

**Recherches de taxonomie
expérimentale sur le *Carduus
defloratus* L. s. l. (Compositae).**

THÈSE

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

par

Michel GREMAUD

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Recherches de Biosystématique sur
Carduus defloratus L. s. l. (Compositae)

de Monsieur Michel Gremaud

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
FACULTÉ DES SCIENCES

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

Messieurs C. Favarger, Ph. Küpfer et G. Mangenot (Orsay)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 12 mars 1982

Le doyen :

A. Aeschlimann

Recherches de taxonomie expérimentale sur le *Carduus defloratus* L. s.l. (Compositae). I. Données taxonomiques. Variation caryologique

par

Michel GREMAUD,

Institut de Botanique, Université de Neuchâtel,
22 Chemin de Chantemerle, CH-2000 Neuchâtel

SOMMAIRE

INTRODUCTION	2
Chapitre 1: HISTORIQUE DE LA TAXONOMIE DU GROUPE DU <i>CARDUUS DEFLORATUS</i>, TAXONS RETENUS ET SYNONYMIE	4
I. Introduction	4
II. Taxonomie du groupe du <i>C. defloratus</i> selon les botanistes du XX ^e siècle	5
III. Taxons retenus et synonymie	6
Chapitre 2: MATÉRIEL ET MÉTHODES	10
I. Récolte du matériel	10
II. Techniques cytologiques	11
Chapitre 3: VARIATION CARYOLOGIQUE	20
I. Nombres chromosomiques publiés précédemment	20
II. Généralités sur les phénomènes cytologiques	20
III. Étude personnelle de la variation cytogéographique	25
IV. La variation régionale	26
V. Remarques générales sur la variation cytogéographique	58
VI. Étude du caryotype	62
VII. Nombres chromosomiques des taxons de la sous-section <i>deflorati</i>	69

Résumé. — Le groupe du *Carduus defloratus* L. s.l. (Compositae) a fait l'objet de recherches en biosystématique, basées sur les méthodes suivantes : caryologie, biométrie, morphologie comparée, analyse numérique, hybridation expérimentale, chorologie, carpologie, palynologie et phytosociologie. Dans ce premier article, seul l'aspect caryologique est examiné (1).

Tous les nombres chromosomiques entre $2n = 18$ et $2n = 26$ ont été trouvés dans ce groupe de plantes; des chromosomes B ont été mis en évidence dans les populations alpiennes et jurassiennes. On observe une variation interindividuelle et géographique du nombre chromosomique.

(1) L'ensemble du travail sera publié en quatre articles dans ce tome 4 de la Revue.

L'étude de la méiose a montré que les chromosomes B ont un comportement particulier, (andis que le chromosome impair des plantes à $2n = 19, 21, 23$ ou 25 se présente comme un univalent ou s'associe à deux autres chromosomes pour former un trivalent).

Le caryotype est en général symétrique et sa longueur n'augmente pas proportionnellement à l'augmentation du nombre de chromosomes entre $2n = 18$ et $2n = 24$.

AN ATTEMPT TO EXPERIMENTAL TAXONOMY IN THE DEFLOREATUS GROUP OF THE GENUS CARDUUS (COMPOSITAE). I. TAXONOMICAL DATA; CHROMOSOMAL VARIATION.

Summary. — The *defloratus* group of the genus *Carduus*, a collective and extremely variable species has been the subject of a study in biosystematics involving the following aspects: cytology, biometry, comparative morphology and numerical taxonomy, genetics, phytogeography and sociology, carpology and palynology. In the first part of the paper, only the cytological investigations have been related (1).

All chromosome numbers between $2n = 18$ and $2n = 26$ have been observed in this group of plants; B chromosomes have been detected in several populations of the Alps and of the Jura mountains. A variation of the chromosome number is existing both between individuals of a same population and between the different populations, the last one showing a rather good correlation with the geographical position.

A thorough examination of the male meiosis has shown that the B chromosomes have a peculiar behaviour whereas the odd chromosome in the plants having $2n = 19, 21, 23$ or 25 associate frequently with a bivalent to form a trivalent, or remains as an univalent.

The caryotype is generally symmetrical and its total length does not increase in proportion with the chromosome number between $2n = 18$ and $2n = 24$.

INTRODUCTION

«The species is one of the most poorly understood of all basic units of biological organization».

V. GRANT (1971), Plant speciation (2).

Lorsqu'en 1976, sur la proposition du Professeur C. FAVARGER, nous avons entrepris une étude de biosystématique sur l'espèce collective *Carduus defloratus* L. s.l., nous nous sommes demandé tout d'abord ce qu'était une espèce collective, et rapidement, nous nous sommes heurté à la délimitation de ce groupe de plantes (voir chapitre 1), puis au problème plus général de la définition de l'espèce.

Certains auteurs, tels que FIORI (in FIORI et PAOLETTI (1904)) ou ARÈNES (1949), utilisent une nomenclature binominale classique pour la taxonomie du genre *Carduus* (Compositae) et retiennent une espèce, *Carduus defloratus* L., avec de nombreux taxons infraspécifiques.

En revanche, beaucoup d'autres auteurs employent une terminologie particulière telle que:

(1) The other three parts of this paper will be published later on in the same Review (t. 4).

(2) Les références bibliographiques seront données à l'issue du dernier des quatre articles consacrés à la taxonomie expérimentale du *Carduus defloratus* et paraissant en 1981 dans cette même revue (t. 4).

Carduus defloratus group (FRANCO, in TUTIN *et al.* (1976)), Artengruppe des *C. defloratus* (HESS, LANDOLT et HIRZEL, (1972)), *C. defloratus*-Gruppe (NIKL FELD (1969)), *C. defloratus* agg. (FAVARGER et KÜPFER (1970), EHRENDORFER (1973)), Formenkreis des *C. defloratus* (GUGLER (1908), etc.

L'espèce collective, le groupe d'espèces, l'agrégat, le cercle de formes, et d'autres termes collectifs semblables sont utilisés lorsqu'il est difficile d'assigner des taxons à la catégorie de l'espèce.

Rappelons ici, avec MAYR (1970), que l'espèce est une catégorie, c'est-à-dire un rang dans une hiérarchie, comme genre, famille, etc., et que les taxons sont des groupes d'organismes suffisamment distincts pour être attribués à l'une de ces catégories.

On se trouve en présence de deux démarches différentes: il faut d'abord reconnaître les taxons, c'est-à-dire les groupes de populations, et ensuite les assigner à une catégorie définie. S'il est relativement facile, en suivant un raisonnement typologique (référence à un modèle idéal ou type), d'assigner des taxons à des catégories supérieures, telles que familles, ordres ou classes, l'assignation des taxons à la catégorie de l'espèce pose des problèmes différents. Dans ce cas, le recours à une définition typologique peut se révéler sans signification ou même erroné.

La catégorie de l'espèce ne peut se définir par des propriétés intrinsèques, ou comme le dit MAYR (1970): «Une population est une espèce par rapport à toutes les autres populations avec lesquelles elle partage la parenté d'être reproductivement isolée». C'est pourquoi les méthodes de la biosystématique, qui permettent de découvrir les relations génétiques entre les populations, jouent un rôle important aux niveaux spécifique et infraspécifique.

