sensibles au point de vue morphologique. On se référera à la carte 3 pour l'illustration de la répartition de ces complexes.

Le complexe développé à partir du nombre de base  $x = 15$  est connu par ses valences tétraploïdes à  $2n = 60$  et hexaploïdes à  $2n = 90$ . Il est possible que la plante à  $2n = 149$  qu'on nous a rapportée du Maroc soit un hypodécaploïde appartenant à ce complexe. La race diploïde à  $2n = 30$  n'est pas encore connue. L'aire de ce complexe est méridionale par rapport à celle du complexe qui se développe à partir du nombre de base  $x = 16$ . La distribution en est disjointe: on distingue une population en Méditerranée occidentale (sud de l'Espagne et Baléares) et une population en Méditerranée orientale (Péloponnèse, Crète et Anatolie occidentale). Notons enfin que la distribution des races chromosomiques de ce complexe n'est pas polarisée.



Carte 3. — Le *S. sediforme* développe deux complexes chromosomiques, le complexe méridional ( $x = 15$ ) est représenté par des hachures horizontales, le complexe septentrional ( $x = 16$ ) est représenté en noir ( $2x$ ), des hachures verticales ( $4x$ ) ou un pointillé fin ( $6x$ ). La superposition des deux trames verticale et horizontale en Espagne indique la zone de contact entre les deux complexes. La présence de l'espèce ou celle de populations dont on ne connaît pas le statut cytologique est en outre indiquée, soit par des points, soit par des points d'interrogation respectivement. Les carrés, les astérisques et les étoiles à cinq pointes représentent des tétraploïdes ( $2n = 64$ ), des hexaploïdes ( $2n = 96$ ) et de hauts polyploïdes de Sicile et d'Afrique du Nord.

Le complexe chromosomique plus septentrional développé à partir du nombre de base  $x = 16$  possède un spectre de valences chromosomiques plus étendu qui comprend les races diploïdes à  $2n = 32$ , tétraploïde à  $2n = 64$ , hexaploïde à  $2n = 96$  et endécaploïde à  $2n = 176$ , cf. GADELLA et KLIPHUIS (1968), 't HART (1972 et 1978) et QUEIROS (1978). Nous avons en outre découvert les races hypotriploïde à  $2n = 47$ , pentaploïde à  $2n = 80$ , octoploïde à  $2n = 128$  et ennéploïde à  $2n = 144, 145$  et  $146$ .

Les races de valence impaire et l'octoploïde ne constituent pas de populations étendues. Il semble qu'elles apparaissent sporadiquement au sein d'autres populations de valence chromosomique inférieure. Ainsi l'hypotriploïde du Portugal et l'ennéploïde des Alpes-de-Haute-Provence ont été trouvés dans des populations diploïdes et hexaploïdes respectivement. Par conséquent leur origine serait attribuable à la production de gamètes non réduits par les races de valence chromosomique paire au sein desquelles elles apparaissent. La race pentaploïde par contre semble liée aux zones de contact entre les races tétraploïdes et hexaploïdes dans la chaîne cantabrique (Sra de Humion) et dans les Alpes occidentales. Quant à l'octoploïde, il a été trouvé au sein d'un mélange rapporté par M. CORREVON de VISSO (Abruzzes). Il pourrait dériver de l'union d'un gamète non réduit de l'hexaploïde et d'un gamète normal tétraploïde, soit :  $96 + 32 = 128$ .

Les autres races chromosomiques constituent une mosaïque de populations plus ou moins étendues. La présence de la race diploïde au Portugal a déjà été signalée par 't HART (1972) et QUEIROS (1978). En outre, nos recherches nous permettent de distinguer deux populations de cette race : l'une en Catalogne et l'autre au sud du Massif Central (voir carte 3a). Dans son ensemble, cette race ne semble pas dépasser le Rhône à l'Est et elle est occidentale par rapport au reste de ce complexe. La mention du diploïde dans les Gorges du Verdon par 't HART (1972) mériterait d'être vérifiée, car nos recherches, pourtant très poussées dans cette région, ne nous ont pas permis de l'y retrouver.

La race hexaploïde constitue des populations dans les Pyrénées et dans les Alpes austro-occidentales. Cette race a également été trouvée dans les Alpes bergamasques et en Ombrie (Grosseto). La race hexaploïde se trouve en moyenne à une altitude nettement supérieure à celle des deux autres principales races de ce complexe. Par contre, nos résultats ne nous permettent pas de trouver une différence entre les altitudes moyennes des races diploïdes et tétraploïdes.

Les races diploïdes et hexaploïdes sont incluses dans une trame dont la valence est tétraploïde. Dans les Alpes austro-occidentales cependant (voir carte 3b), on trouve de petites populations isolées de la race tétraploïde au sein de la population hexaploïde. Ces îlots tétraploïdes longent le bord extérieur de l'arc alpin à partir de la région méditerranéenne jusqu'en Valais où nous

avons trouvé cette race à Branson. La présence du *S. sediforme* dans le Valais constitue une addition à la flore de ce canton, cf. JACCARD (1895) et BECHERER (1956).

La population hexaploïde des Alpes austro-occidentales qui n'est pas en contact avec une population diploïde dériverait donc de cette population tétraploïde relictuelle grâce à la production de gamètes non réduits par le tétraploïde, soit :  $64 + 32 = 96$ .

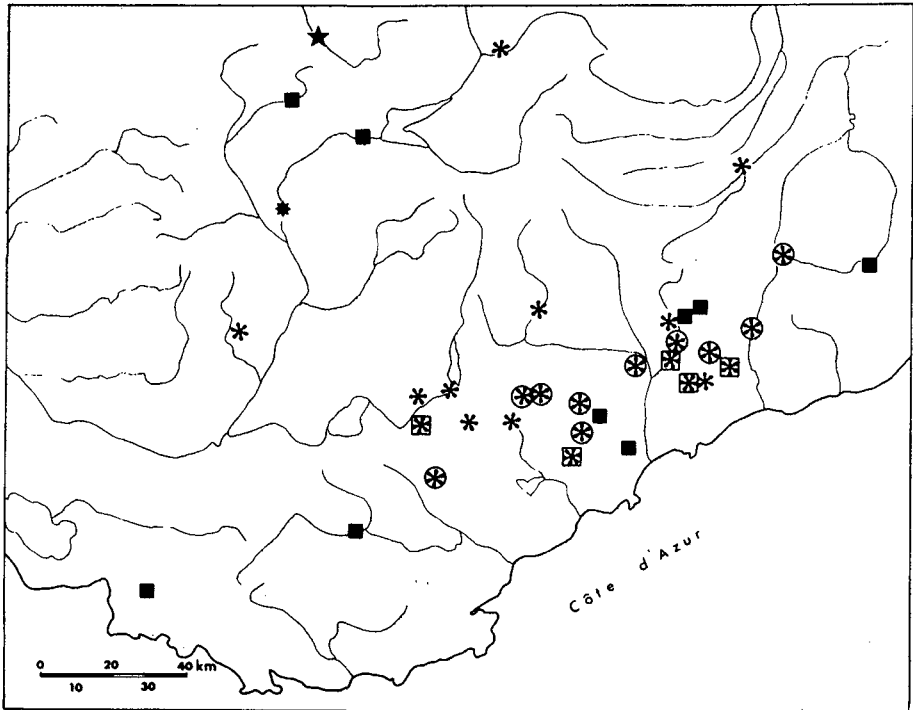
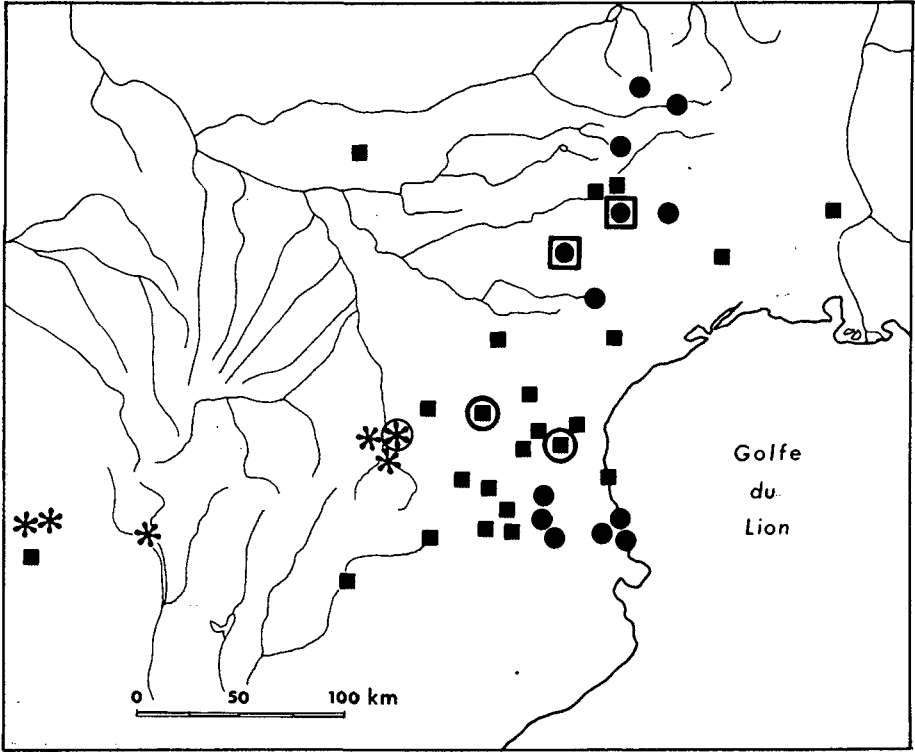
Les hexaploïdes que nous relevons dans cette région sont affectés de pertes de paires de chromosomes dans une forte proportion (voir fig. 1). En effet, les nombres chromosomiques  $2n = 92$  et  $2n = 94$  sont presque deux fois plus fréquents que les autres nombres hypohexaploïdes impairs qui varient de  $2n = 89$  à  $2n = 95$ . Ces pertes de paires de chromosomes résultent vraisemblablement, soit de la production de gamètes non réduits à partir de microspores I ayant subi une perte de chromosome, soit de la fécondation de l'oo-sphère par les deux gamètes du tube pollinique produits à partir d'un grain de pollen ayant un chromosome en moins. Nous avons d'ailleurs constaté que la race tétraploïde de cette espèce est affectée par de l'aneuploïdie négative (voir fig. 5, p. 202) et ceci nous permet de rendre compte de la perte de paires de chromosomes au niveau hexaploïde. Nous proposons d'appeler *aneuploïdie didyme* ce type de variation des nombres chromosomiques. L'aneuploïdie didyme est une conséquence de la production des gamètes non réduits.

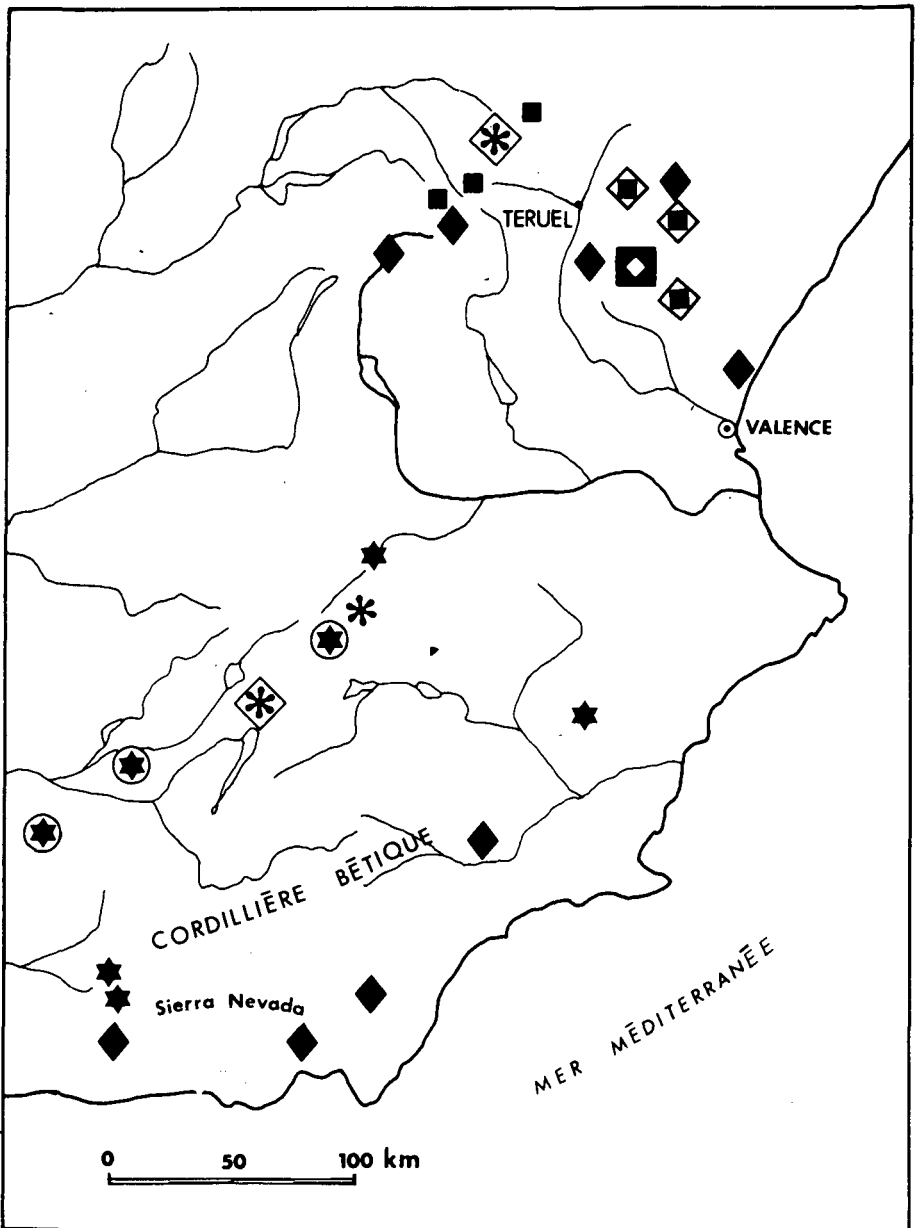
Les deux complexes chromosomiques développés au sein de cette espèce sont en contact dans le sud de la péninsule ibérique dans la région de Teruel et dans la chaîne bétique, voir carte 3c.



Carte 3a. — La race diploïde ( $2n = 32$ ) représentée par des points forme deux populations distinctes, l'une au sud du Massif Central et l'autre dans les Pyrénées-Orientales. Une population de valence hexaploïde ( $2n = 96$ ) représentée par des astérisques occupe les Pyrénées depuis le centre vers l'Ouest. Une population de la race tétraploïde ( $2n = 64$ ) représentée par des carrés, forme une trame unissant les autres populations. L'aneuploïdie qui affecte les races tétraploïde et hexaploïde est représentée par un carré pointé ( $2n = 63$ ), un carré cerclé ( $2n = 62$ ) et par un astérisque cerclé ( $2n = 94$ ).

Carte 3b. — Dans les Alpes austro-occidentales, la race hexaploïde (astérisques,  $2n = 96$ ) est affectée par l'aneuploïdie didyme. Selon qu'il y a perte d'une ou de deux paires de chromosomes l'astérisque est entouré d'un cercle ou d'un carré respectivement. On observe également au sein de cette population hexaploïde la présence de quelques tétraploïdes (carrés). Les étoiles à cinq et à huit pointes correspondent à des stations des races pentaploïde ( $2n = 80$ ) et ennéaploïde ( $2n = ca 144$ ) respectivement.