L'espèce est certainement la catégorie taxonomique la plus importante et joue, à ce titre, un rôle fondamental en biologie, d'abord comme unité de base de la classification, depuis LINNÉ, puis comme unité de l'évolution, à la suite de l'ouvrage de DARWIN (1859) sur l'origine des espèces.

WALTERS et BRIGGS (1969), dans leur très intéressant ouvrage sur la variation et l'évolution des plantes, donnent un aperçu de l'historique des différentes définitions de l'espèce, de RAY à DARWIN, en passant par LINNÉ. Depuis l'époque de DARWIN, la définition de l'espèce a encore varié et donné lieu à des controverses passionnées qui sont loin d'être terminées.

Selon DAVIS et HEYWOOD (1963), on reconnaît classiquement deux concepts principaux de l'espèce: 1) le concept taxonomique ou morphologique et 2) le concept biologique.

Le premier de ces concepts est basé sur les ressemblances et les différences morphologiques des organismes, tandis que le second fait appel à la parenté génétique et ne peut donc s'appliquer qu'à des organismes à reproduction biparentale.

GRANT (1971), après SIMPSON (1961), introduit un troisième concept, le concept évolutif de l'espèce, plus général que le concept biologique, et qui peut s'appliquer également à des organismes à reproduction apomictique par exemple.

En général, les espèces définies selon ces concepts coïncident, mais il est de nombreux cas où la délimitation des espèces varie suivant le concept utilisé. C'est dans ces groupes d'organismes où le niveau spécifique est difficile à situer qu'une étude de biosystématique se révèle intéressante.

La biosystématique a pour but de reconnaître des catégories biologiques, et dans cette reconnaissance, toutes les données que l'on peut récolter, au moyen de différentes méthodes, peuvent trouver leur utilité.

Nous avons en particulier fait appel à la caryologie, la biométrie, la morphologie comparée, l'analyse numérique, l'hybridation expérimentale, la chorologie, et, dans une moindre mesure, à la carpologie, la palynologie et la phytosociologie. A ces méthodes, on pourrait ajouter la chimiotaxonomie qui fournirait peut-être des données importantes.

On voit que la biosystématique repose sur un nombre considérable de disciplines scientifiques et qu'il n'est pas possible, à un chercheur seul, de réaliser une étude complète d'un groupe d'organismes vivants. Pour résoudre un tel problème, il faudrait faire appel à une équipe de spécialistes de différents domaines, coordonnée par un chercheur s'intéressant à la biologie de l'espèce.

Lorsque les catégories biologiques sont délimitées à l'aide des méthodes de la biosystématique, il s'agit de les traduire en langage taxonomique accessible à l'utilisateur pratique. C'est en général sur ce problème de traduction que reposent les malentendus entre la taxonomie classique et la biosystématique.

Le but de ce travail est non seulement d'essayer d'améliorer la classification du groupe du *Carduus defloratus*, groupe réputé difficile, mais surtout de mettre en évidence, grâce à un matériel très favorable, certains phénomènes microévolutifs, propres à ce groupe de plantes orophiles, mais qui pourraient présenter une portée plus générale.

Cette recherche sera présentée en quatre articles traitant respectivement, le premier de l'aspect caryologique, le deuxième de l'aspect morphologique, le troisième de l'aspect génétique, tandis que le quatrième sera consacré aux aspects chorologique et sociologique ainsi qu'à une discussion générale.

CHAPITRE 1

HISTORIQUE DE LA TAXONOMIE DU GROUPE DU *CARDUUS DEFLORATUS* L. S.L., TAXONS RETENUS ET SYNONYMIE

1. Introduction

Les botanistes qui ont étudié le genre *Carduus*, soit dans le cadre de monographies, soit pour l'établissement de flores, ont en général rencontré

beaucoup de difficultés à cause de la grande variabilité de certains groupes, tels que ceux du *Carduus nutans* L. *s.l.* ou du *C. defloratus* L. *s.l.*

Les taxonomistes ont reconnu, dans ce dernier groupe, une dizaine de taxons principaux, désignés par les épithètes suivantes :

C. defloratus L., *viridis* Kern., *crassifolius* Willd., *summanus* Poll., *glaucus* Baumg., *rhaeticus* DC., *tridentinus* Evers, *carlinifolius* Lam., *medius* Gouan, et même parfois *carduelis* (L.) Gren. et *kernerii* Simk.

Le rang attribué à ces taxons varie d'un auteur à l'autre.

II. Taxonomie du groupe du *C. defloratus* L. *s.l.* selon les botanistes du XX^e siècle

Nous avons regroupé, sur le tableau 1.1, les opinions de quelques botanistes du XX^e siècle qui se sont occupés de ce groupe de plantes.

On remarque que les positions extrêmes sont celles d'ARÈNES (1949) qui subordonne tous ces taxons à l'espèce *Carduus defloratus* L., et de NYARADY (1957) qui les sépare spécifiquement à l'intérieur d'un groupe *C. defloratus* L. *s.l.*

Nous décrirons brièvement, dans l'ordre de parution des travaux, le traitement taxonomique que les auteurs des monographies du genre ou d'une partie du genre *Carduus* et des principales flores d'Europe ont fait de ce groupe de chardons.

FIORI (*in* FIORI et PAOLETTI, 1904) adopte une attitude synthétique en ne considérant que des variétés dans *C. defloratus* L., mais il sépare spécifiquement *C. carduelis* (L.) Gren.

Comme nous le verrons plus loin, la variété *medius* est propre aux Pyrénées; on peut certainement mettre en synonymie la variété à laquelle FIORI a donné ce nom avec la variété *cirsioides* des auteurs français.

En 1905, ROUY, dans sa Flore de France, sépare spécifiquement 4 taxons voisins: *C. defloratus* L. avec plusieurs variétés, *C. carlinifolius* Lam., *C. argemone* Pourr. et *C. medius* Gouan.

En 1908, paraît une monographie très fouillée de GUGLER sur le cercle de formes du *C. defloratus* L. Cet auteur sépare *C. carlinifolius* Lam. et *C. argemone* Pourr. de *C. defloratus* L. *s.str.* qui comprend 8 variétés et de nombreuses formes.

Dans le volume VI/2 de la Flore de HEGI (1928), HAYEK reprend une notion assez synthétique du groupe du *C. defloratus* L. *s.l.*, qu'il considère comme une seule espèce avec 5 sous-espèces et plusieurs variétés.

BRIQUET, qui traite le genre *Carduus* dans le volume 7 de la Flore des Alpes-Maritimes de BURNAT (1931), adopte une attitude encore plus synthétique en ne considérant que des variétés dans l'espèce *C. defloratus* L. ARÈNES

(1949), dans un important travail sur le genre *Carduus*, base son étude du groupe du *C. defloratus* L. *s.l.* sur les travaux de GUGLER (*op. cit.*), HAYEK (*op. cit.*) et BRIQUET (*op. cit.*). Il élargit ce groupe en y incluant les *C. carduelis* (L.) Gren. et *C. kernerii* Simk. et aboutit à une grande espèce avec 6 sous-espèces, mais ne décrit pas de sous-espèce type (ssp. *defloratus*).

Cet auteur utilise des rangs infraspécifiques allant de la sous-espèce à la forme, aussi n'entrerons-nous pas dans les détails de cette nomenclature très chargée.

Le botaniste roumain NYARADY (1957), partant de la Flore des Carpates, publie un travail sur le groupe du *C. defloratus* L. *s.l.* pour la partie orientale de son aire de répartition. Cet auteur sépare spécifiquement 8 taxons, dont *C. lobulatus* Borbas et *C. lobulatiformis* Csur. et Nyar., qui nous paraissent se rattacher au *C. kernerii* Simk.

L'auteur de la monographie la plus récente et la plus complète du genre *Carduus*, KAZMI (1964), subdivise ce genre en sous-sections et séries. Les plantes qui nous intéressent prennent place dans la sous-section *deflorati* Kazmi. Trois séries sont décrites dans cette sous-section, dont une, la série *deflorati* Kazmi, correspond à peu près au *C. defloratus* L. de BRIQUET ou de FIORI, à l'exception de la sous-espèce *martrini* (Timb.) Kazmi du *C. carlinifolius* Lam. qui paraît se rattacher, selon ARÈNES (*op. cit.*), au *C. acanthoides* L.

KAZMI (*op. cit.*) place *C. carduelis* (L.) Gren. et *C. kernerii* Simk. dans la série *candicantes* Kazmi, voisine de la série *deflorati* à l'intérieur de la sous-section *deflorati*.

EHRENDORFER (1973), dans sa « Liste der Gefässpflanzen Mitteleuropas », reprend intégralement la nomenclature de KAZMI (*op. cit.*) pour le groupe du *C. defloratus* L. *s.l.*

DO AMARAL FRANCO (1976), qui traite le genre *Carduus* dans le volume 4 de Flora Europaea (TUTIN *et al.*, édit.), adopte une nomenclature très différente de celle des auteurs précédents. Il choisit un certain nombre de taxons à l'intérieur de ce groupe et en considère d'autres comme des hybrides. Comme l'avait fait KAZMI (1964), cet auteur sépare spécifiquement *C. carduelis* (L.) Gren. et *C. kernerii* Simk.

En résumé, on remarque sur le tableau I.1 qu'un certain nombre de taxons se retrouvent chez la plupart des auteurs, et que seul leur rang taxonomique varie.

Ce tableau donne aussi un aperçu de la synonymie que nous exposons un peu plus en détail ci-dessous.

III. Taxons retenus et synonymie

Nous suivrons les auteurs qui séparent spécifiquement *C. carduelis* (L.) Gren. et *C. kernerii* Simk. de *C. defloratus* L., et nous adopterons un rang unique pour les taxons regroupés sous ce dernier nom : la sous-espèce.

TABLEAU I.1
Taxonomie du groupe du *C. defloratus* d'après les principaux auteurs du XX^e siècle.

FLORI (1904)	C. defloratus				C. carduella C. defloratus var. alpestris	-
	var. transalpinus var. medius	var. summanus	var. glaucus	var. chaetivus		
ROUY (1905)	C. defloratus				-	-
	var. transalpinus var. citrioides	-	-	var. chaetivus		
GUGLER (1900)	C. defloratus				C. defloratus var. carduella var. alpestris	var. kernerii
	var. citrioides	var. summanus	var. glaucus	var. chaetivus		
HAYEK (1928)	C. defloratus				C. defloratus	esp. carduella var. kernerii
	var. viridis var. transalpinus	var. summanus	var. glaucus	var. chaetivus		
BRIGIET (1931)	C. defloratus				-	-
	var. citrioides var. transalpinus	var. summanus var. tenuifolius	-	var. chaetivus		
ARENES (1949)	C. defloratus				C. defloratus	esp. carduella var. kernerii
	var. viridis	var. glaucus var. summanus	var. glaucus var. glaucus	var. chaetivus		
RYARDY (1957)	C. defloratus				-	C. kernerii C. lobulatifolia
	C. viridis	C. defloratus	C. glaucus	C. chaetivus		
KAZMI (1964)	C. defloratus				C. defloratus	C. kernerii
	C. defloratus	C. crassifolius	C. glaucus	C. defloratus		
DO AHAMAL FRANCO (1975)	C. defloratus				C. defloratus x C. carlinifolius	C. kernerii
	C. argemone var. obtusanguis	var. defloratus	var. glaucus	var. chaetivus		
C a r d u u s d e f l o r a t u s L.						
Nomenclature adoptée pour le présent travail	C. defloratus				C. carduella (L.) Gren.	C. kernerii Slak.
	var. defloratus	var. crassifolius (Willd.) Hayek	var. glaucus (Baum.) Wym.	var. chaetivus (DC.) Hochm.		

Ce rang correspond à la définition de MAYR (1970): «une sous-espèce est un agrégat de populations phénotypiquement similaires, elle habite une subdivision géographique du domaine de l'espèce et elle diffère taxonomiquement d'autres populations de l'espèce».

Ces sous-espèces ont donc valeur de races géographiques et constituent un moyen pratique de classer des organismes vivants. Il faut noter qu'elles ne sont pas des «unités de l'évolution».

Cette manière de traiter taxonomiquement ce groupe pose un problème nomenclatural, celui du type du *C. defloratus* de LINNÉ. Pour certains auteurs, tels que FRANCO, ARÈNES ou NYARADY, c'est la variété *summanus* ou la sous-espèce *crassifolius* qui correspond au type de LINNÉ, tandis que pour KAZMI, il semble que ce soit les var. *viridis* et *cirsioides*.

Nous avons eu l'occasion d'examiner une microfiche de l'Herbier de LINNÉ (LINNAEAN HERBARIUM, Linnean Society of London). L'échantillon type du *C. defloratus* est une plante à feuilles ovales-lancéolées, entières dentées, à pédoncule nu allongé, et avec un seul capitule.

Sur la photo, les feuilles paraissent foncées, mais il est difficile de savoir si elles sont vertes ou glauques. Aucune provenance ne figure sur cet échantillon d'herbier.

Il pourrait donc s'agir d'une plante des Alpes sud-orientales à feuilles entières et glauques ou d'une plante à feuilles vertes et plus ou moins entières-dentées des Préalpes septentrionales ou du Jura.

Nous avons tranché en faveur d'une plante à feuilles vertes en raison de la teinte foncée qui apparaît sur la photo et attribué la sous-espèce type (ssp. *defloratus*) aux plantes peu épineuses du Jura et des Alpes.

Nous conservons le nom de *crassifolius* Willd. pour les plantes à feuilles plus ou moins entières et glauques des Alpes sud-orientales. Nous avons vu le type de WILLDENOW sur une microfiche (WILLDENOW HERBARIUM, Museum Botanicum Berolinense); sur cette photo, les feuilles paraissent plus pâles en raison de leur couleur glauque.