Carte 3c. — L'aneuploidie d'introgression se développe entre les deux complexes chromosomiques à  $x = 15$  et  $x = 16$  présenté dans le sud de l'Espagne. Les éléments de ces complexes sont représentés par des losanges ( $2n = 60$ ), des carrés ( $2n = 64$ ), des étoiles à six pointes ( $2n = 90$ ) et des astérisques ( $2n = 96$ ). Les étoiles cerclées le long du Guadalquivir correspondent à des nombres compris entre  $2n = 90$  et  $2n = 96$ . Les carrés entourés d'un losange de la région de Téruel indiquent des nombres variant entre  $2n = 60$  et  $2n = 64$ . On se référera au texte pour l'interprétation que nous donnons des nombres  $2n = 77-80$  (astérisque dans un losange) et  $2n = 68-69$  (carré marqué d'un losange).

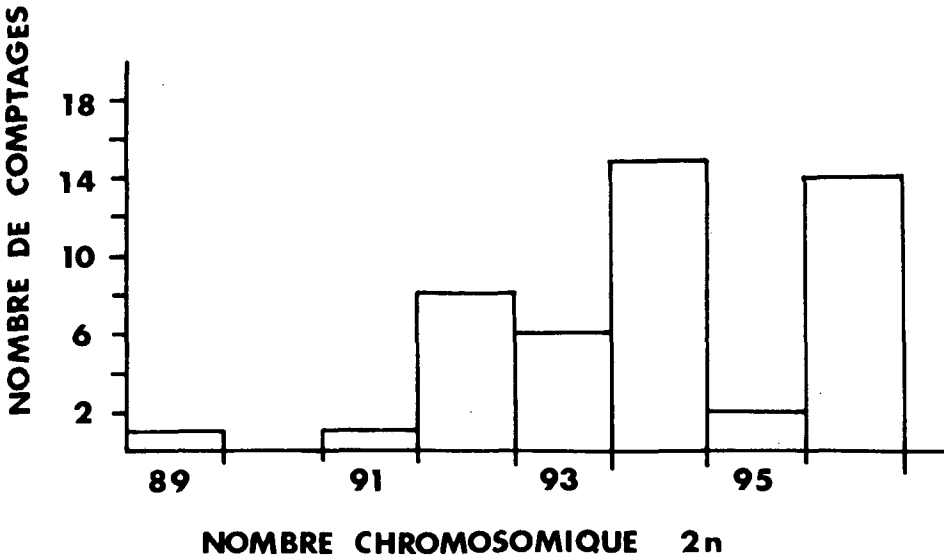


Fig. 1. — Spectre d'aneuploïdie didyme du *S. sediforme* hexaploïde dans les Alpes austro-occidentales.

Nous constatons que les populations tétraploïdes et hexaploïdes qui se développent dans ces régions sont affectées de variations des nombres chromosomiques, voir fig. 2.

Dans la région de Teruel, la population tétraploïde présente un spectre de variation des nombres chromosomiques qui est compris entre  $2n = 59$  et  $2n = 64$ . Cette variation est presque entièrement comprise entre les deux nombres tétraploïdes  $2n = 60$  et  $2n = 64$  qui se développent respectivement à partir des nombres de base  $x = 15$  et  $x = 16$ .

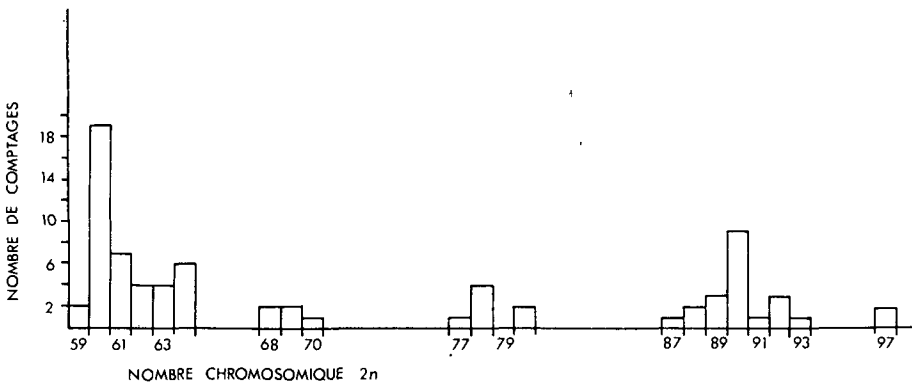


Fig. 2. — Spectre d'aneuploïdie d'introgression du *S. sediforme* dans le sud de l'Espagne.

Dans la chaîne bétique, on observe une série de plantes de valence hexaploïde dont les nombres varient entre  $2n = 87$  et  $2n = 97$ . Étant donné l'absence d'une race diploïde dans cette région, il est vraisemblable que ces hexaploïdes dérivent des races tétraploïdes en présence grâce à la production de gamètes non réduits. En effet nous obtenons, en additionnant les nombres somatiques et gamétiques des deux races tétraploïdes en présence, les nombres hexaploïdes suivants:  $2n = 90, 92, 94$  et  $96$  soient:  $60 + 30 = 90$ ,  $60 + 32 = 92$ ,  $64 + 30 = 94$  et  $64 + 32 = 96$ . Des croisements entre les plantes de nombres chromosomiques vicinaux seraient à l'origine des plantes de nombre chromosomique impair.

En plus de ces nombres chromosomiques de valence tétraploïde et hexaploïde, on trouve également des nombres de valence pentaploïde. Il s'agit encore de nombres chromosomiques variables qui s'observent dans la région de Teruel et dans la chaîne bétique. La variation de nombre chromosomique de ces deux plantes est comprise entre  $2n = 77$  et  $2n = 80$ , le nombre  $2n = 78$  étant le plus fréquent (4 comptages sur 7 au total). Ce nombre hypopentaploïde résulte vraisemblablement d'un croisement entre un hexaploïde à  $2n = 96$  et un tétraploïde à  $2n = 60$ , soit:  $48 + 30 = 78$ . Il est vrai que d'autres possibilités existent, comme le croisement d'un hexaploïde à  $2n = 90$  par un tétraploïde à  $2n = 64$  qui donnerait une plante à  $2n = 77$ , soit:  $45 + 32 = 77$ .

Le rétrocroisement de l'hypopentaploïde avec certains hexaploïdes pourrait expliquer l'existence de plantes dont le nombre chromosomique est inférieur à  $2n = 90$  ( $2n = 87, 88$  et  $89$ ), soient:  $39 + 48 = 87$  et  $40 + 48 = 88$ . Enfin le rétrocroisement de l'hypopentaploïde avec un tétraploïde serait à l'origine d'une plante dont le nombre chromosomique varie entre  $2n = 68$  et  $2n = 69$ , soit:  $39 + 30 = 69$ .

La variation des nombres chromosomiques observés dans cette région ressemble à de l'aneuploïdie, mais elle s'explique par l'introgression des deux complexes chromosomiques en présence; aussi nous appelons cette variation *aneuploïdie d'introgression*. En effet, les bornes de cette variation au niveau tétraploïde et hexaploïde coïncident avec les nombres chromosomiques tétraploïdes et hexaploïdes des deux complexes en présence et d'autres nombres chromosomiques sont attribuables au croisement et au rétrocroisement de races de valence différente appartenant aux deux complexes.

Certains des nombres que nous venons de discuter pourraient également s'expliquer par le croisement entre le *S. sediforme* et le *S. forsterianum*. Ces deux espèces sont sympatriques dans le sud de l'Espagne.

Ainsi le croisement d'un tétraploïde du *S. forsterianum* par un *S. sediforme* également tétraploïde à  $2n = 60$  pourrait donner une plante à  $2n = 78$ , le *S. forsterianum* contribuant par un gamète non réduit soit:  $48 + 30 = 78$ .

La morphologie de ces plantes ne correspond pas à celle des hybrides obtenus par 't HART (1978), mais elle se rapproche plutôt du *S. sediforme*.

L'existence de l'hybridation de ces deux espèces n'est cependant pas exclue. Nous avons trouvé dans la Sierra Nevada une population de *S. forsterianum* à  $2n = 77-81$ . Ce nombre chromosomique pourrait être le résultat du croisement entre le *S. sediforme* hexaploïde à  $2n = 90$  par le *S. forsterianum* hexaploïde à  $2n = 72$ , soit:  $45 + 36 = 81$ . La présence des races hexaploïdes des *S. sediforme* et *S. forsterianum* a de plus été mise en évidence en Sierra Nevada.

Ailleurs dans le sud de la France l'aneuploïdisation de la race tétraploïde du *S. sediforme* à  $2n = 64$  pourrait être une conséquence de l'introgression avec le *S. forsterianum* à moins que ce ne soit avec une population maintenant éteinte de la race à  $2n = 60$  du *S. sediforme*. L'origine de cette aneuploïdisation soulève quelques difficultés sur lesquelles nous reviendrons plus loin.

Enfin soulignons que les quelques résultats dont nous disposons pour l'Afrique du Nord montrent que les races chromosomiques de valence très élevée se trouvent dans cette région. Nous avons déjà signalé la présence au Maroc d'une plante à  $2n = 149$  que nous croyons être un hypodécaploïde fondé sur  $x = 15$ . En 1972, 't HART a signalé la présence d'une plante à  $2n = 176$  en Sicile, il s'agirait d'un endécaploïde fondé sur  $x = 16$ . Nous avons obtenu, par semis d'un lot de graines reçues du jardin botanique d'Ariana en Tunisie, un ensemble de plantes pour lesquelles nous avons observé les nombres chromosomiques suivants:  $2n = 151, 160, 169, 171$  et  $174$ . Précisons que les nombres  $2n = 169$  et  $171$  ont pu être comptés à deux reprises dans chaque cas au sein d'une même racine, ce qui confirme l'exactitude de ces comptages quelque peu surprenants. Il s'agit vraisemblablement d'un essaim d'hybrides entre des races chromosomiques dont les nombres présentent un spectre d'aneuploïdie d'introgression.

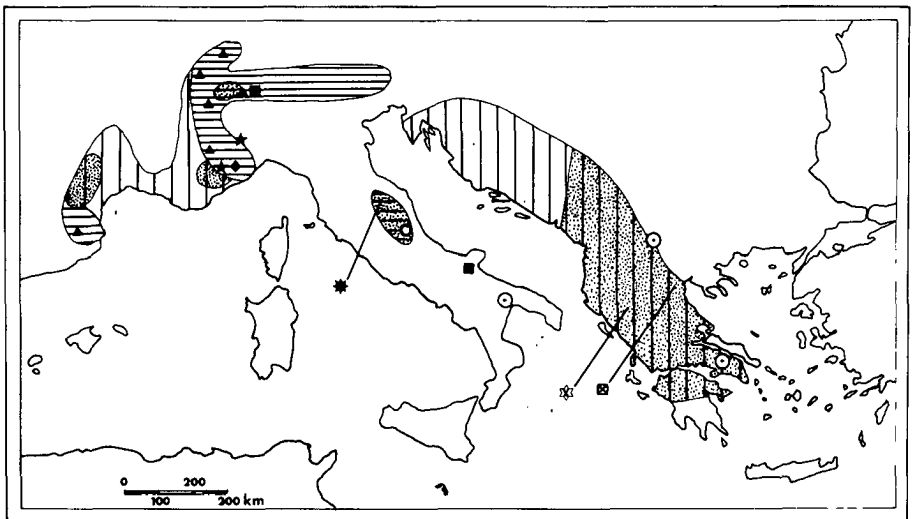
L'introgression de l'endécaploïde à  $2n = 176$  avec le déciploïde à  $2n = 160$  expliquerait assez bien l'apparition d'une bonne partie de ce spectre en effet puisque  $88 + 80 = 168$ ,  $88 + 84 = 172$  et  $88 + 86 = 174$ . Le croisement entre l'endécaploïde et le tétraploïde à  $2n = 64$  pourrait rendre compte de l'existence du nombre  $2n = 151$ , le tétraploïde contribuant un gamète non réduit soit:  $88 + 64 = 152$ . L'existence de ce nombre pourrait également s'expliquer par le croisement entre le déciploïde et un ennéploïde, mais la présence du tétraploïde à  $2n = 64$  a été signalée à Malte par 't HART (1972).

Quant à l'origine des races déciploïde et endéciploïde, elle serait attribuable à l'introgression entre les races tétraploïdes et hexaploïdes en passant par un intermédiaire octoploïde. L'existence de l'octoploïde est connue dans les Abruzzes et l'union de gamètes non réduits de cette race avec ceux des races tétraploïdes et hexaploïdes serait à l'origine des races déciploïdes et endéciploïdes respectivement soit:  $8x + 2x = 10x$  et  $8x + 3x = 11x$ .

Du point de vue phytogéographique, l'existence de hauts polyploïdes en Sicile, en Tunisie et non ailleurs serait une conséquence et une mise en évidence de l'existence d'échanges floristiques entre ces régions au Messinien par le pont siculo-tunisien (cf. BOCQUET, WIDLER et KIEFER, 1978).

Contrairement à ce qui s'observe chez le *S. sediforme* où la différenciation de deux nombres de base distincts ne s'accompagne pas d'une différenciation morphologique sensible, on observe avec les deux autres espèces du second groupe, un exemple de différenciation morphologique et écologique qui ne s'accompagne pas de changement au niveau du nombre de base. Les *S. anopetalum* et *S. montanum* sont vicariants au niveau diploïde.

Ces espèces ont pour nombre de base  $x = 17$  et nos recherches cytologiques nous ont permis de compléter les connaissances sur l'amplitude du spectre de variation euploïde qui se développe chez elles. On se référera à la carte 4 pour illustrer les résultats cytogéographiques se rapportant à ces deux espèces.



Carte 4. — Les hachures horizontales indiquent l'aire du *S. montanum* tandis que les hachures verticales indiquent l'aire du *S. anopetalum*. Les régions pointillées correspondent aux populations tétraploïdes tandis que les régions non pointillées indiquent des populations diploïdes. Le cercle, le triangle, le carré, l'étoile à huit pointes correspondent aux races  $2x$ ,  $3x$ ,  $4x$  et  $8x$  du *S. montanum* respectivement. Le losange et les étoiles à cinq pointes représentent un tétraploïde et les pentaploïdes d'origine hybridogène. Les cercles pointés indiquent la présence du *S. anopetalum* diploïde. L'introgression entre le *S. sediforme* et le *S. anopetalum* est représentée par un carré ( $2n = 61$  à  $68$ ) et l'étoile à six pointes ( $2n = 96$  à  $101$ ) marqués d'un X.

Pour le *S. montanum*, aux nombres diploïde à  $2n = 34$  et triploïde à  $2n = 51$  déjà connus d'après les travaux antérieurs: GADELLA et KLIPHUIS (1968, 1970a et b), 't HART (1972 et 1978), s'ajoute la race tétraploïde à  $2n = 68$  qui est rare dans les Alpes occidentales (Valais occidental) et relativement fréquente dans la péninsule italienne. Nous avons aussi obtenu une plante à  $2n = 136$ , rapportée de Visso dans les Abruzzes par M. CORREVON, soit une plante de valence octoploïde. Cette plante était mélangée à l'octoploïde du *S. sediforme* à  $2n = 128$ .