Pour le groupe du *C. defloratus* et les deux espèces voisines, *C. carduelis* et *C. kernerii*, nous retiendrons les taxons suivants, avec les principaux synonymes:

1) *Carduus defloratus* L., *Syst. Nat.*, éd. 10, 2: 1200 (1759)

a) *C. defloratus* L. ssp. *defloratus*

C. cirsioides Vill., *Hist. Pl. Dauph.*, 3: 12 (1787)

C. transalpinus Suter, *Fl. Helv.*, 2: 164 (1802)

C. viridis Kern., *Sched. Fl. Exsicc. Austro-Hung.*, 1: 74 (1881)

C. argemone Pourr. ex Lam. ssp. *obtusisquamus* Franco, *Bot. Jour. Linn. Soc.*, 71: 49 (1975).

b) *C. defloratus* L. ssp. *crassifolius* (Willd.) Hayek, *Fl. Steierm.*, 2: 596 (1913)

C. crassifolius Willd., *Enum. Hort. Berol.*, 838 (1809)

C. summanus Pollini, *Hort. Prov. Veron.*, 1: 20 (1816)

C. tenuifolius Gaud., *Fl. Helv.*, 5: 174 (1829)

C. subdecurrens Bert., *Fl. It.*, 8: 623 (1850)

C. crassifolius Willd. ssp. *crassifolius sensu* Kazmi, *Mitt. Bot. Staatssamml. (München)* 5: 389 (1964)

C. defloratus L. ssp. *defloratus sensu* Franco, in *Fl. Eur.* 4: 227 (1976).

c) *C. defloratus* L. ssp. *glaucus* (Baumg.) Nym., *Consp. Fl. Eur.*, 412 (1879)

C. glaucus Baumg., *Enum. Stirp. Transs.*, 3: 58 (1816)

C. crassifolius Willd. ssp. *glaucus* (Baumg.) Kazmi, *Mitt. Bot. Staatssamml. (München)*, 5: 389 (1964).

d) *C. defloratus* L. ssp. *rhaeticus* (DC.) Rothm., *Exkurs.-Fl. IV*: 333 (1963)

C. defloratus L. var. *rhaeticus* DC., *Prodr.* 6: 628 (1837)

C. rhaeticus (DC.) Kern., *Sched. Fl. Exsicc. Austro-Hung.* 1: 75 (1881)

C. tridentinus Evers, *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 46: 78 (1896).

e) *C. defloratus* L. ssp. *carlinifolius* (Lam.) J. Ar., *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Nouv. Sér.*, 24: 212 (1949)

C. carlinaefolius Lam., *Encycl. Méth. Bot.* 1: 699 (1784)

C. barrelieri Bert., *Fl. It.* 8: 621 (1850)

C. carlinaefolius «forme» *C. zetterstedtianus* Rouy, *Fl. Fr.* 9: 88 (1905).

f) *C. defloratus* L. ssp. *medius* (Gouan) Hayek in HEGI, *Ill. Fl. Mitteleur.*, 6, 2: 854 (1928)

C. medius Gouan, *Illustr. Bot.* 62 (1773)

C. argemone Pourr. ex Lam., *Encycl. Méth. Bot.*, 1: 700 (1784)

C. defloratus L. «forme» *medioformis* Rouy, *Fl. Fr.*, 9: 85 (1905)

C. argemone Pourr. ex Lam. ssp. *argemone sensu* Franco, in *Fl. Eur.*, 4: 227 (1976).

2) *C. carduelis* (L.) Gren., in *Billotia*, 1: 14 (1864)

Arctium carduelis L. *Syst. Nat.*, éd. 12, 2: 528 (1767)

Cirsium arctioides Scop., *Fl. Carniol.*, éd. 2, 2: 124 (1772)

Carduus arctioides (Scop.) Willd., *Spec. Plant.*, 3: 1656 (1804)

C. alpestris Willd., *Spec. Plant.*, 3: 1656 (1804).

3) *C. kernerii* Simk., *Termesz. Fuset.*, 10: 181 (1886)

C. transsilvanicus Borb., in *Osterr. Bot. Zeitschr.* 36: 247 (1886)

C. lobulatus Borb., *Magyar Bot. Lap.*, 1: 318 (1902)

C. lobulatiformis Csür. et Nyar., *Stud. Cerc. Biol. Acad. RPR Fil., Cluj*, 8: 190 (1957).

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. Récolte du matériel

Sur les 150 échantillons de populations de *Carduus* du groupe *C. defloratus* L. s.l. qui ont fait l'objet d'une étude cytologique, nous en avons personnellement récolté 121 ; les collaborateurs de l'Institut de Botanique de Neuchâtel nous en ont gracieusement rapporté 15 lors de leurs expéditions, et 14 proviennent de graines récoltées dans la nature, obtenues par échange avec divers Jardins Botaniques.

D'autre part, des comptages chromosomiques ont été effectués sur des individus n'appartenant pas à ces 150 populations (pour la suite de l'exposé, le terme « population » est utilisé pour « échantillon de population »); ces plantes proviennent de récoltes (graines, plantes vivantes ou fixations) faites par des membres de l'Institut de Botanique, ou d'échanges de graines avec des Jardins Botaniques suisses ou étrangers. Pour ces récoltes, nous n'avons pas constitué de populations expérimentales et nous n'avons étudié qu'un ou parfois deux individus par provenance. En revanche, nous avons étudié la cytologie d'au moins 3 individus des 150 populations qui constituent la base de notre travail.

a) Récoltes personnelles

Nous avons tenté, dans la mesure du possible, d'effectuer un échantillonnage sur toute l'aire de répartition du groupe du *Carduus defloratus*.

Nous avons ainsi prospecté les Alpes, le Jura, les Pyrénées, l'Apennin et les Carpathes roumaines. Malheureusement, lors d'un voyage dans cette dernière région, nous n'avons pas pu récolter de plantes appartenant à ce groupe de *Carduus*.

Les 3/4 des populations étudiées sont cultivés au Jardin Botanique expérimental, le dernier quart n'a fait l'objet que de fixations sur le terrain. Pour une grande partie de ces populations, nous avons récolté dans la nature: 1) des plantes vivantes, 2) des boutons floraux que nous avons fixés sur place et 3) des graines.

Les récoltes 1) et 2) permettent d'observer la variation réelle; le point 3) peut donner un aperçu de la variabilité potentielle de ces populations. Pour toutes ces récoltes, nous avons séché des témoins de provenance naturelle; dans le cas des populations en culture comparée, nous avons aussi séché des témoins en vue de mesures biométriques comparatives.

Tous ces témoins figurent dans notre herbier déposé à l'Institut de Botanique de Neuchâtel (NEU).

b) Méthodes de culture

Les plantes récoltées vivantes sont rabattues si elles possèdent une hampe florale et mises en pots au Jardin Botanique ; ces pots, placés dans une couche pendant quelques semaines à quelques mois, sont ensuite mis en pleine terre.