La race diploïde qui est la plus fréquente dans les Alpes se rencontre aussi dans la petite population des Pyrénées-Orientales de même qu'à la Maielletta dans les Abruzzes. La race triploïde apparaît sporadiquement au sein de la population diploïde plus particulièrement dans la partie occidentale de l'aire: Jura, Valais occidental, Haute-Savoie, Hautes-Alpes. Une plante de valence triploïde a également été trouvée dans les Pyrénées-Orientales.

Pour le *S. anopetalum*, aux races diploïdes et tétraploïdes respectivement à  $2n = 34$  et  $2n = 68$  connues par les travaux de 't HART (1972 et 1978), s'ajoutent les races triploïdes à  $2n = 51$  en Yougoslavie et pentaploïdes à  $2n = 85$  dans les Alpes austro-occidentales.

La population occidentale du *S. anopetalum* consiste en un noyau central de valence diploïde flanqué de deux populations tétraploïdes excentriques: l'une dans les Alpes austro-occidentales et l'autre dans les Corbières. Notons que cette race est liée aux zones de contact entre les deux espèces.

Dans la population orientale, on observe la race diploïde au Nord et une population tétraploïde au Sud. Les diploïdes atteignent cependant le sud de la péninsule balcanique à l'Est: Mont Parnasse (cf. 't HART, 1978) et Macédoine. En 1972, 't HART signale également la présence du diploïde au sud de l'Italie dans les Pouilles.

L'examen du complexe chromosomique développé par ce couple d'espèces permet de constater que la zone de contact entre celles-ci est le site de la genèse de populations polyploïdes.

Rappelons que nous observons du Nord au Sud, le long de la marge extérieure des Alpes occidentales et dans le Jura, l'apparition de quelques triploïdes au sein de la population diploïde du *S. montanum*, le développement d'une petite population tétraploïde du *S. montanum* dans le Valais occidental et le développement d'une population tétraploïde du *S. anopetalum* dans les Alpes austro-occidentales. Rappelons également que cette région est la zone

de contact entre la population alpine du *S. montanum* et la population occidentale du *S. anopetalum*.

L'apparition de triploïdes au sein de la population diploïde du *S. montanum* indique qu'il y aurait production de gamètes non réduits par certains diploïdes dans cette région. Puisque ce phénomène se produit dans la zone de contact, il y a de fortes chances qu'il soit une conséquence de la formation d'hybrides entre les espèces en présence. En effet, les triploïdes n'ont été mis en évidence que dans la zone de contact et l'augmentation de la fréquence de la production des gamètes non réduits par les hybrides est un phénomène déjà connu, cf. HARLAN et DE WET (1975).

La genèse des tétraploïdes du Valais occidental s'expliquerait par l'union de gamètes non réduits du triploïde avec des gamètes normaux du diploïde, soit :  $51 + 17 = 68$ . La production de gamètes non réduits par le triploïde est d'ailleurs démontrée dans cette région par l'existence d'une plante à  $2n = 83$  rapportée de Gros (Hautes-Alpes) par M. FAVARGER. Cette plante qui ressemble à un *S. sediforme* serait un hybride entre le tétraploïde de cette espèce à  $2n = 64$  et le triploïde du *S. montanum* à  $2n = 51$ , celui-ci contribuant par un gamète non réduit, soit :  $32 + 51 = 83$ .

Ajoutons que le triploïde est également susceptible de produire des gamètes réduits à  $n =$  ca 25-26 chromosomes, car l'origine de plantes dont le nombre varie entre  $2n = 39$  et  $40$  [Roche (Vaud)], ou  $2n = 59$  et  $60$  (Martigny en Valais) ne peut s'expliquer que par l'union de ces gamètes du triploïde avec ceux du diploïde ou du tétraploïde respectivement, soit :  $25-26 + 17 = 42-43$  et  $25-26 + 34 = 59-60$ .

L'introgression des races diploïde et tétraploïde semble aller plus loin encore puisque nous avons trouvé dans la région de Champex (Valais) des plantes qui présentent un spectre d'aneuploïdie d'introgression qui s'étend de  $2n = 35$  à  $2n = 39$ . Ce spectre serait le résultat du rétrocroisement de plantes à  $2n = 39-40$  avec le diploïde soit :  $18-19-20 + 17 = 35-36-37$ .

Avant d'aborder l'étude du développement de la population plus méridionale du *S. anopetalum* tétraploïde, nous pouvons conclure que les phénomènes que nous observons au nord de la zone de contact correspondent à un stade inchoatif dans le développement d'un complexe chromosomique. Les races polyploïdes s'y développeraient de manière progressive par suite de l'introgression dans la zone de contact induisant la production de gamètes non réduits. De plus, la production de gamètes réduits par le triploïde permet de

penser que les diploïdes et les tétraploïdes d'origine hybridogène seraient également susceptibles de participer à l'introgression entre eux ou avec des races parentales de même valence, ce qui expliquerait que nous n'ayons pas trouvé au sein de notre échantillon d'exemples d'hybrides qui correspondent morphologiquement à ceux qui ont été obtenus expérimentalement par 't HART (1978).

La population tétraploïde qui se développe dans les Alpes austro-occidentales se rattache au type morphologique du *S. anopetalum*. Il y a lieu de distinguer deux frontières dans ce cas : la zone de contact entre la population orophile diploïde du *S. montanum* et la population moins orophile tétraploïde du *S. anopetalum* et la zone de contact entre cette dernière population et la population planitiaire diploïde du *S. anopetalum*.

Ni les prospections de 't HART, ni les nôtres n'ont permis de déceler des triploïdes à  $2n = 51$  du *S. anopetalum*, que ce soit dans la zone de contact entre les populations diploïdes et tétraploïdes ou ailleurs en France. Pourtant, 't HART (1978) a pu réaliser des hybrides expérimentaux entre les deux races et les plantes obtenues étaient de valence triploïde à  $2n = 51$ . Par conséquent, il n'y a pas d'indices qui nous permettent de conclure que les races en présence se croisent dans la nature ni que le diploïde de cette espèce produise des gamètes non réduits. Il s'agit donc d'une zone de contact inerte.

Par contre, à la frontière entre le *S. montanum* diploïde et le *S. anopetalum* tétraploïde, on observe la présence de deux hybrides interspécifiques. L'un de ces hybrides est une plante à fleur jaune pâle de valence tétraploïde à  $2n = 68$  (Col de Tende et Col delle Salines), l'autre est une plante qui ne se distingue pas morphologiquement du *S. anopetalum* et elle est de valence pentaploïde à  $2n = 85$  (Vermenagna Robilante et St-Martin-Vésubie).

La nature hybridogène des tétraploïdes est indiquée par le caractère de la couleur de la fleur qui est intermédiaire entre celles des parents. L'origine de ces plantes implique la production de gamètes non réduits par le diploïde du *S. montanum* et leur union avec des gamètes normaux du *S. anopetalum* tétraploïde, soit :  $34 + 34 = 68$ .

La nature hybridogène du pentaploïde à  $2n = 85$  n'est pas évidente morphologiquement, mais l'origine de ce nombre chromosomique ne peut pas s'expliquer autrement que par l'union d'un gamète non réduit du *S. anopetalum* tétraploïde à  $2n = 68$  avec un gamète normal du *S. montanum* à  $2n = 34$ , soit :  $68 + 17 = 85$ . La production de gamètes non réduits par le *S. anopetalum* tétraploïde permet de supposer que tôt ou tard on devrait découvrir dans cette région des individus hexaploïdes à  $2n = 102$  du *S. anopetalum*, soit :  $68 + 34 = 102$ .

Le complexe chromosomique développé par le *S. anopetalum* dans les Alpes austro-occidentales serait à un stade de différenciation plus avancé que celui qui se développe plus au Nord chez le *S. montanum*. Il est par contre moins différencié que celui que développe le *S. sediforme* dans les Alpes austro-occidentales.

Les phénomènes qui se produisent dans la zone de contact entre la petite population du *S. montanum* des Pyrénées-Orientales et la population du *S. anopetalum* sont analogues à ceux qui se produisent le long de la marge extérieure des Alpes occidentales et ils s'expliquent de la même manière.

Nous pourrions attribuer le développement de la population tétraploïde du *S. montanum* au nord de la zone de contact à de l'introggression unidirectionnelle de cette espèce avec une population tétraploïde hybridogène originelle, cf. STEBBINS (1971), p. 149. L'existence d'hybrides tétraploïdes du *S. anopetalum* dans la partie méridionale de cette zone laisse supposer que ce mécanisme peut se produire en effet. Cependant le développement de la population tétraploïde du *S. anopetalum* dans les Alpes austro-occidentales ne peut pas s'expliquer par ce mécanisme d'après ce que nous avons observé. Un autre mécanisme qui pourrait permettre de rendre compte du développement de populations qui se rattachent morphologiquement au type de l'espèce parentale orophile en amont de la zone de contact et au type de l'espèce parentale planitiaire en aval de la zone de contact, serait celui de la ségrégation chromosomique, cf. STEBBINS (1971), p. 148.

On remarque que les deux populations hexaploïdes du *S. sediforme* à  $2n = 96$  se développent sensiblement dans les mêmes régions que celles où le *S. anopetalum* et le *S. montanum* viennent en contact: Alpes austro-occidentales et Pyrénées. On peut donc se demander si l'amorce de la polyploïdisation du *S. sediforme* tétraploïde dans ces régions ne serait pas aussi liée à de l'introggression entre ces trois espèces en présence.

Nous avons déjà attribué à un croisement entre le *S. montanum* triploïde à  $2n = 51$  et le *S. sediforme* tétraploïde à  $2n = 64$  l'origine de la plante de Gros (Hautes-Alpes) à  $2n = 83$ . Nous avons compté les nombres  $2n = 82$  et  $2n = 92-93$  pour des plantes provenant de Collelungo (Grosseto, It.). La plante à  $2n = 82$  aurait une origine semblable à celle de Gros et la plante à  $2n = 92-93$  serait le produit d'un rétrocroisement entre le triploïde parental à  $2n = 51$  et l'hybride à  $2n = 82$ , soit:  $51 + 41 = 92$ . Il s'agit d'un hétéroploïde d'introggression.

C'est également à de l'introggression entre ces deux espèces que nous attribuons l'origine de plantes de provenance orientale à  $2n = 97-98$ . Ces hétéro-

ploïdes proviennent de Kamnik (Slovenie, Yu); de Hollenfels (Oberosterreich, Au) et de Rudolstadt (Gera, Ge).

La morphologie de ces plantes rappelle à la fois le *S. montanum*: fleurs jaunes, corymbe aplati et le *S. sediforme*: plantes robustes, présence de poils à la base du filet des étamines, calice relativement court par rapport à celui du *S. montanum*. Le nombre  $2n = 98$  qui est la somme des nombres chromosomiques somatiques du *S. sediforme* tétraploïde à  $2n = 64$  et du *S. montanum* diploïde à  $2n = 34$  indique qu'il s'agirait d'un hybride allopolyploïde entre ces deux espèces.

La morphologie de ces plantes correspond bien à celle du *S. montanum* ssp. *orientale* décrit par 't HART (1978). De plus le nombre  $2n =$  ca 96 attribué par cet auteur à ce taxon est presque identique à ceux que nous avons comptés. Par conséquent nous pensons qu'il y a identité entre le *S. montanum* ssp. *orientale* et l'hybride allopolyploïde entre le *S. sediforme* et le *S. montanum*.

Les travaux de 't HART (*loc. cit.*) démontrent que cet allopolyploïde serait en train de se répandre dans l'Est. C'est probablement l'allopolyploïdie qui confère à cet hybride la stabilité qui lui permet de se répandre et de constituer une population. Les autres hybrides entre ces espèces ne semblent pas avoir ce comportement, car ils sont moins fréquents.

La genèse de cet allopolyploïde s'expliquerait plus facilement par de l'introggression que par l'union directe de deux gamètes non réduits des *S. sediforme* tétraploïde et *S. montanum* diploïde parce que cette hypothèse ne fait pas intervenir la coïncidence de deux événements rares.

De plus l'introggression du *S. sediforme* avec les autres espèces du second groupe est mise en évidence par les spectres d'aneuploïdie d'introggression qui se développent chez ces espèces au niveau tétraploïde.

L'aneuploïdie des races tétraploïdes des *S. anopetalum* et *S. montanum* est comprise respectivement entre  $2n = 64$  à 69 (voir fig. 3) et  $2n = 62$  à  $2n = 69$  (voir fig. 4). Plus de 90% de ces nombres sont compris entre le nombre chromosomique tétraploïde du *S. sediforme* à  $2n = 64$  et ceux des deux autres espèces à  $x = 17$ , soit  $2n = 68$ . La race tétraploïde à  $2n = 64$  du *S. sediforme* est également affectée de variation aneuploïde dont le spectre s'étend de  $2n = 56$  à  $2n = 66$  (voir fig. 5). La partie de ce spectre qui est supérieur à  $2n = 64$  serait la conséquence de l'introggression entre le *S. sediforme* et l'une des espèces à  $2n = 68$ .

La genèse progressive de l'allopolyploïde à  $2n = 98$  oriental pourrait se faire à partir d'un intermédiaire hybridogène à  $2n = 66$  par l'union d'un

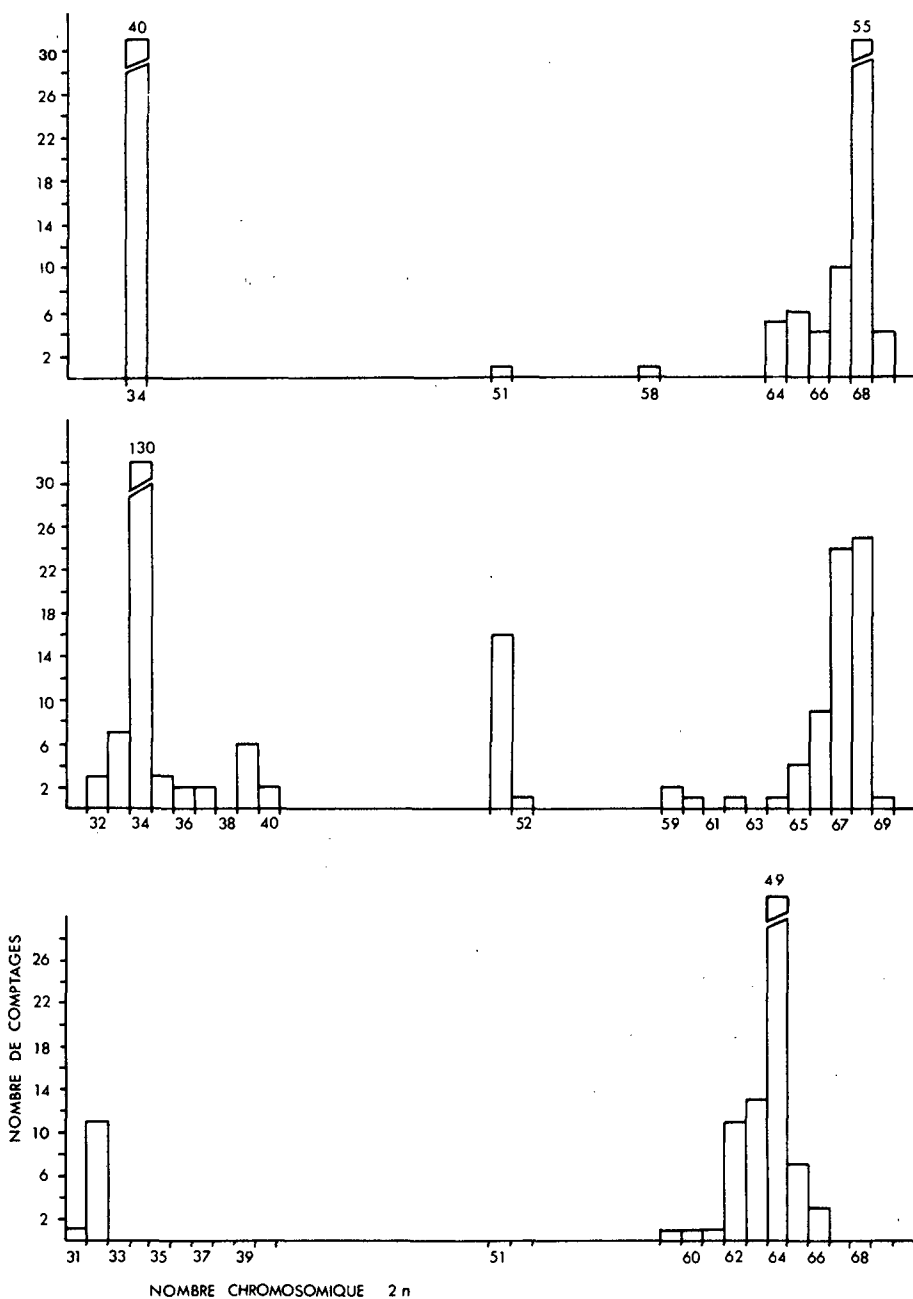


Fig. 3. — Spectre des nombres chromosomiques du *S. anopetalum*.

Fig. 4. — Spectre des nombres chromosomiques du *S. montanum*.

Fig. 5. — Spectre des nombres chromosomiques du *S. sediforme* (× 16) diploïde et tétraploïde.

gamète non réduit de ce dernier avec un gamète normal du *S. sediforme* tétraploïde, soit :  $66 + 32 = 98$ .

C'est également à de l'introgression que nous attribuerions l'origine du *S. rupestre* ssp. *erectum* décrit par 't HART (1978).

Cette plante qui n'est connue que d'une provenance en Istrie a  $2n = 64$  comme nombre chromosomique. Elle possède à la fois la couleur jaune des fleurs du *S. montanum* et le manchon de poils staminaux du *S. sediforme*. Il est vrai que ces deux caractères morphologiques se rencontrent également chez le *S. rupestre* et c'est pour cette raison que 't HART fait de cette entité une sous-espèce du *S. rupestre*.

La disposition dressée de l'inflorescence avant l'anthèse chez ce taxon et le nombre chromosomique s'expliquent à nos yeux plus vraisemblablement par l'introgression du *S. sediforme* avec le *S. montanum* que par une autre manière.

En effet, il est possible que le nombre  $2n = 64$  du *S. sediforme* tétraploïde soit reproduit par une série relativement courte de rétrocroisements de celui-ci avec un hybride du *S. sediforme* et du *S. montanum* à  $2n = 66$ . Il suffit de deux étapes de rétrocroisement pour que ce nombre soit reconstitué. Bien que le nombre  $2n = 64$  du *S. sediforme* soit reconstitué de cette manière, cela ne signifie pas pour autant que la garniture chromosomique de l'introgressant soit identique à celle du parent *S. sediforme* à  $2n = 64$ . Il suffirait que le ou les chromosomes porteurs de gènes responsables de la couleur jaune de la fleur de *S. montanum* soient présents chez cette plante pour que cet hybride d'introgression se présente comme un *S. sediforme* tétraploïde à fleurs jaunes.

L'analyse cytologique du complexe chromosomique développé par l'ensemble des espèces du deuxième groupe permet donc de mettre en évidence l'existence de zones de contact actives en Europe continentale. L'activité hybridogène est associée dans cette région aux chaînes de montagnes pyrénéennes et alpines où l'évolution des complexes chromosomiques des espèces du second groupe est fort semblable.

On ne décèle pas d'activité comparable cependant dans la région comprise entre les Pyrénées et les Alpes bien que le *S. sediforme* diploïde et tétraploïde y soit sympatrique du *S. anopetalum* diploïde.

Notre analyse cytologique nous permet également de déceler une activité hybridogène dans les régions plus méridionales de l'Europe péninsulaire: en Italie et dans les Balkans.

La population tétraploïde du *S. montanum* des Abruzzes est affectée d'aneuploïdie d'introgression comme la population alpine. Ceci constitue une mise en évidence indirecte de la présence de la race tétraploïde du *S. sediforme* en Italie. Seule la race hexaploïde a pu être directement mise en évi-

dence dans cette région. On pourrait attribuer la disparition du tétraploïde de cette espèce à son introgression avec le *S. montanum* entre autres. De plus, parmi les plantes de Visso (Abruzzes It.) rapportées par M. CORREVON, nous avons trouvé en plus des octoploïdes des *S. sediforme* à  $2n = 128$  et *S. montanum* à  $2n = 136$ , une plante à  $2n = 132$  qui serait un hybride entre ces deux octoploïdes, soit:  $64 + 68 = 132$ .

Il y a également une zone de contact active entre la population tétraploïde du *S. anopetalum* à  $2n = 68$  et celle du *S. sediforme* tétraploïde à  $2n = 60$  dans le sud des Balkans.

M. CORREVON nous a rapporté de cette région quelques plantes qui se présentent comme du *S. anopetalum* mais dont les nombres varient de  $2n = 96$  à  $101$  et de  $2n = 61$  à  $68$ .

Les nombres  $2n = 96$  à  $101$  qui ont été observés sur des plantes du Tymfé sont inférieures au nombre  $2n = 102$  qu'on attendrait pour un hexaploïde fondé sur  $x = 17$ . C'est pourquoi nous croyons que ces plantes sont plutôt le résultat de la formation d'un hybride entre les deux espèces en présence dans cette région, le *S. anopetalum* ayant contribué par un gamète non réduit, soit:  $68 + 30 = 98$ .

Quant à la série de nombres qui varient de  $2n = 61$  à  $2n = 68$  que nous avons observée pour les plantes du mont Olympe, il s'agit sans doute d'un exemple d'aneuploïdie d'introgression résultant du croisement des races tétraploïdes des deux espèces en présence.

L'activité hybridogène qui se développe dans ces zones de contact n'est probablement pas étrangère à de la polyploïdisation des espèces en contact. En effet, la présence d'une population relictuelle diploïde du *S. montanum* à la Maielletta dans les Abruzzes et la présence d'une population diploïde du *S. anopetalum* au nord de la péninsule balcanique indique que dans ces deux cas le développement de la polyploïdie se serait fait sur place.

Avant de poursuivre avec l'analyse cytologique du *S. rupestre*, du *S. luteolum* et des hybrides plus complexes, nous établirons un parallèle entre ce que nous avons observé et ce que nous connaissons du complexe chromosomique qui se développe chez le *Sempervivum arachnoideum* L. Cette autre espèce de Crassulacée fut d'abord étudiée par MM. ZÉZIGER (1961), UHL (1961a), FAVARGER (1962, 1972 et 1975) et Mlle WELTER en a fait l'objet d'une thèse soutenue en 1977 dont certains résultats furent publiés dans deux articles: WELTER (1979), FAVARGER et WELTER (1979). L'analyse cytogéographique de cette espèce est particulièrement bien documentée.

Il y a de fortes ressemblances entre la répartition des races chromosomiques chez ces deux complexes. Des populations tétraploïdes s'y développent dans les Pyrénées, les Alpes austro-occidentales et dans les Abruzzes. Il y a des populations diploïdes dans le Massif Central et les Alpes centrales. Dans le cas

de la joubarbe, les tétraploïdes des Abruzzes et ceux des Alpes austro-occidentales sont isolés par la présence de diploïde dans l'Apennin Tosco-émilien. Par conséquent une origine polytopique des tétraploïdes est vraisemblable, cf. WELTER (1979), comme chez les espèces d'orpins. La principale différence qui distingue ces deux exemples de complexes chromosomiques est que, chez la joubarbe, on n'observe pas de différences sensibles entre la morphologie des populations diploïdes des Alpes et celles du Massif Central alors que chez les orpins nous pouvons distinguer deux espèces qui se partagent entre ces deux régions.

En dépit de cette absence de différenciation sensible, l'analogie frappante de la distribution des races de ces deux complexes suggère que leur mécanisme de différenciation serait de même nature dans les deux cas. Ajoutons que l'introggression du *Sempervivum montanum* L. avec le *Sempervivum arachnoideum* L. a d'ailleurs été mise en évidence en Corse au moyen de l'analyse cytologique, cf. FAVARGER et WELTER (1979), ce qui renforce l'hypothèse que l'évolution de ces complexes ferait intervenir une activité hybridogène au niveau des zones de contact.

### 2.2.3. — Le *S. rupestre*, le *S. × luteolum* et les autres hybrides

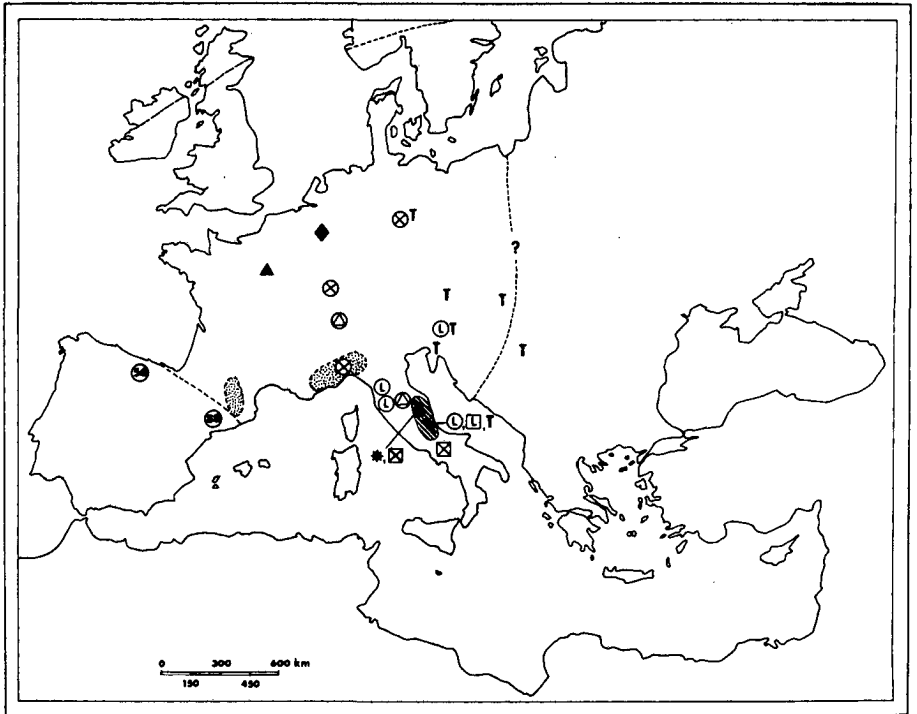
L'analyse cytologique du *S. rupestre* révèle que le nombre chromosomique le plus fréquent chez cette espèce serait  $2n = 112$ , cf. TOYOHUKU (1935), SOEDA (1944) et 't HART (1978).

L'attribution de  $2n = 34$  et de  $2n = 68$  à cette espèce par BALDWIN (1935) repose sans doute sur une confusion de ce taxon soit avec le *S. anopetalum*, soit avec le *S. montanum*.

Les nombres  $2n = 85$ ,  $102$  et  $153$  ont également été attribués à cette espèce par 't HART (1972). Cependant, dans un travail plus récent ('t HART, 1978), ce dernier ne tient pas compte de ces résultats dans sa discussion du nombre de base de l'espèce qu'il explique plutôt à partir des nombres  $2n = 88$  et  $2n = 112$ . Selon 't HART (*loc. cit.*) cette espèce aurait pour nombre de base soit  $x = 8$ , soit  $x = 16$ . Pourtant, comme il le souligne, la méiose de la plante à  $2n = 88$  serait normale, ce qui serait plutôt inattendu chez un endécaploïde.

Pour notre part, nous avons trouvé que la grande majorité des plantes examinées avaient un nombre chromosomique variable qui se rapproche le plus de  $2n = 112$ . Les nombres  $2n = 140$  et  $2n = 168$  ont également été observés une fois dans chaque cas. La plante à  $2n = 168$  serait un triploïde qui résulterait de l'union d'un gamète non réduit du diploïde à  $2n = 112$  avec un gamète normal, soit:  $112 + 56 = 168$ .

Quant à la plante à  $2n = 140$ , elle résulterait probablement d'un rétro-croisement du triploïde à  $2n = 168$  avec le diploïde, soit  $84 + 56 = 140$ . Ces résultats et ceux qui se rapportent aux hybrides traités ici sont représentés sur la carte 5.



Carte 5. — Les limites de l'aire du *S. rupestre* sont indiquées par un trait discontinu ; le ? signifie que la limite est imprécise à l'Est. Les provenances diploïdes ne sont pas indiquées. Le triangle et le losange noirs correspondent respectivement au triploïde à  $2n = 168$  et à une plante à  $2n = 140$ . Le symbole T correspond au *S. thartii* à  $2n = 98$ . L'étoile à huit pointes et le triangle cerclé correspondent à des hybrides entre le *S. montanum* et le *S. sediforme* dont les nombres chromosomiques sont respectivement  $2n = 132$  et  $2n = 83$ . Les races du *S. luteolum* à  $2n = 88$  et à  $2n = 120$  sont identifiées par la lettre L dans un cercle ou dans un carré respectivement. La zone en pointillé correspond à l'aire du *S. luteolum* à  $2n = 120$ . Les hybrides entre le *S. rupestre* et le *S. montanum* sont représentés par un X dans un cercle ( $2n = 90$ ) ou un carré ( $2n = 124$ ). La plante à  $2n = 124$  de la région de Naples serait un hybride entre le *S. rupestre* et le *S. anopetalum*. La zone hachurée représente les Abruzzes.

Les caractères morphologiques, les nombres chromosomiques et la distribution de cette espèce suggèrent fortement que cette plante serait un allopolyploïde d'origine hybridogène.

Elle possède en effet des caractéristiques morphologiques qui sont propres aux espèces des deux groupes qui se distinguent dans la série *Rupestris* : l'inversion de la polarité de l'inflorescence avant l'anthèse la rapproche du premier groupe tandis que l'absence d'hibernacles sur les bourgeons apicaux du système végétatif la rapproche du second groupe. La présence facultative de poils sur la base du filet des étamines suggère que le *S. sediforme* serait le parent appartenant au second groupe.

La morphologie des hybrides réalisés par HART (1978) entre le *S. sediforme* et le *S. tenuifolium* permet d'écarter l'hypothèse que le *S. rupestre* serait issu d'un croisement faisant intervenir le *S. tenuifolium*. Par contre la morphologie des hybrides obtenus par cet auteur entre le *S. sediforme* et le *S. forsterianum* correspondrait mieux à celle du *S. rupestre*, bien que les fleurs de ceux-ci soient plutôt pâles et que les filets soient glabres.

Le nombre  $2n = 112$  qui est relativement élevé correspond de plus à la somme des nombres chromosomiques somatiques des races tétraploïdes du *S. sediforme* à  $2n = 64$  et du *S. forsterianum* à  $2n = 48$ , soit :  $64 + 48 = 112$ . Ceci nous amène donc à considérer que le *S. rupestre* à  $2n = 112$  est l'équivalent hétéroploïde d'un octoploïde fondé sur  $x = 14$ , soit un nombre de base intermédiaire entre ceux des *S. sediforme* à  $x = 16$  et *S. forsterianum* à  $x = 12$ .