Les akènes récoltés en été et en automne sont semés en octobre ou en décembre. Les semis d'octobre lèvent partiellement et les plantules passent l'hiver en couche. Les semis d'hiver lèvent abondamment au printemps, de même que le reste des akènes des semis d'automne.

Au mois d'avril, 5 à 6 plantules par provenance sont repiquées à raison d'une seule par pot ; ces pots sont placés en couches jusqu'en juin. Puis chaque jeune plante est repotée dans un pot plus grand ; ces pots rejoignent en pleine terre les plantes récoltées vivantes, lorsqu'elles existent, pour former les populations expérimentales.

II. Techniques cytologiques

a) Mitoses radiculaires

Les racines prélevées dans les pots au Jardin Botanique sont prétraitées pour étaler et raccourcir les chromosomes. Deux méthodes de prétraitement ont été utilisées avec des résultats assez semblables : 1) solution aqueuse saturée d' α -monobromonaphtalène pendant 2 heures et demie et 2) eau à 0°C pendant 22 à 24 heures.

Puis les pointes de racines sont fixées dans le mélange habituel (alcool absolu : acide acétique glacial, 1 : 3, avec quelques gouttes de carmin acétique et d'acétate de fer pour la précoloration).

Pour l'étude des chromosomes sur les mitoses des méristèmes radiculaires, nous avons généralement utilisé la technique des écrasements au carmin acétique. La technique des squashes au Feulgen après fixation sans précoloration a parfois aussi été utilisée.

b) Méioses de la microsporogénèse et mitoses de la paroi ovarienne

Les fixations de jeunes capitules en vue de l'étude de la méiose ont toujours été faites dans le mélange habituel indiqué sous a).

Nous avons ouvert les capitules et séparé tous les fleurons, qui, pour une bonne fixation, doivent seuls être plongés dans le fixateur, à l'exclusion de morceaux de capitules.

Les tubes à fixation sont conservés à température ambiante, et après un délai de 3 à 4 semaines, l'étude de la méiose peut commencer.

Après chauffage du matériel dans du carmin acétique, on extrait les anthères d'une fleur et on les écrase dans une goutte de carmin acétique dilué dans l'acide acétique à 45%. L'ovaire de cette fleur, écrasé selon le même principe, bien que plus fortement, peut servir à observer des mitoses de la

paroi de cet organe. Ceci est très utile lorsque les fleurons sont trop âgés pour l'étude de la méiose.

c) Observation des chromosomes

Pour toutes nos observations, nous avons utilisé un microscope WILD M20, puis un LEITZ Dialux 20EB.

Les dessins ont été effectués sur ces microscopes à l'aide d'une chambre claire.

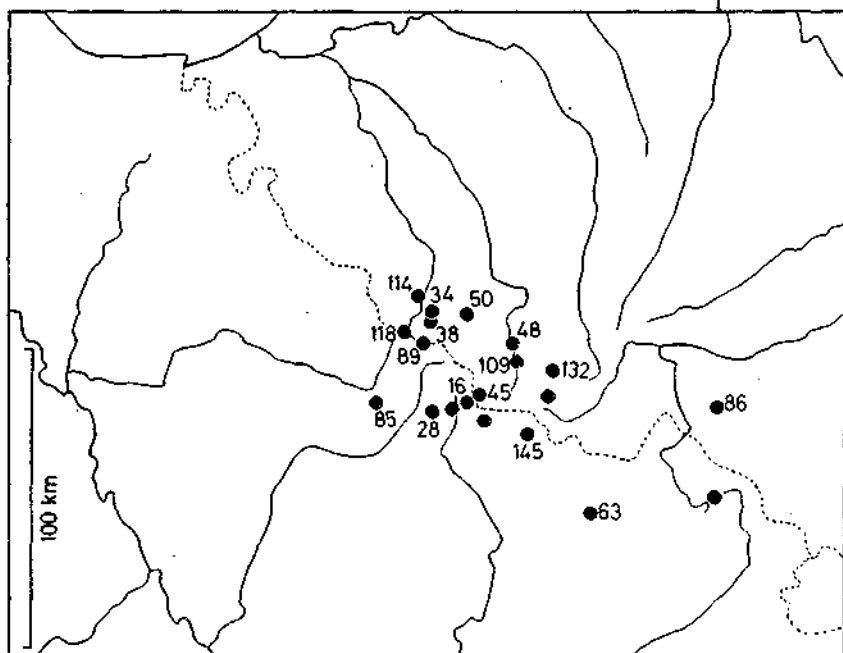
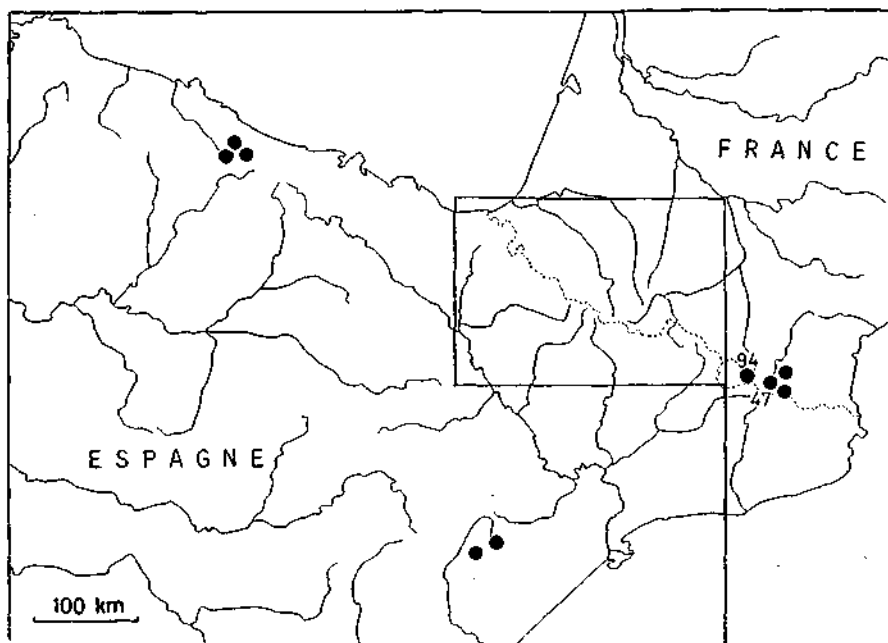
Un microscope LEITZ Ortholux II nous a permis de prendre des photographies de nos meilleures préparations.

TABLEAU 2.1
Liste des populations de *Carduus defloratus* L. étudiées

N°	Code	Localité	Alt.	Pays	N° Jardin Botanique ou N° de récolte
1	ABET	Abetone, Val de Luce (prov. Pistoia)	1450	It	2.8.79-1
2	AGNE	Les Agneliers (Alpes de Haute-Provence)	1700	Ga	78-253
3	ALLD	Col d'Allos (Alpes de Haute-Provence)	2280	Ga	78-247
4	AMPO	Val d'Ampola (prov. Trento)	650	It	78-1712, 79-47
5	ARAV	Col des Aravis (Haute-Savoie)	1550	Ga	76-1189
6	AURO	Montagne d'Aurouze (Hautes-Alpes)	1800	Ga	78-228, 78-252
7	AUTO	Monte Autore (prov. Roma)	1850	It	26.8.79-1
8	AYAS	Val d'AYas (Val d'Aoste)	1650	It	77-320
9	BACH	Gorges du Bachelard (Alpes de Hi-Provence)	1280	Ga	78-234
10	BALD	Monte Baldo (prov. Verona)	1700	It	78-1706, 79-72
11	BARB	Barbellino, Valbondione (prov. Bergamo)	2000	It	71-115, 135, 329
12	BARR	Défilé de Barricate (prov. Cuneo)	1350	It	78-33
13	BELC	Belchenflue (Bâle-Campagne)	1100	He	6.7.79-1
14	BORE	Le Boréon (Alpes-Maritimes)	1500	Ga	78-217, 254
15	BRAI	Lago di Braies (prov. Bolzano)	1530	It	77-1250, 1251
16	BUJA	Bujaruelo (prov. Huesca)	1500-1750	Hs	77-311, 312, 313, 314
17	CAST	Castellazzo (prov. Trento)	2280	It	76-291
18	CAYO	Col de la Cayolle (Alpes-Maritimes)	2300	Ga	20-8.77-2
19	CERV	Cervinia (Val d'Aoste)	2000	It	76-1388
20	CHAS	Chassagne (Doubs)	--	Ga	73-345, 76-429
21	CHAU	Chaumont (Neuchâtel)	1000	He	76-920-922, 78-237
22	CIMO	Val Cimoliana (reg. Friuli)	1000	It	72-1681, 1682, 73-186
23	CLUS	La Clusette (Neuchâtel)	1100	He	6.7.77-1, -2
24	CDGN	Cogne, Valnontey (Val d'Aoste)	1700	It	73-85, 74-294, 77-190, 78-261
25	COLL	Collardente (prov. Imperia)	1600	It	78-36
26	COLO	Col de la Colombière (Haute-Savoie)	1650	Ga	77-322
27	COST	Passo di Costalunga (prov. Bolzano)	1900	It	78-1721, 79-68
28	COTE	Puerto de Cotefablo (prov. Huesca)	1400	Hs	76-1623
29	CREU	Creux-du-Van (Neuchâtel)	1400	He	11.7.77-1
30	CROI	Col Croix-de-Fer (Savoie)	1970	Ga	77-325
31	DACH	Dachstein (Steiermark)	1860	Au	78-1705
32	DAVO	Davos (Grisons)	1670	He	77-337
33	DOLE	La Dôle (Vaud)	1600	He	77-1319, 1320
34	EAUX	Les Eaux-Chaudes (Pyrénées-Atlantiques)	700	Ga	76-1613
35	EICH	Eichenberg (Soleure)	450	He	6.7.79-2
36	ENGI	Gorges d'Engins (Isère)	920	Ga	26.7.79-2
37	ENTR	Entraunes (Alpes-Maritimes)	1550	Ga	78-235
38	FABR	Lac de Fabrèges (Pyrénées-Atlantiques)	1200	Ga	77-308
39	FAUC	Col de la Faucille (Ain)	1350	Ga	78-1611

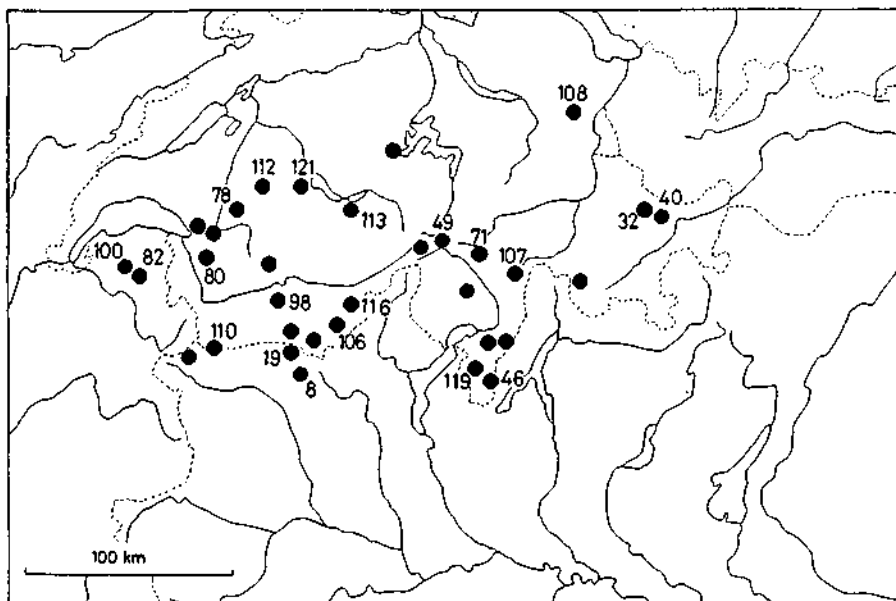
N°	Code	Localité	Alt.	Pays	N° Jardin Botanique ou N° de récolte
40	FLUE	Fluela (Grisons)	2050	He	71-327, 8.8.79-1
41	FRAN	Francheville (Côte d'Or)	550	Ga	76-251, 76-764
42	FUGA	Pian di Fugazze (prov. Vicenza)	1120	It	78-1708, 79-70
43	GARD	Passo di Gardena (prov. Bolzano)	2300	It	78-1709, 79-67
44	GARO	Combe-Garot (Neuchâtel)	650	He	23.5.76-1
45	GAVA	Port de Gavarnie (Hautes-Pyrénées)	1950	Ga	76-1642, 77-306
46	GENE	Monte Generoso (Tessin)	1500	He	77-1271, 1274, 1275
47	GLLO	Gorges de Lio (Pyrénées-Orientales)	1400	Ga	76-1584
48	GLUZ	Gorges de Luz (Hautes-Pyrénées)	600	Ga	76-1580
49	GOTT	Gothard (Uri)	1650	He	77-1267, 78-222
50	GOUR	Gourette (Pyrénées-Atlantiques)	1600	Ga	73-639, 76-1643
51	GRAT	Les Grattes (Neuchâtel)	920	He	77-896
52	GREC	Combe-Grède (Berne)	1440	He	23-6.77-1
53	GRIG	Grigna méridionale (prov. Como)	1500	It	77-1268, 1269, 78-221
54	GTAU	Grand Taureau (Doubs)	1300	Ga	24.7.77-1
55	HEIL	Heiligenblut (Kärnten)	1400- 2000	Au	77-333, 78-1714, 79-60
56	HIRS	Hirschwang (Niederösterreich)	520	Au	78-1699
57	IMPE	Campo Imperatore (prov. L'Aquila)	2000	It	26.7.79-2
58	ISOL	Isola (Alpes-Maritimes)	1900	Ga	78-227
59	KLAS	Klasteriska Hornatina (Slovaquie orient.)	--	Cz	76-606
60	KOPA	Kopanicka, Cierna dolina (Slovaquie or.)	--	Cz	76-605
61	KRAN	Kranjskagora, Vrsic (Slovénie)	1630	Ju	78-1713
62	KVAC	Kvacianka, dolina Kvacany (Slovaquie)	--	Cz	78-924
63	LAVA	Col de Lavasar (prov. Huesca)	1800- 2300	Hs	76-1597, 1598, 77-315
64	LCHA	Le Chasseron (Vaud)	1520	He	18.7.77-1
65	LEDR	Val di Ledro (prov. Trento)	750	It	79-71
66	LIEN	Lienzer Dolomites (Ost-Tirol)	1600	Au	71-919, 77-334
67	LIVI	Forcola di Livigno (prov. Sondrio)	2200	It	8.8.79-3
68	LOMB	Col de la Lombarde (Alpes-Maritimes)	2100	Ga	78-226
69	LOUE	Gorges de la Loue (Doubs)	--	Ga	78-1091
70	LOUR	Valle di Lourousa (prov. Cuneo)	1500	It	78-223
71	LUCO	Lucomagno (Tessin)	1970	He	9.8.79-2
72	LURE	Montagne de Lure (Alpes de Haute-Provence)	1700	Ga	76-1123
73	MAOO	Colle della Maddalena (prov. Cuneo)	1990	It	78-229
74	MALO	Maloja (Grisons)	1640	He	8.8.79-4
75	MDOR	Mont d'Or (Doubs)	--	Ga	77-651
76	MELO	Colle Melosa (prov. Imperia)	1520	It	78-34
77	MENE	Col de Menée (Isère)	1400	Ga	27.7.79-1
78	MORT	Vallon des Morthéys (Fribourg)	1400- 2200	He	77-894, 895
79	MOUL	Champs-du-Moulin (Neuchâtel)	630	He	4.6.78-1
80	NANT	Pont de Nant (Vaud)	1450	He	78-743
81	NOYE	Col du Noyer (Hautes-Alpes)	1700	Ga	78-28, 78-251
82	NYON	Pointe de Nyon (Haute-Savoie)	2000	Ga	76-1188
83	OEIL	Pas de l'Ouille (Isère)	1800	Ga	26.7.79-1
84	OFEN	Ofenpass (Grisons)	2100	He	8.8.79-2
85	OROE	Peña de Oroel (prov. Huesca)	1550	Hs	76-1609, 1620, 1622, 24
86	PASP	Portet d'Aspet (Haute-Garonne)	750	Ga	76-1589
87	PIER	Pierrabot (Neuchâtel)	740	He	22.5.76-1
88	PORD	Passo di Pordoi (prov. Trento)	2170	It	78-1720, 79-44
89	POUR	Col du Pourtalet (Pyrénées-Atlantiques)	1900	Ga	76-1614
90	PPRE	Passo di Predil (Slovénie)	1150	Ju	78-1707, 79-62
91	PRAL	Pralognan (Savoie)	1570	Ga	77-326
92	PRED	Predmeja (Slovénie)	800	Ju	78-1717, 79-61
93	PURA	Passo Pura (reg. Friuli)	--	It	78-260
94	PUYM	Col de Puymorens (Pyrénées-Orientales)	1900	Ga	77-304