La distribution du *S. rupestre* est également compatible avec l'hypothèse d'une origine hybridogène. En effet ce taxon s'étend depuis les Pyrénées vers l'Est. Or nous avons déjà indiqué que les Pyrénées sont le site d'une activité hybridogène entre les différentes espèces du second groupe de la série *Rupestris*. Il y a également une lacune pyrénéenne dans la distribution du *S. forsterianum* qui sépare une population ibérique hétérogène d'une part d'une population continentale homogène et octoploïde d'autre part.

La genèse de la race octoploïde du *S. forsterianum* serait l'une des conséquences de l'introggression de cette espèce avec le *S. sediforme* lors du franchissement de la zone de contact active pyrénéenne. Cette introggression aurait d'autre part donné naissance au *S. rupestre* à  $2n = 112$ . Le *S. rupestre* aurait ensuite évincé ou assimilé le *S. forsterianum* dans cette région créant ainsi une lacune pyrénéenne dans la distribution de cette espèce.

Étant donné que le croisement du *S. sediforme* et du *S. forsterianum* peut entraîner la formation d'un spectre étendu de nombres chromosomiques hétéroploïdes, surtout si nous tenons compte de la production de gamètes non réduits, il y a plusieurs façons de concevoir la genèse de cette espèce hybridogène.

Ainsi nous pouvons concevoir que le *S. rupestre* a pu se former en une, deux ou trois étapes entre autres. Par exemple, il suffirait de l'union d'un gamète non réduit du *S. sediforme* tétraploïde avec un gamète normal du *S. forsterianum* octoploïde pour que le *S. rupestre* à  $2n = 112$  soit formé en une seule étape soit :  $64 + 48 = 112$ . Ce mode de formation est vraisemblable étant donné que la production de gamète non réduits par le *S. sediforme* tétraploïde a été mise en évidence dans la zone de contact. Un coup d'œil sur la figure 6 révèle d'ailleurs que la fréquence des nombres chromosomiques  $2n = 106, 108$  et  $110$  est anormalement élevée. Nous y verrions un exemple sans équivoque de l'aneuploïdie didyme et ainsi une confirmation de cette hypo-

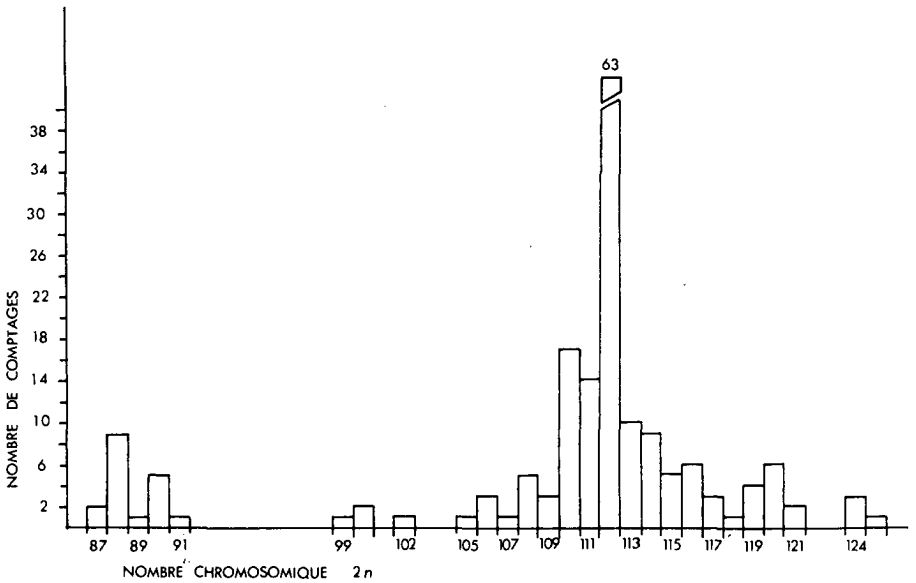


Fig. 6. — Spectre des nombres chromosomiques du *S. rupestre*, du *S. luteolum* et des hybrides du *S. rupestre* avec le *S. montanum*.

thèse si cette série ne pouvait également s'expliquer par l'introgression du *S. rupestre* avec le *S. forsterianum* octoploïde. Cependant la vraisemblance de cette seconde hypothèse est affaiblie par l'absence du nombre chromosomique  $2n = 104$ , premier terme de la série des hybrides d'introgression entre ces espèces.

Le croisement des races tétraploïdes des deux espèces parentales en faisant intervenir la production d'un gamète non réduit par l'un ou l'autre parent pourrait donner naissance à un hybride à  $2n = 80$  ou à  $2n = 88$  d'abord qui pourrait ensuite donner naissance au *S. rupestre* à  $2n = 112$  par rétrocroisement, soit :  $32 + 48 = 80$ ,  $64 + 24 = 88$  et  $80 + 32 = 112$ ,  $88 + 24 = 112$ .

Enfin, l'union de gamètes normaux des races tétraploïdes du *S. sediforme* et du *S. forsterianum* entraînerait la formation d'un hybride à  $2n = 56$ , soit  $32 + 24 = 56$ , qui pourrait ensuite donner naissance aux hybrides à  $2n = 80$  et à  $2n = 88$  par un rétrocroisement faisant intervenir un gamète non réduit de l'hybride à  $2n = 56$ , soit :  $56 + 24 = 80$  et  $56 + 32 = 88$ . Ce dernier mode de formation permettrait d'atteindre le nombre  $2n = 112$  en trois étapes.

Nous avons trouvé le nombre  $2n = 56$  parmi des plantes rapportées par M. KÜPFER de la partie occidentale des Monts Cantabres. Ce nombre correspond d'ailleurs exactement à celui de l'hybride artificiel obtenu par HART (1978) en croisant les deux races tétraploïdes des espèces parentales. Cette plante était mélangée à d'autres dont le nombre chromosomique variait entre

$2n = 61-63$ . Ces dernières se présentaient à nos yeux comme du *S. sediforme*. C'est pour cette raison et parce que nous en avons fait l'examen cytologique à l'état végétatif que leur véritable nature nous a d'abord échappé. Il semble plus probable que les plantes à  $2n = 61-63$  soient des hybrides d'introgression entre la plante à  $2n = 56$  et le *S. sediforme* puisque  $28 + 32 = 60$ ,  $30 + 32 = 62$  etc... Il est donc possible qu'une partie du spectre d'aneuploïdie d'introgression qui se développe chez le *S. sediforme* tétraploïde surtout dans le sud de la France ait cette origine, ce mécanisme s'ajoutant à celui d'une introgression entre les races tétraploïdes des complexes à  $x = 15$  et à  $x = 16$  mise en évidence dans la chaîne bétique.

Quant aux plantes à  $2n = 80$  et à  $2n = 88$ , nous devons admettre qu'un doute subsiste à propos de leur nature. En effet, leur formation à partir d'un gamète à 56 peut non seulement être attribuable à la production de gamètes non réduits par un hybride à  $2n = 56$  mais encore à la production de gamètes normaux par le *S. rupestre* à  $2n = 112$ . Or dans le premier cas, la formation de ces plantes est antérieure à la genèse du *S. rupestre* à  $2n = 112$  tandis que dans le second cas elle en est postérieure. À cette ambiguïté s'ajoute celle de la correspondance du nombre chromosomique  $2n = 80$  de l'hybride avec celui de la race pentaploïde du *S. sediforme* à  $x = 16$ .

Nous avons déjà fait état de l'existence de plantes à  $2n = 80$  que nous avons attribuées à la race pentaploïde du *S. sediforme*. Comme nous n'avons pas observé de caractères morphologiques tels que l'inversion de la polarité de l'inflorescence avant l'anthèse et comme ces plantes correspondent morphologiquement au *S. sediforme*, nous maintenons cette interprétation jusqu'à ce que de nouvelles observations nous permettent de la vérifier. En 1978, 't HART rapporte la présence d'un *S. × luteolum* à  $2n = 80$  dans les Hautes-Alpes. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'un exemple d'hybride entre le *S. sediforme* et le *S. forsterianum*, mais nous suggérons cette hypothèse sous toutes réserves car la présence du *S. forsterianum* n'est pas démontrée dans cette région.

Des plantes à  $2n = 88$  ont été trouvées en Italie et en Yougoslavie et 't HART (*loc. cit.*) signale la présence d'un *S. rupestre* ayant ce nombre chromosomique en Catalogne. Étant donné que le *S. forsterianum* est absent d'Italie et de Yougoslavie, il est fort probable que les plantes à  $2n = 88$  qui se trouvent dans ces régions doivent leur origine à un croisement entre le *S. rupestre* à  $2n = 112$  et le *S. sediforme* tétraploïde. Par contre la plante catalane pourrait bien être un exemple d'un hybride antérieur à la formation du *S. rupestre* à  $2n = 112$  situé dans ou au voisinage de la zone dont le *S. rupestre* serait issu.

Quant aux hybrides formés à partir du *S. rupestre* à  $2n = 112$ , il y a lieu de distinguer entre les hybrides d'introgression d'une part et les hybrides entre le *S. rupestre* et d'autres espèces de la série *Rupestris* d'autre part.

Les hybrides d'introgression du *S. rupestre* peuvent se former par rétro-croisement, soit avec le *S. forsterianum*, soit avec le *S. sediforme*. Dans le second cas, il s'agit alors de *S. luteolum*. Outre les plantes à  $2n = 88$ , que nous venons de signaler en Yougoslavie et en Italie, nous avons également trouvé des plantes à  $2n = 120$  dans les Pyrénées-Orientales et dans les Alpes austro-occidentales. La présence de ces plantes dans ces zones de contact actives constitue une autre mise en évidence de la production de gamètes non réduits par la race tétraploïde du *S. sediforme* dans ces régions puisque  $56 + 64 = 120$ .

C'est également au *S. luteolum* qu'il faut rattacher des plantes à  $2n = 144, 150, 157-8-9$  obtenues par semis d'un lot de graines reçu du Jardin botanique de l'Aquila. Il s'agit d'un essaim d'hybrides dont les nombres chromosomiques relativement élevés s'expliquent par l'union de gamètes non réduits du *S. rupestre* à  $2n = 112$  avec des gamètes normaux des races tétraploïdes et hexaploïde du *S. sediforme* et par le croisement des hybrides entre eux, soit :  $112 + 32 = 144, 112 + 48 = 160, 80 + 72 = 152$  etc...

Il est plus difficile de mettre en évidence l'introgression du *S. rupestre* avec le *S. forsterianum* pourtant la race octoploïde de cette dernière espèce est sympatrique avec le *S. rupestre* à l'est des Pyrénées. Si nous examinons le spectre d'aneuploïdie d'introgression développé dans le complexe du *S. rupestre* (cf. fig. 6), nous constatons qu'une importante partie de ce spectre s'étend de  $2n = 105$  à  $2n = 111$ . Or l'introgression de ces deux entités permettrait de rendre compte en partie au moins de cette importante série de nombres hypodiploïdes soit :  $56 + 48 = 104, 52 + 56 = 108, 54 + 56 = 110$  etc... Le nombre  $2n = 104$  n'a cependant pas été trouvé comme nous venons de le signaler.

Les hybrides qui se forment entre le *S. rupestre* et les espèces du couple *S. montanum-S. anopetalum* sont en fait des tri-hybrides puisqu'ils réunissent les génotypes de trois espèces. Le croisement de ces espèces serait susceptible de donner naissance à des hybrides à  $2n = 90$  ou à  $2n = 124$  soit :  $56 + 34 = 90$  et  $56 + 68 = 124$ .

Nous avons trouvé des plantes à  $2n = 90$  à Chaumont (Jura neuchâtelois), entre Olivetta et Airolo (Ligurie) et à Rudolstadt (Thuringe). Sauf dans le cas de la plante de Thuringe, ces hybrides sont disséminés dans les régions où le *S. rupestre* et le *S. montanum* diploïde sont sympatriques et leur formation implique la production de gamètes non réduits par cette dernière espèce.

Les hybrides à  $2n = 124$ , dont la genèse fait intervenir un gamète non réduit à 68 chromosomes, se rencontrent en Italie depuis la Ligurie jusqu'au sud de la péninsule : Loano (Savona), entre Olivetta et Airolo (Imperia), entre Visso et Castelangelo (Macerata) et au Mte San Angelo (Napoli). La plante de la région de Naples se distingue des autres par ses fleurs jaune plus pâle ce qui

suggère qu'il s'agirait d'un hybride entre le *S. rupestre* et le *S. anopetalum*. Rappelons que 't HART (1972) a déjà signalé la présence du *S. anopetalum* diploïde dans cette région. Ajoutons qu'il est possible que le degré d'hybridisme de ces plantes soit plus élevé que celui que nous leur attribuons puisque des gamètes non réduits ont contribué à leur formation.

Avant de terminer cette analyse du complexe développé par le *S. rupestre* et les taxons hybridogènes qui s'y rattachent, il est nécessaire de discuter certains problèmes taxonomiques qui en découlent. En effet, la distinction entre le *S. rupestre* et le *S. luteolum* serait ambiguë voire impossible si nous considérons que le *S. rupestre* est un hybride entre le *S. sediforme* et le *S. forsterianum* et que le *S. luteolum* est le produit de l'introgression du *S. rupestre* avec le *S. sediforme*. Selon cette interprétation, le *S. rupestre* à  $2n = 112$  pourrait être en fait un *S. luteolum*, ce qui ne correspond pas au sens qui est accordé à ce binome par la communauté scientifique en général.

Le *S. rupestre* à  $2n = 112$  développe une population ce qui n'est pas le cas pour les autres hybrides qui demeurent des cas isolés. En d'autres termes le *S. rupestre* à  $2n = 112$  témoigne d'une stabilité attribuable à sa nature allopolyploïde que n'ont pas les autres taxons hybridogènes. Le comportement du *S. rupestre* à  $2n = 112$  présente un degré d'autonomie comparable à celui des espèces parentales dont il est issu et c'est pour cette raison que nous proposons d'employer ce binome pour désigner cette entité. Le binome *S. luteolum* devrait être réservé pour désigner les hybrides d'introgression entre le *S. rupestre* à  $2n = 112$  et le *S. sediforme*. Les hybrides entre les espèces parentales qui constituent les jalons de la genèse du *S. rupestre* devraient être décrits au moyen de formules qui expriment le mieux la connaissance que nous avons de leur mode de formation.

De même l'allopolyploïde à  $2n = 98$  résultant du croisement entre le *S. sediforme* et le *S. montanum* que nous avons discuté plus haut doit être considéré comme une espèce au même titre que le *S. rupestre* puisqu'il développe également une population. C'est pour cette raison que nous proposons d'appeler ce taxon *S. thartii* stat. nov. basé sur *S. montanum* subsp. *orientale* H. 't HART (1978, p. 106).

### 3. — DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS

#### 3.1. — LA POLARISATION ET L'ORIGINE DES COMPLEXES

En général, la polarisation des complexes chromosomiques développés au sein de la série *Rupestris* est orientée d'Ouest en Est. Il y a tout d'abord la polarisation des races diploïdes à l'ouest des races polyploïdes qui s'observe dans les complexes développés par le *S. tenuifolium*, le *S. forsterianum* et le *S. sediforme*. Chez les deux premières de ces espèces, les races diploïdes sont localisées dans la région ibéro-mauritanienne.