N°	Code	Localité	Alt.	Pays	N° Jardin Botanique ou N° de récolte
95	PWAN	Passwang (Soleure)	1000	He	6.7.79-3
96	RASP	Col de Raspaillon (Alpes-Maritimes)	2500	Ga	77-1181
97	RAXA	Raxalpe (Niederösterreich)	1500	Au	76-260, 78-1702, 79-46
98	RECH	Val de Réchy (Valais)	2200	He	17.7.79-1
99	RECU	Reulet (Ain)	1300- 1700	Ga	71-1081, 78-1614, 79-50
100	RENF	Roc d'Enfer (Haute-Savoie)	2000	Ga	77-327
101	REST	Restefond (Alpes de Haute-Provence)	2250	Ga	78-218
102	REYN	Chalet Reynard (Ventoux) (Vaucluse)	1450	Ga	76-1094, 78-219
103	ROCH	La Tourne sur Rochefort (Neuchâtel)	1000	He	22.6.76-1
104	ROSE	Cormet de Roseland (Savoie)	1950	Ga	77-324
105	RÖTI	Rötiflüh (Soleure)	1390	He	16.7.77-1
106	SAAS	Saas Fee (Valais)	2200	He	77-527, 78-239
107	SANB	San Bernardino (Grisons)	1920	He	9.8.79-1
108	SÄNT	Säntis (St-Gall)	1500	He	7.8.79-1
109	SAUV	Gorges de St. Sauveur (Hautes-Pyrénées)	880	Ga	77-305
110	SBER	Grand St-Bernard (Val d'Aoste)	2200	It	76-1390
111	SCHN	Schneeberg (Niederösterreich)	1820	Au	78-1700
112	SCHW	Schweinsberg (Fribourg)	1570	He	76-1159
113	SCHY	Schynige Platte (Berne)	1920	He	71-1215, 16.7.79
114	SEBE	Pont de Sebers (Pyrénées-Atlantiques)	650	Ga	77-309
115	SGIA	San Giacomo di Entracque (prov. Cuneo)	1250	It	78-32
116	SIMP	Simplan (Valais)	1470	He	77-1270
117	SLOV	Slovensky raj (Slovaquie)	--	Cz	78-964
118	SOMP	Col du Somport (Pyrénées-Atlantiques)	1700	Ga	77-310
119	SSAL	San Salvatore (Tessin)	900	He	77-1273, 78-220
120	STEL	Stelvio (prov. Sondrio)	2200	It	71-103, 78-1710, 79-66
121	STOC	Stockhorn (Berne)	1800	He	76-1646, 77-340
122	SUMM	Monte Summano (prov. Vicenza)	800	It	78-1701, 79-57
123	TAIL	Lac des Tailières (Neuchâtel)	1040	He	76-1163
124	TANA	Pas du Tanarel (Alpes-Maritimes)	2000	Ga	78-35
125	TAUR	Col de Toutes-Aures (Alpes de Ht-Provence)	1120	Ga	78-248
126	TEND	Col de Tende (Alpes-Maritimes)	1600- 1900	Ga	78-30, 78-246
127	TERM	Monte Terminillo (prov. Rieti)	1900	It	25.8.79
128	THOI	Thoiry (Ain)	1000	Ga	76-430, 78-1613
129	TINE	St-Etienne de Tinée (Alpes-Maritimes)	1250	Ga	78-236
130	TIRE	Tires (Tiers) (prov. Bolzano)	1750	It	77-328
131	TONA	Passo del Tonale (prov. Brescia)	1600	It	78-1718, 79-58
132	TOUR	Col du Tourmalet (Hautes-Pyrénées)	1830	Ga	76-1583
133	TREP	Alpe Tre Potenze (prov. Lucca)	1850	It	75-1628
134	UMBR	Umbrail (Grisons)	1950	He	77-336
135	VALB	Valberg (Alpes-Maritimes)	1670	Ga	17.8.77-1
136	VALD	Terme di Valdieri (prov. Cuneo)	1380	It	78-29
137	VAUL	Dent de Vaulion (Vaud)	1460	He	78-1612, 79-50
138	VENI	Val Veni (Val d'Aoste)	1960	It	76-1392, 77-321
139	VENT	Ventoux (Vaucluse)	1800	Ga	71-84, 76-1091, 78-235
140	VERR	Les Verrières (Neuchâtel)	1050	He	78-1178, 1179
141	VEST	Val Vestino (prov. Brescia)	1230	It	78-1704, 79-69
142	VGRI	Valgrisanche (Val d'Aoste)	1300- 1900	It	76-1389, 76-1393
143	VINA	S. Anna di Vinadio (prov. Cuneo)	1300	It	78-31
144	VORD	Vordernberg (Steiermark)	1100	Au	75-593
145	VPIN	Valle de Pineta (prov. Huesca)	1600	Hs	76-1608, 76-1621
146	VRSI	Vrsic (Slovénie)	1340	Ju	78-1703, 79-48
147	WEIZ	Weizklamm (Steiermark)	750	Au	78-1719
148	ZAKD	Zakopane, Dolina Bialego	1100	Po	71-1213, 77-883, 78-92
149	ZAPA	Zapadné Tatry (Slovaquie septentr.)	--	Cz	76-607, 78-925
150	ZELL	Zellerrain-Taschelbach (Niederösterreich)	1050	Au	75-551, 75-564