Ensuite, il y a la polarisation orientée dans le même sens que la première qui affecte le degré de différenciation des complexes chromosomiques développés par les différentes espèces. En effet, si nous tenons compte du modèle évolutif des complexes chromosomiques proposé par STEBBINS (1971), nous constatons que ceux qui se développent dans les régions occidentales (*S. forsterianum* et *S. tenuifolium*) sont plus différenciés que ceux qui se développent dans les régions orientales (*S. anopetalum* et *S. montanum*). Cela est particulièrement net chez le *S. forsterianum* où la population ibéro-mauritanienne forme une mosaïque très hétérogène tandis que la population qui s'étend à l'est des Pyrénées est octoploïde et homogène. Les complexes chromosomiques développés par le *S. sediforme* présentent un degré de différenciation intermédiaire par rapport à ceux des espèces précédentes et le complexe méridional fondé sur  $x = 15$  serait plus différencié que le complexe plus septentrional à  $x = 16$  du fait de l'absence d'une race diploïde à  $2n = 30$ .

Enfin la variation des nombres de base forme également une série croissante orientée d'Ouest en Est, soient :  $x = 12$  pour le *S. tenuifolium* et le *S. forsterianum*,  $x = 15$  et  $x = 16$  pour le *S. sediforme* et  $x = 17$  pour le *S. montanum* et le *S. anopetalum*. Bien que la portée évolutive de l'aneuploïdisation croissante ne soit pas évidente *a priori*, nous pouvons supposer que ce phénomène possède une signification évolutive positive, puisque sa polarité est identique à celle de deux autres phénomènes dont la valeur évolutive est généralement admise.

Ces éléments nous permettent d'apporter une réponse à l'une de nos questions de départ, à savoir : les rapports de la flore méditerranéenne avec celle de l'Europe continentale. Les espèces de la série *Rupestris* appartiennent à un élément floristique issu d'un foyer ibéro-mauritanien qui s'est propagé de là vers le Nord et l'Est. Ces espèces retournent vers la Méditerranée à partir de l'Europe continentale en pénétrant dans les péninsules balkanique et italienne. Certains indices démontrent qu'il existe aussi des rapport entre l'Afrique du Nord et le sud de la péninsule italienne (*S. tenuifolium* et *S. sediforme*).

L'inversion de la polarisation du développement des complexes chromosomiques observés le long des Alpes occidentales et en Italie (ceux qui se développent dans le Nord sont relativement moins différenciés que ceux qui se développent dans le Sud) serait la conséquence des Glaciations du Quaternaire. Celles-ci auraient retardé l'évolution des complexes dans les régions septentrionales.

### 3.2. — LE RÔLE DES CHAÎNES DE MONTAGNES ET LA TAXOGENÈSE

Les chaînes de montagnes sont des accidents du relief dont le fort gradient altitudinal dépasse probablement l'amplitude écologique des taxons

d'origine méridionale appartenant à la série *Rupestris*. Par conséquent, une chaîne de montagnes qui est perpendiculaire à la direction de propagation d'un de ces taxons constitue un obstacle infranchissable à moins qu'il ne se transforme en une nouvelle entité adaptée aux altitudes supérieures des montagnes. Le rôle des chaînes de montagnes est passif. C'est la capacité de créer de nouveaux taxons ou la taxogenèse qui permet à une entité biologique de franchir un obstacle, sinon son expansion est contenue par l'obstacle. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que les chaînes de montagnes soient des sites privilégiés par la taxogenèse.

Il y a lieu de distinguer deux types de taxogenèse selon que la formation des nouveaux taxons résulte d'une dissociation progressive d'un taxon original ou selon qu'elle procède brusquement par l'association hybridogène d'un couple de taxons différents. Puisque la taxogenèse hybridogène implique l'existence préalable de plus d'un taxon, elle est secondaire par rapport à la taxogenèse dissociative qui est primaire. Il n'est cependant pas exclu qu'un taxon hybridogène participe à une nouvelle étape de taxogenèse secondaire. En fait, ce qui importe c'est que la taxogenèse primaire crée le potentiel évolutif de la taxogenèse secondaire.

Des huit espèces que compte la série *Rupestris* il y en a deux qui sont d'origine hybridogène: *S. rupestre* et *S. thartii* et six autres dont l'origine est attribuable à la taxogenèse primaire.

Parmi ces dernières nous pouvons distinguer des couples d'espèces vicariantes au niveau diploïde tels les *S. montanum* et *S. anopetalum* ou les *S. tenuifolium* et *S. forsterianum*. Il s'agit de paires de taxons différents du point de vue morphologique mais possédant un même nombre de base.

Le couple de complexes chromosomiques développés par le *S. sediforme* est un exemple de taxogenèse qui n'a pas entraîné de modifications morphologiques mais où le nombre de base a changé. Le *S. pruinatum* est un autre exemple de taxogenèse où la morphologie et le nombre de base ont été modifiés.

Il est également possible que la taxogenèse primaire crée des taxons qui ne se distinguent, ni morphologiquement, ni par leur nombre de base. Bien sûr, ces taxons fantômes échappent à notre analyse, mais leur existence est d'autant plus probable que des exemples des trois autres cas observables sont connus.

Les produits de la taxogenèse primaire apparaissent à la limite de l'aire du taxon original selon un processus centrifuge. Par contre les produits de la taxogenèse secondaire se forment au sein de zones de contact entre deux taxons. Nous appelons ces aires sympatriques des zones de contact actives pour les distinguer des zones de contact inertes parce qu'elles sont le site d'une activité hybridogène. L'activité hybridogène se manifeste cytologiquement

par la prolifération des races polyploïdes et lorsque les taxons en présence diffèrent par leur nombre de base il se développe de l'aneuploïdie d'introgres-sion. L'aneuploïdie didyme observée dans la population hexaploïde du *S. sediforme* au pied des Alpes austro-occidentales ainsi que quelques nombres chromosomiques hétéroploïdes démontrent que la production de gamètes non réduits jouerait un rôle important dans la genèse des races polyploïdes.

A l'instar de la taxogenèse primaire nous pouvons distinguer quatre types de taxogenèse secondaire selon que des différences caryologiques et/ou morphologiques sont présentes ou absentes. Les exemples d'introgres-sion rencontrés dans la série *Rupestris* illustrent ces différents types.

Ainsi l'introgres-sion de deux taxons différents caryologiquement et morphologiquement est illustrée par l'origine des *S. rupestre* et *S. thartii* issus respectivement de l'introgres-sion entre le *S. sediforme* d'une part et le *S. forsterianum* ou le *S. montanum* d'autre part.

La zone de contact entre les deux complexes du *S. sediforme* au sud de l'Espagne est un exemple d'introgres-sion entre deux taxons de morphologie homogène mais différents par leur nombre de base. L'introgres-sion entre deux taxons de même nombre de base mais de morphologie différente est illustrée par la formation de populations polyploïdes dans la zone de contact entre les *S. montanum* et *S. anopetalum* le long des chaînes pyrénéenne et alpine. Enfin l'origine de la polyploïdisation du *S. sediforme* pourrait s'expliquer par de l'introgres-sion entre des taxons fantômes, c'est-à-dire des taxons qui ne diffèrent, ni par leur nombre de base, ni par leur morphologie. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que nous avons trouvé deux populations diploïdes allopatriques du *S. sediforme* dans le sud-ouest de la France.

Si, au contraire de ce qui s'observe dans la série *Rupestris*, les montagnes sont l'habitat normal d'un taxon, alors elles lui serviront de voie de propagation et les barrières qui susciteront la taxogenèse seront de nature planitiaire.

### 3.3. — L'ÉVOLUTION DES COMPLEXES CHROMOSOMIQUES PAR RAPPORT À LA TAXOGENÈSE

Le double mécanisme de la taxogenèse procède de deux facteurs responsables de l'évolution des complexes chromosomiques : l'aneuploïdisation positive des nombres de base, qu'on peut nommer aussi dysploïdie ascendante, et la polyploïdisation.

La portée évolutive de ces deux facteurs dépend de leurs conséquences sur le développement du potentiel évolutif des populations mendéliennes. Le potentiel évolutif ou la plasticité d'une population correspond à sa capacité d'effectuer une transformation permanente. La plasticité est d'origine mutagène mais, dans une population mendélienne, les mutations existent sous deux formes : soit à l'état homozygote, soit à l'état hétérozygote. La plasticité

repose sur la vigueur relative des homozygotes par rapport à celle des hétérozygotes.

Lorsqu'il y a hétérosis, la population se maintient dans un état de polymorphisme en équilibre, ce qui lui permet d'accumuler des mutations et de soumettre de nouvelles combinaisons génétiques à la sélection. Lorsque la vigueur d'un homozygote est supérieure à celle des autres génotypes, la population s'enrichit progressivement de celui-ci et cette transformation se solde par un progrès du point de vue évolutif.

En examinant un échiquier on constate que le spectre de plasticité d'une population correspond à la diagonale des homozygotes. Puisque le nombre des homozygotes varie en raison de  $2^n$  ( $n$  = nombre de chromosomes homologues) l'avantage de l'aneuploïdisation croissante des nombres de base est de doubler l'amplitude du spectre de plasticité pour chaque augmentation du nombre  $n$  d'une unité. L'avantage évolutif ne sera réalisé qu'à la condition que le spectre de plasticité s'exprime. Cela signifie que l'aneuploïdisation positive favorise la taxogenèse seulement lorsque la population polymorphe peut se maintenir assez longtemps ou bien atteindre une taille suffisante pour que les homozygotes aient une chance d'apparaître.

L'augmentation du nombre  $n$  entraîne cependant une diminution de la fréquence relative des homozygotes par rapport à celle des hétérozygotes. Par conséquent l'expression de la plasticité sera retardée si les populations n'augmentent pas lorsque  $n$  augmente. La dérive génique peut alors annuler l'avantage évolutif de l'aneuploïdisation croissante en dégradant prématurément la variabilité de ces populations. La taille des populations impose une limite à l'effet positif de l'augmentation du nombre de base sur la taxogenèse.

La taxogenèse peut encore se poursuivre au-delà de cette limite grâce à la plasticité qui se développe lorsque des polyploïdes se forment à partir de gamètes non réduits d'origine hybridogène. Les gamètes non réduits apportent des paires de chromosomes identiques et produisent ainsi directement un large spectre d'homozygotes.

Le potentiel évolutif qui se développe dans une population soumise à l'hétérosis correspond à celui de la taxogenèse primaire puisque, tant que l'hétérosis persiste, les gènes continuent de circuler au sein d'un même réservoir génétique. La population reste cohérente et dans un état «élastique» puisqu'elle est en équilibre jusqu'à ce que la fixation des homozygotes entraîne son éclatement. Par contre le potentiel évolutif qui se développe lors de la formation des polyploïdes correspond à celui de la taxogenèse secondaire, puisqu'il sera d'autant plus favorable que les chromosomes mis en présence appartiendront à des réservoirs génétiques indépendants. L'autopolyploïdie entraîne une réduction de la vigueur des polyploïdes.

C'est sans doute pour cette raison que l'aneuploïdisation positive des nombres de base précède la polyploïdisation dans l'évolution des complexes chromosomiques développés au sein de la série *Rupestris*.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre reconnaissance à tous ceux qui ont participé à la réalisation de ce travail. Nous remercions particulièrement M. le Professeur C. FAVARGER pour ses encouragements et ses judicieux conseils, M. P. CORREVON, jardinier en chef, pour le soin qu'il apporta à la culture de notre collection de plantes vivantes, M. G. BOSS, bibliothécaire, pour sa participation à nos recherches bibliographiques. C'est avec plaisir que nous évoquons le souvenir de nos expéditions et de nos discussions avec Mlle A. WELTER. Nous avons apprécié au plus haut point son dévouement et sa présence. Nous remercions également ceux qui ont accepté de relire le manuscrit au cours de sa rédaction pour les corrections qu'ils ont permis d'apporter à ce texte.

Enfin les coûts de ces recherches ont été défrayés par des subventions du fonds national de la recherche scientifique en Suisse, de la fondation J.M. AUBERT et de l'Université de Neuchâtel. Nous profitons de cette occasion pour saluer la générosité de la Confédération helvétique à notre égard.

#### APPENDICE

##### Liste des provenances des plantes étudiées.

##### 1. *S. tenuifolium*.

Nombre zygotique,

$2n$

- |    |  |
|----|--|
| 24 | <b>MAROC:</b> Tleta Ketama, Rif occidental, 76-1403.   |
| 48 | <b>ESPAGNE:</b> AVILLA: Sierra de Gredos, 65-1530; BURGOS: Sierra de Humion, 75-1760, LEON: Riano, 75-1704.<br><b>GRÈCE:</b> ARGOLIS: Artemison O. Karya, 77-1304; ILIA: Bassai, pr. Andritsaina, 77-1330.<br><b>ITALIE:</b> CATANIA: Etna, 68-17.<br><b>MAROC:</b> Djebel Tidighin, Rif occidental, 76-1401.  |
| 60 | <b>ESPAGNE:</b> GRANADA: Puerto de Ragua, Sierra Nevada, 77-1165; JAEN: Cazorla, 77-1163; LEON: Lago d'Isoba, 75-1749; TERUEL: Bronchales 77-1162.   |
| 72 | <b>ESPAGNE:</b> CUENCA: Sierra del Agua, pr. Tragacete, 77-1161; GRANADA: Sierra Nevada, Picacho de Veleta, 77-1164; LEON: Picos de Mampodre, 75-1745; TERUEL: Sierra de Javalambre, 77-1160; Sierra de Albarracin, pr. Griegos, 77-1166.<br><b>GRÈCE:</b> ILIA: Andritsaina, 77-1329.<br><b>ITALIE:</b> CATANIA: Etna, 68-18.<br><b>TURQUIE:</b> ISPARTA: Davras D., 75-1433; IZMIR: Boz D., 75-1408, KONYA: Uçpinar, 75-1417, MUĞLA: Girdev D., 75-1429. |
| 96 | <b>GRÈCE:</b> KHANIA: Omalos, Leuka O., Kriti, 77-1302; Therisson, Leuka O., Kriti, 77-1303.   |

2. *S. forsterianum*.

Nombre zygotique

 $2n$ 

- 24 **MAROC**: Gorges de Talembote, pr. Tazaout, Rif occidental, 76-1397; Tleta Ketama, Rif occidental 76-1400.  
**PORTUGAL**: ALTO ALENTOJO: Jila Pouca de Aguiar, 77-184.
- 48 **PORTUGAL**: BEIRA ALTA: Barca d'Alva, 75-1236.
- 72 **ESPAGNE**: GRANADA: Sierra Nevada, pr. Chullo, 77-1131; **LEON**: Riano, Sierra de Pedrosa del Rey, 75-1706; **TERUEL**: Sierra de Albarra-cin, 77-1129.
- 77-81 **ESPAGNE**: GRANADA: Sierra Nevada, Capileira, 77-1130.
- 96 **BELGIQUE**: province du Luxembourg, 76-724.  
**FRANCE**: AVEYRON: Lacalm, 77-992; DOUBS: Saône, 76-418; **LOIRE**: Usson en Forez, 77-994; **LOZÈRE**: Nasbinals, 77-993; **PUY-DE-DÔME**: Mont-Dore, 73-1078.  
**PORTUGAL**: ALENTEJO, Zambejeira 75-1342.

3. *S. sediforme*.

Nombre zygotique

 $2n$ 

- 32 **FRANCE**: GARD: Alzon, 77-958; **HÉRAULT**: Vieussan, 77-955; **LOZÈRE**: Les Vignes, 74-767, Rouffiac, 77-957; Marvejols, 77-960; **PYRÉNÉES-ORIENTALES**: Cerbère, 77-932; Collioure, 77-933; Col du Fourtou, 77-934; Ille-sur-têt, 77-935; Sorède, 77-952; Le Pont de Reynès, 77-1049.  
**PORTUGAL**: BEIRA LITORAL: Figueira da Foz, 75-1070, 77-481; **ESTREMADURA**: Cascais, 75-1241; Sa da Arrabida, 75-1340.
- 47 **PORTUGAL**: **ESTREMADURA**: Cascais, 77-361.
- 60 **ESPAGNE**: ALMERIA: pr. Miliars, 77-1154; Uleila del Campo, 77-1155; **BALEARES**: Bunola, Majorca, 77-931, Porto Cristo, Majorca, 77-1185; **CUENCA**: Gorges de Jucar, 77-1141; Cuenca, 77-1144; **GRANADA**: Sra Nevada, 77-1158; **MURCIA**: Aledo, 77-1156; **TERUEL**: Sra Javalambre, 77-1135; Penarroya, 77-1137; **VALENCIA**: Sagunto, 77-1134.  
**GRÈCE**: IRAKLION: Ano Viannos, Crète, 77-1300; **KHANIA**: Perivolia, Crète, 77-1299; **KORINTHIA**: Loutraki, 77-1328.  
**TURQUIE**: IZMIR: Kusadasi, 75-1397; Ephèse, 75-1427.
- 64 et variations **ESPAGNE**: BURGOS: Orbaneja del Castillo, 62-516; pr. Valdenoceda, 75-1740; **CASTELLON**: entre Barracas et Jerrica, ( $2n = 60-64$ ), 77-1133; **CUENCA**: Sra de Agua, ( $2n = 63-64$ ), 77-1140; **HUESCA**: Jaca, ( $2n = 63, 66$ ), 74-856; **LEON**: entre Lario et Buron, ( $2n = 61-63$ ), 75-1728; **LERIDA**: Organa, 75-1714; **OVIEDO**: pr. Condado, 75-1722; **SANTANDER**: Pozazal, 75-1724; **TERUEL**: pr. Cedrillas, Sra del Pobo, ( $2n = 62-64$ ), 77-1136; Noguerauelas ( $2n = 61-62$ ), 77-1138; pr. Griegos, Sra Albarracin, 77-1142; pr. Villafranca del Campo ( $2n = 63-64$ ), 77-1143.  
**FRANCE**: ALPES-MARITIMES: Courmes, ( $2n = 62-64$ ), 56-846; La Bolène-Vésubie, 76-965; Ste-Élizabeth, 76-966; St-Paul-de-Vence, 76-972; **ARDÈCHE**: Bourg-St-Andéol, 75-999; **ARIÈGE**: pr. Usson les Bains, 77-937, Mirepoix, 77-942; **AUDE**: Limoux ( $2n = 62-64$ ), 77-945; Montagne Noire, 77-946; pr. Pradelles-en-Val, 77-947; pr. Durban-Corbières, 77-948; pr. Villerouge-Termenès, 77-949; pr. Soulatgé, 77-950; Tauch, ( $2n = 62$ ), 77-951; **AVEYRON**: pr. Millau, 75-422; St-Georges-de-Luzençon, 77-956; Hospitalet du Larzac, ( $2n = 63$ ), 77-959; Belmont-sur-

- Rance, (2n = 63), 77-961; BOUCHES-DU-RHÔNE: Allauch, 76-728; CORSE: Bastia, 75-1666; GARD: Pont du Gard, 68-1153; HAUTES-ALPES: La Roche des Arnauds, 76-732; Espinasses, 76-740; HÉRAULT: Pic St-Loup, 74-903; Cazouls-les-Béziers, 77-954; ISÈRE: Charmettes, 76-979; LOT: loc. indet., 76-552, Les Vignes (2n = 63-65), 75-1108; PYRÉNÉES-ORIENTALES: Thués-entre-Valls, 75-1703; Villefranche-de-Conflens, 77-936; Canigou, 77-938; Col de Jau, 77-939, Enveigt, pr. Latour-de-Carol, 77-940; Le Barcarès, 77-953; SAVOIE: Mont Charvin, 76-1387; VAR: Carces, 77-877.
- ITALIE: CUNEO: Ormea, 75-1869.
- SUISSE: VALAIS: Branson, 74-1331; Fully, 75-1100.
- 68-69 **ESPAGNE: TERUEL: Manzanera, 77-1132.**
- 77-80 **ESPAGNE: JAEN: La Puerta de Segura, 77-1149; TERUEL: entre S. Eulalia et Pozondon, 77-1139.**
- 80 **ESPAGNE: BURGOS: Sa de Humion, 75-1742.**  
**FRANCE: HAUTES-ALPES: entre le Col Bayard et Corps, 77-879.**
- 87-89 **ESPAGNE: ALBACETE: pr. Riopar, Sra de Alcaraz, 77-1145.**
- 90 **ESPAGNE: ALBACETE: Balazote, 77-1147; GRANADA: Sra Nevada, 77-1153, 77-1159; MURCIA: Hondon de los Frailes, 77-1157.**  
**GRÈCE: ARGOLIS: Mycènes, 77-1301.**
- 96 et variations **ESPAGNE: ALBACETE: pr. Riopar, Sra de Alcaraz (2n = 96-97), 77-1146; 77-1148; JAEN: Ubeda, (2n = 92), 77-1151; Jaen. (2n = 90-92), 77-1152; HUESCA: Oroel, 75-1755; Boltana, 75-1763; Oroel, 76-1546; San Juan de la Pena, 76-1548.**  
**FRANCE: ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE: Rougon, 76-976; Castellane, 76-977, Villeneuve 76-1070; ALPES-MARITIMES: Col de Tende (2n = 94), 74-844; Saorge (2n = 94), 74-1159; Gourdon, (2n = 94), 74-1161; Daluis, 74-1165; pr. Thorenc, (2n = 93-94); 75-1725; Col de Braus, (2n = 94), 76-961; (2n = 96), 76-962; St-Jean de la Rivière, (2n = 92-96), 76-963; entre Brouis et Sospel, (2n = 92-94), 76-964; Roquebillière, 76-967; Luceran, (2n = 92), 76-968; Grasse, (2n = 92-96), 76-970; Loda, (2n = 93-94), 76-971; Gréolières, (2n = 94), 76-973; Col de Bleyne, (2n = 94), 76-1013; Toudon, (2n = 94), 76-1285; ARIÈGE: Tarascon-sur Ariège, 77-941; Col de Bouich, pr. Foix, 77-943; Foix, (2n = 94), 77-944; HAUTES-ALPES: Mont Dauphin, 76-978; VAR: La Roque Esclapon, 76-969; Fosse des Cavaliers, (2n = 92), 76-975; Château-double, (2n = 92-94), 77-1162.**  
**ITALIE: BRESCIA: Magasa, (2n = 95), 74-1462; CUNEO: Vignolo, 74-1149; GROSSETO: Porto San Stefano, 76-76.**
- 128 **ITALIE: MACERATA: entre Visso et Castelangelo, 71-1560.**
- ca 144 **FRANCE: ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE: Sisteron, 77-876.**
- ca 150 **MAROC: Rif occidental, Talembote, (2n = 149), 76-1396.**
- ca 170 **TUNISIE: Tunis ex J.B. Ariana, (2n = 151-174), 75-447.**

4. *S. montanum*.

34

**AUTRICHE: TIROL: Brenner, 69-1657.**

**FRANCE: ALPES-MARITIMES: Mt Mounier, 68-114; Col d'Isola, 74-1158; Col de Tende, 76-987; Gordolasque, 76-994; Boréon, 76-995; Madone de Fenestre, 76-996; St-Martin-Vésubie, 76-1005; Col de la Cayolle, 76-1018; ARIÈGE: Usson-les-Bains, 77-974; DOUBS: Montferand, 57-773; HAUTES-ALPES: pr. Ceillac, 65-1063; Val Mélézet, 74-1451, Le Roux, 76-419; Col du Lautaret, 76-1008; HAUTE-SAVOIE: Mt Ferrond, pr. Magland, 76-1356; Les Gets, 76-1357; Argentière, 76-1358; ISÈRE: Villard-de-Lans, 76-1022; Corrençon-en-Vercors, 76-1023;**

PYRÉNÉES-ORIENTALES: Banyuls, 77-971; Tour de Madeloc, 77-972; SAVOIE: Lanslebourg, 66-462; Les Déserts, 76-1024; Hauteluçe, 76-1342; Tignes, 76-1343; Bourg-St-Maurice, 76-1344; Lanslevillard, 76-1345; Modane, 76-1346; entre St-Colomban et le Col du Glandon, 76-1347; St-Jean d'Arves, 76-1348; Moutiers, 76-1349; Col de la Madeleine, 76-1350; La Thuile sous Celliers, 76-1351; Planay, 76-1352; Col d'Arves, 76-1353; Mt Jovet, pr. Montagny, 76-1354; Pierre Pourrie, pr. Albertville, 76-1355.

ITALIE: BELLUNO: Cernadoi, pr. Cortina d'Ampezzo, 77-1234; BOLZANO: Vuestiers (Tires), 76-1529; Ponte Gardena, 76-1530; Franzenfest (Fortezza), 76-1531; CUNEO: Mongioie, 74-1127, 74-1132; Santuario di Sant'Anna, pr. Vinadio, 74-1148; Vignolo, 74-1150, 74-1152, 74-1153; Ponte di Nava, 75-1871; L'AQUILA: Maielletta, 71-1504; SONDRIO: Valtellina, 70-348; TORINO: Lillaz, Valle di Locana, 75-404; VALLE D'AOSTA: Paradiso, 67-19; Château de Sarre, 69-1540, 74-1126; Cretaz, 74-1325; Vallée de Cogne, 75-850.

SUISSE: FRIBOURG: Moléson, 77-903; GRISONS: Soazza, 74-1413; NEUCHÂTEL, 75-1259; TESSIN: Mte Bré, 74-1392; VALAIS: Simplon, Schallberg, 67-890; Mischabel, 68-119; Kapellenweg, 68-120; Charrat, 69-1374; Catogne, 74-1310, 74-1319; Champex d'en bas, 74-1326; Les Grangettes, 74-1328; Vex, 74-1353; Zermatt, 74-1354; Sierre, 74-1430; Valère, 75-817; Eisten, 75-1390; Rarogne, 75-1506; Simplon, au-dessus d'Inn-Alpien sur Gondo, 75-1888; entre Grengiols et Morels, 75-1899; Zermatt, 76-902; Eisten, 76-904; Pointe de Toules, 77-1063; Ronda, 77-1176; VAUD: Les Moulins, pr. Château d'Oex, 75-1924.

35-40 SUISSE: VALAIS: Valerettes, Champex d'en bas, ( $2n = 35, 36, 37, 39$ ), 74-1327; VAUD: Roche, ( $2n = 39, 40$ ), 68-131.

51 FRANCE: HAUTES-ALPES: Cols de Vars, 76-1019; HAUTE-SAVOIE: Le Reposoir, pr. Col de la Colombière, 76-1341; PYRÉNÉES-ORIENTALES: Thués-entre-Valls, 75-1701.

SUISSE: NEUCHÂTEL: Hermitage, 75-1270; VALAIS: Saflischpass, 68-1533; Catogne, 74-1313; Les Grangettes, pr. Champex, 74-1329; VAUD: La Dôle, 74-1482.

68 et variations ITALIE: CUNEO: Col de Tende, 76-988; FOGGIA: St-Angelo Gargano, 76-1183; L'AQUILA: Gran Sasso, 69-1791; ( $2n = 66-67$ ), 69-1800; ( $2n = 66-67$ ), 69-2054; 69-2065; Portella ( $2n = 67, 68, 69$ ), 71-1578; Campo Imperatore, 75-1517; VALLE D'AOSTA: Mte Strutto, 76-981; Challant, St-Anselme, ( $2n = 67, 68$ ), 76-1340.

SUISSE: VALAIS: Vernayaz, 69-1781; Branson, 68-1142; La Batiatz, pr. Martigny, ( $2n = 59, 60, 66, 67$ ), 74-541; Van d'en bas, ( $2n = 62, 65, 66, 68$ ), 74-542; Salvan ( $2n = 66, 67$ ), 74-543; Branson, 74-1330; Vallon de Van, 75-1693; 75-1694; ( $2n = 66, 67$ ), 75-1695; 75-1696; Van d'en haut, ( $2n = 65, 66, 67, 68$ ), 75-1697; Les Granges sur Salvan, 75-1698; ( $2n = 67$ ), 75-1699; Van d'en haut, 75-1700; Gondo, 76-903; ( $2n = 67$ ), 76-905.

136 ITALIE: MACERATA: entre Visso et Castelangelo, 71-1560.

##### 5. *S. anopetalum*.

34 BULGARIE: Golobrdó, 69-55; *loc. indet.*, 75-1289.

FRANCE: AIN: Châtillon-de-Michaille, 77-962; Oyonnax, 77-963; ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE: Aiguines, 76-1016; St-Jurs, 76-1017; Montagne de Lure, 76-1064; Villeneuve, 76-1071; AVEYRON: St-Martin-du-Larzac, 77-967; St-Georges de Luzeçon, 77-968; GARD: Pont du Gard, 68-1154; Alzon, 77-966; HÉRAULT: Pic St-Loup, 74-904; ISÈRE: Charmettes, 76-1021; LOZÈRE: Marvejols, 77-964; Col de Monmirat, 77-965; PYRÉNÉES-ORIENTALES: Vallée de Llo, 66-348; 68-1158; VAR:

- Les Adrets, 76-1286; Carcès, 77-880; Col de Babaou, 77-1261; VAUCLUSE: Mt Ventoux, 76-1065; 76-1067.
- YUGOSLAVIE: CROATIE:** Plitvice, 74-802; **DALMATIE:** Ston, 76-926; Lápád, 76-929; **MAKEDONIJA:** Titov Veles, 76-1168.
- 51 **YUGOSLAVIE:** *loc. indet.* ex. J.B. Budapest, 75-1310.
- 68 **FRANCE: ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE:** Rougon, Gorges du Verdun, 76-1015; **ALPES-MARITIMES:** Gourdon, 72-1365; Caussole, 74-824; 74-825; 74-826; Col de Tende, 74-842; 74-843; Valberg, (2n = 65, 66, 68), 74-1139; Caussole, 74-1156; Col de Braus, 74-1162; Vievola, 74-1163; Daluis, 74-1166; La Bolène-Vésubie, 76-982; St-Dalmas-de-Tende, 76-983; Tende, 76-984, Col de Tende, 76-986; Turini, 76-989, Ste-Elisabeth, 76-990; Mt l'Aution, 76-991; 76-992; Roquebillière, 76-993; Escragnolles, 76-997; Luceran, 76-998; L'Escarène, 76-1000; entre St-Vallier et Escragnolles, 76-1001; La Bastide, 76-1002; entre St-Vallier et Grasse, 76-1003; Lantosque, 76-1004; La Bernade, 76-1006; Séranon, 76-1007; La Bernarde, 76-1009; Col de Bleyne, 76-1010; St-Auban sur l'Estéron, 76-1011; Montagne du Cheiron, 76-1012; Gorges du Loup, 76-1014; Guillaumes, 76-1020; Peira Cava, 76-1035; **AUDE:** Château de Peyreper-tuse, 77-969; Montagne Noire, 77-970; **PYRÉNÉES-ORIENTALES:** Col de Puymorens, 75-417; **VAR:** Lachens, 75-1716; Plan de Canjuers, 77-878.
- GRÈCE: AKHAIA:** Chelmos, Aroania O., 76-464; **PIERIA:** Olimbos O., 76-1176.
- ITALIE: IMPERIA:** Col delle Salines, pr. Carmino, 74-1173.
- 85 **FRANCE: ALPES-MARITIMES:** St-Martin-Vésubie, 76-999.  
**ITALIE: CUNEO:** Vermenagna Robilante, 76-985.
6. *S. rupestre.*
- 56 **ESPAGNE: LEON:** entre Lario et Buron, 75-1728.
- 112 et variations **ALLEMAGNE DE L'EST: GRIEBO:** Rosslau, 75-440; **HALLE:** Lettin, 72-4; **KEMBERG:** Wittenberg, 75-1336; **POTSDAM:** Furstenberg/Havel, 74-758; **ZERBST:** Walternienburg, (2n = 110, 112, 119), 72-1.
- ANGLETERRE: KENT:** Richborough, 70-1151.
- BELGIQUE: LIÈGE:** Poulseur, 75-1110; **LUXEMBOURG:** Vielsalm, (2n = 109, 111), 77-622.
- ESPAGNE: GERONA:** Santuario de Nuria, 68-104; **HUESCA:** Banos de Benasque, 77-1216.
- FRANCE: AIN:** Col de France, 77-991; **ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE:** Valères, 76-1068; **ARDENNES:** Chooz, 76-722; **ARIÈGE:** Les Rousses d'Ustou, 75-1673; **BAS-RHIN:** Haut Barr, 77-1327; **BASSES-ALPES:** Montagne de Lure, 76-1066; **BASSES-PYRÉNÉES:** Col de Somport, 76-1549; **CANTAL:** Roffiac, 77-990; Chaudes Aigues, 77-987; **CHARENTE-MARITIME:** Etaules, (2n = 110-111), 69-712; **CÔTE-D'OR:** Vélars sur Ouche, (2n = 113-117), 68-928; Chassagne Montrachet, 76-424; (2n = 102, 108, 111, 114), 76-428; **FINISTÈRE:** Brasparts, (2n = 106, 110, 112), 68-178; (2n = 113-114), 70-1383; (2n = 110, 113), 75-432; **HAUTES-ALPES:** Superdevoluy, 77-1264; **HÉRAULT:** Gorges d'Hérik, pr. Mons, 77-983; Col de Fontfroide, 77-984; **LOZÈRE:** Les Vignes, 74-769; Faux, 77-986; Nasbinals, 77-988; **MEURTHE-ET-MOSELLE:** Art sur Meurthe, 76-636; **PUY-DE-DÔME:** Pontgiband, (2n = 114, 117), 75-1140; Roche Sanadoire, 75-1462; La Baraque, (2n = 108, 110, 111), 75-1464, (2n = 112), 75-1465; Latour d'Auvergne, 75-1466; Carnero, 75-1470; Roche Sanadoire, 75-1473; Murois, 75-1484; **PYRÉNÉES-ORIENTALES:** Valcebollere, 68-72; Col de la Perche, (2n = 112, 119), 68-175; Vallée de Llo, (2n = 112, 113), 68-1162; Col de Puymorens, (2n = 111), 74-764; Fillols, 77-973; Enveigt, 77-975; Col du

Fourtou, 77-977; Oms, 77-978; Taurinya, 77-979; Col de la Quillane, 77-981; Col de Puymorens, 77-982; Osseja, 77-1186; SAÔNE-ET-LOIRE: Châtel-Moran ( $2n = 112, 115$ ), 70-1172; Fleurville sur Mâcon, 75-1487; SAÔNE-ET-LOIRE: Lucenay l'Évêque, ( $2n = 116$ ), 74-704; SEINE-ET-MARNE: Larchant, 74-765; TARN: Lacaune, 77-985.

**IRLANDE:** CARLOW, Bunclody, 74-762.

**ITALIE:** L'AQUILA: Gran Sasso, ( $2n = 116$ ), 69-2082.

**LUXEMBOURG:** Lelungen, 76-697.

**SUÈDE:** ÖLAND: Nedre alebäck, ( $2n = 111, 113, 114$ ), 72-716; ( $2n = 112$ ), 76-411.

**SUISSE:** NEUCHÂTEL: Champ Monsieur ( $2n = 110, 111, 112$ ), 74-886; Chaumont, 74-1108; Pertuis du Sault, 75-1269; VAUD: Chassagne d'Onnens, 75-1891.

**TCHÉCOSLOVAQUIE:** BOHÈME CENTRALE: Praha Libus, 76-427.

**YUGOSLAVIE:** SLOVENIE: Kämnske Alpe ( $2n = 110, 112$ ), 75-1277.

140

**LUXEMBOURG:** WILTZ: Liefrange, 75-1357.

168

**FRANCE:** SEINE-ET-MARNE: Larchant, 75-1114.

7. *S. × thartii*.

98

**ALLEMAGNE DE L'EST:** GERA: Rudolstadt, 76-784.

**AUTRICHE:** OBER-OSTERREICH: Hollenfels, 76-465.

8. *S. sediforme* × *S. montanum*.

ca 83 et ca 92

**FRANCE:** HAUTES-ALPES: Gros, 74-1442.

**ITALIE:** GROSSETTO: Collelungo, ( $2n = 82, 92-93$ ), 76-695.

9. *S. sediforme* × *S. anopetalum*.

ca 64

**GRÈCE:** PIERIA: Olimbos O., ( $2n = 64-65$ ), 76-1176.

ca 98

**GRÈCE:** IPIROS: Tymfé, entre Ioannina et Konitza, ( $2n = 96-99, 101$ ), 76-1178.

10. *S. luteolum*.

88 et variations

**ITALIE:** GROSSETTO: Collelungo, 77-844; L'AQUILA: Celano ( $2n = 86, 87, 88, 89$ ), 71-1631; Morrone, 75-1521; SIENA: Pomona in Chianti, 77-843.

**YUGOSLAVIE:** SLOVÈNIE: Kamnik, 76-746.

120 et variations

**FRANCE:** ALPES-MARITIMES: L'Escarène, 76-1000; AUDE: Quxat, 77-976; Col de Jau, 77-980.

**ITALIE:** IMPERIA: entre Olivetta San Michele et Airole, ( $2n = 119, 120, 122$ ), 68-1468; SAVONA: Loano, 76-731.

144-160

**ITALIE:** L'AQUILA: J.B. de l'Aquila, ( $2n = 144, 150, 157-8-9$ ), 75-1210.

11. *S. rupestre* × *S. montanum* ou × *S. anopetalum*.

90

**SUISSE:** Neuchâtel: Chaumont, 74-1105.

124 et variations

**ITALIE:** MACERATA: entre Visso et Castelangelo, ( $2n = 124, 128$ ), 71-1560; NAPOLI: Mte S. Angelo, ( $2n = 125$ ), 73-1012, SAVONA: Loano, 76-731.

## BIBLIOGRAPHIE

- BALDWIN (J.T.), 1935. — Somatic chromosome numbers in the genus *Sedum*. *Bot. Gaz.* (Crawfordsville), 96: 558-564.
- BALDWIN (J.T.), 1942. — Polyploidy in *Sedum ternatum* Michx. *Amer. J. Bot.*, 29: 283-286.
- BALDWIN (J.T.), 1943. — Polyploidy in *Sedum pulchellum*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 70: 26-33.
- BECHERER (A.), 1956. — Florae vallesiaca supplementum. *Denkschr. Schweiz. Naturl. Ges.*, 81: 1-556.
- BERGER (A.), 1930. — *Crassulaceae*. In: ENGLER (H.G.A.) et PRANTL (K.A.E.): *Die natürlichen Pflanzenfamilien.*, 2<sup>e</sup> éd., 18 (2): 352-483. Berlin.
- BOCQUET (G.), WIDLER (B.) et KIEFER (H.), 1978. — The Messinian Model - A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea*, 33: 269-287.
- CHABOISSEAU (T.), 1863. — Notes sur plusieurs espèces observées vivantes ou soumises à la culture. *Bull. Soc. Bot. France*, 10: 289-301.
- CLAUSEN (R.T.), 1975. — *Sedum of North America North of the Mexican Plateau*. Ithaca, London.
- FAVARGER (C.), 1962. — Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, 25: 397-410.
- FAVARGER (C.), 1972. — Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Apennins. *Bull. Soc. neuchâtoise Sci. nat.*, 95: 11-34.
- FAVARGER (C.), 1975. — Sur quelques marguerites d'Espagne et de France (Étude cytotaxonomique). *An. Inst. Bot. Cavanilles*, 32: 1209-1243.
- FAVARGER (C.) et WELTER (A.), 1979. — Sur la présence en Corse d'hybrides entre *Semprevivum montanum* L. et *S. arachnoideum* L. *Bull. Soc. bot. France*, 126: 103-109.
- FERNANDES (A.) et QUEIROS (M.), 1971. — Sur la caryologie de quelques plantes récoltées pendant la III<sup>e</sup> réunion de botanique péninsulaire. *Mém. Soc. Brot.*, 21: 343-385.
- FERNANDES CASAS (J.) et GARCIA GUARDIA (G.), 1978. — in Numeros cromosomicos para la flora espanola. 35-38. *Lagascalia*, 7: 209-210.
- FRÖDERSTROM (H.), 1930, 1931, 1932, 1935, 1936. — The genus *Sedum* L. *Acta Horti Gothob.*, 5: 7-75; 6: 5-111; 7: 3-126; 10: 5-262.
- GADELLA (T.W.J.) et KLIPHUIS (E.), 1967. — Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands, 3. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, Ser. C., 70: 7-20.
- GADELLA (T.W.J.) et KLIPHUIS (E.), 1968. — in IOPB chromosome number reports XVI. *Taxon*, 17: 199-204.
- GADELLA (T.W.J.) et KLIPHUIS (E.), 1970a. — Cytotaxonomic investigations in some Angiosperms collected in the Valley of Aosta and in the National Park «Gran Paradisa». *Caryologia*, 23: 363-379.
- GADELLA (T.W.J.) et KLIPHUIS (E.), 1970b. — Chromosome studies in some flowering plants collected in the French Alps (Haute Savoie). *Rev. Gén. Bot.*, 77: 487-497.
- GADELLA (T.W.J.) et KLIPHUIS (E.), 1971. — in IOPB chromosome number reports XXXI. *Taxon*, 20: 157-160.

- GADELLA (T.W.J.), KLIPHUIS (E.) et KRAMER (K.U.), 1970. — Zytotaxonomische Untersuchungen an Blütenpflanzen aus dem osten Österreichs. *Wiss. Arbeiten Burgenland*, 44: 187-195.
- GERVAIS (C.), 1973. — Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces (g. *Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub). *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.*, 88: 1-166.
- HARLAN (J.R.) et DE WET (J.M.), 1975. — On Ö. Winge and A. Prayer: the origins of Polyploidy. *Bot. Rev.*, 41: 361-390.
- HART (H. 't), 1971. — Cytological and morphological variation in *Sedum acre* L. in western Europe. *Acta Bot. Neerl.*, 20: 282-290.
- HART (H. 't), 1972. — Chromosome numbers in the series *Rupestris* Berger of the genus *Sedum* L. *Acta Bot. Neerl.*, 21: 428-435.
- HART (H. 't), 1974. — *Sedum tenuifolium* (Sibth. et Sm.) Strobl. subsp. *ibericum* nov. ssp. *Acta Bot. Neerl.*, 23: 549-554.
- HART (H. 't), 1975. — The taxonomy and cytology of the *Sedum laconicum* aggregate in south-eastern Europe. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, Ser. C, 78: 435-448.
- HART (H. 't), 1978. — Biosystematic studies in the *acre* group and the series *Rupestris* Berger of the genus *Sedum* L. (*Crassulaceae*). Thèse. Utrecht.
- HÉBERT (L.P.), 1975. — Contribution à la cytotaxonomie du genre *Sedum* L. *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.*, 98: 59-70.
- HÉBERT (L.P.), 1976. — Nouvelle contribution à la cytotaxonomie du genre *Sedum* L. *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.*, 99: 97-107.
- JACCARD (H.), 1895. — Catalogue de la flore valaisanne. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.*, 34: 1-472.
- KÜPFER (P.), 1974. — Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera*, 23: 1-322.
- PIAGET (J.), 1966. — Observations sur le mode d'insertion et la chute des rameaux secondaires chez les *Sedum*. *Candollea*, 21: 137-239.
- QUEIROS (M.), 1978. — Numeros cromosomicos para a flora portuguesa. 1-15. *Bot. Soc. Brot.*, 52: 69-77.
- SOEDA (T.), 1944. — A cytological study on the genus *Sedum* with remarks on the chromosome-numbers of some related plants. *J. Fac. Sci. Hokkaido imp. Univ.*, Ser. 5, Bot., 5: 221-231.
- SÖLLNER (R.), 1954. — Recherches cytotaxonomiques sur le genre *Cerastium*. *Bull. Soc. Bot. Suisse*, 64: 221-354.
- STEBBINS (G.L.), 1971. — *Chromosomal evolution in Higher Plants*. London.
- TOYOHUKU (T.), 1935. — Chromosome numbers in *Sedum*. *Jap. J. Genet.*, 11: 316-317.
- UHL (C.H.), 1952. — Heteroploidy in *Sedum rosea* (L.) Scop. *Evolution*, 6: 81-86.
- UHL (C.H.), 1961a. — The chromosomes of the *Sempervivoideae* (*Crassulaceae*). *Amer. J. Bot.*, 48: 114-123.
- UHL (C.H.), 1961b. — Some cytotaxonomic problems in the *Crassulaceae*. *Evolution*, 15: 375-377.
- UHL (C.H.), 1963. — Chromosomes and Phylogeny of the *Crassulaceae*. *Cact. Succ. Jour.*, 35: 80-84.
- UHL (C.H.), 1972. — Intraspecific variation in chromosomes of *Sedum* in the Southwestern United States. *Rhodora*, 74: 301-320.
- UHL (C.H.), 1976a. — Chromosomes of Mexican *Sedum*. I. Annual and biennial species. *Rhodora*, 78: 629-640.
- UHL (C.H.), 1976b. — Chromosomes, hybrids and ploidy of *Sedum cremnophila* and *Echeveria linguifolia* (*Crassulaceae*). *Amer. J. Bot.*, 63: 806-820.

- UHL (C.H.), 1977. — Cytogeography of *Sedum lanceolatum* and its relatives. *Rhodora*, 79: 95-114.
- UHL (C.H.) et MORAN (R.), 1972. — Chromosomes of *Crassulaceae* from Japan and South Korea. *Cytologia*, 37: 59-81.
- VILLARD (M.), 1970. — Contribution à l'étude cytotaxonomique et cytogénétique du genre *Leucanthemum* Adans. em. Briq. & Cav. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 80: 96-188.
- WELTER (A.), 1979. — Étude d'un complexe polyploïde : *Sempervivum arachnoideum* L. dans la flore orophile d'Europe centrale et méridionale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 288, Sér. D: 387-390.
- ZELTNER (L.), 1970. — Recherches de biosystématique sur les genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium* Hill (Gentianacées). *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.*, 93: 1-164.
- ZÉZIGER (F.), 1961. — Recherches cytotaxonomiques sur les Joubarbes (genres *Sempervivum* L. et *Jovibarba* Opiz.). Note préliminaire. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 71: 113-117.