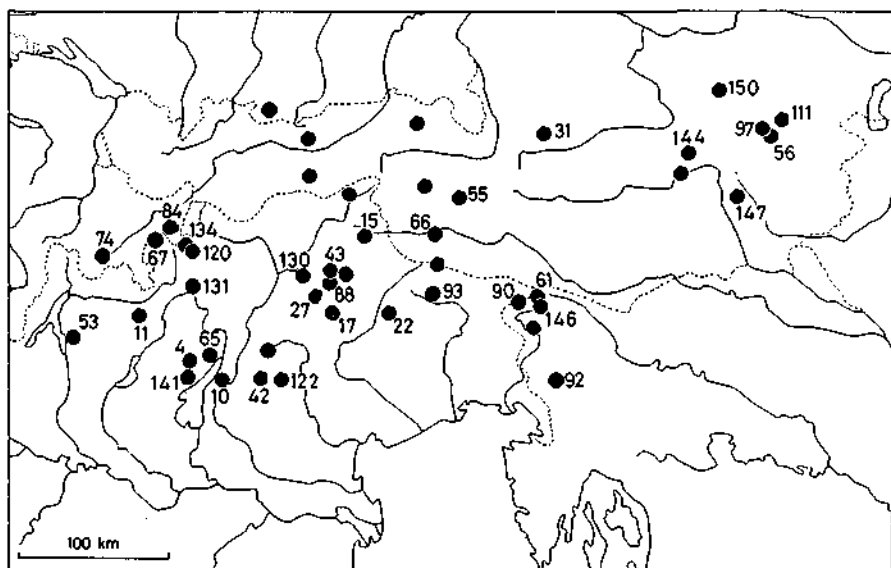


CARTE 2.1. — Provenance des populations du *C. defloratus* des Pyrénées et du Nord de l'Espagne.

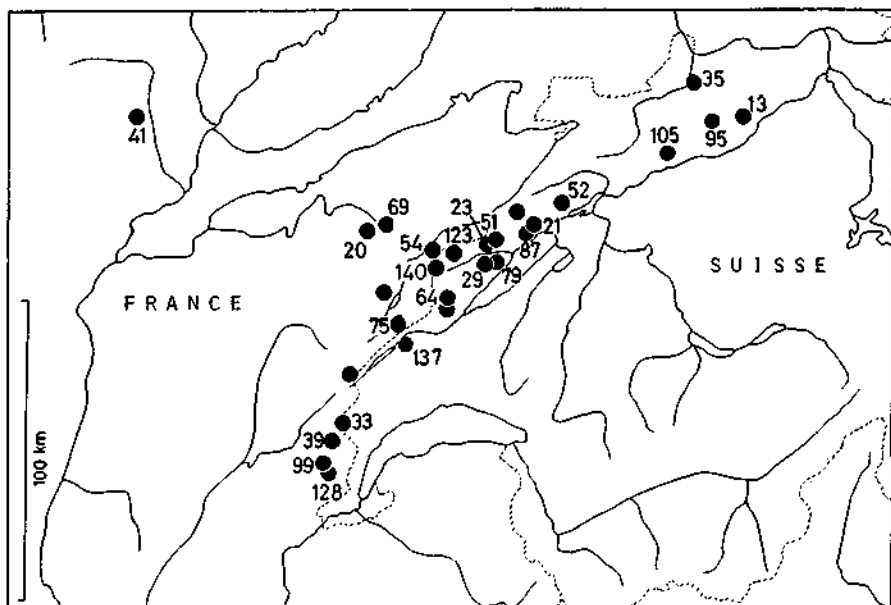
Pour les cartes 2.1 à 2.7, les numéros correspondent au tableau 2.1. Les points sans numéros indiquent les localités où des individus isolés ont été étudiés.



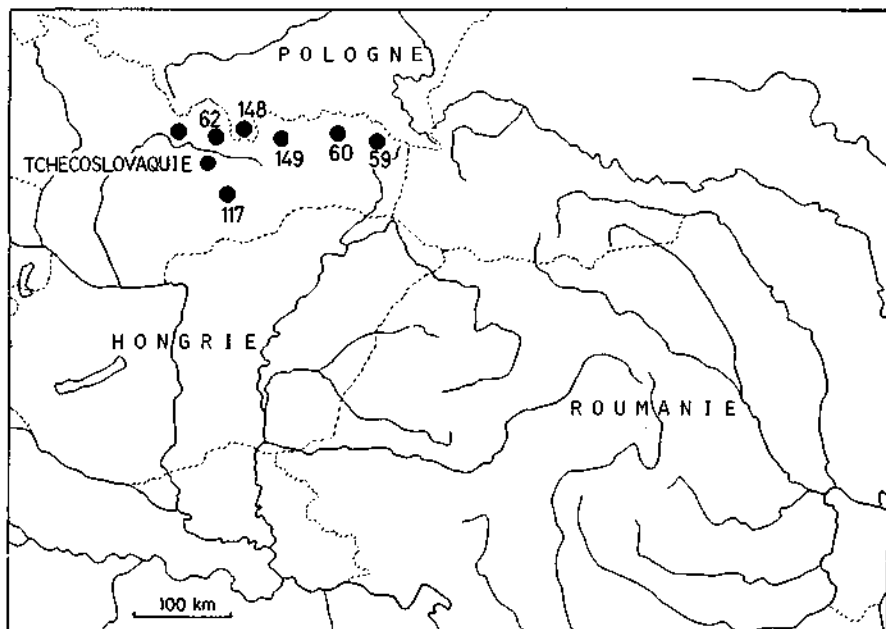
CARTE 2.3. — Provenance des populations du *C. defloratus* des Alpes centrales.



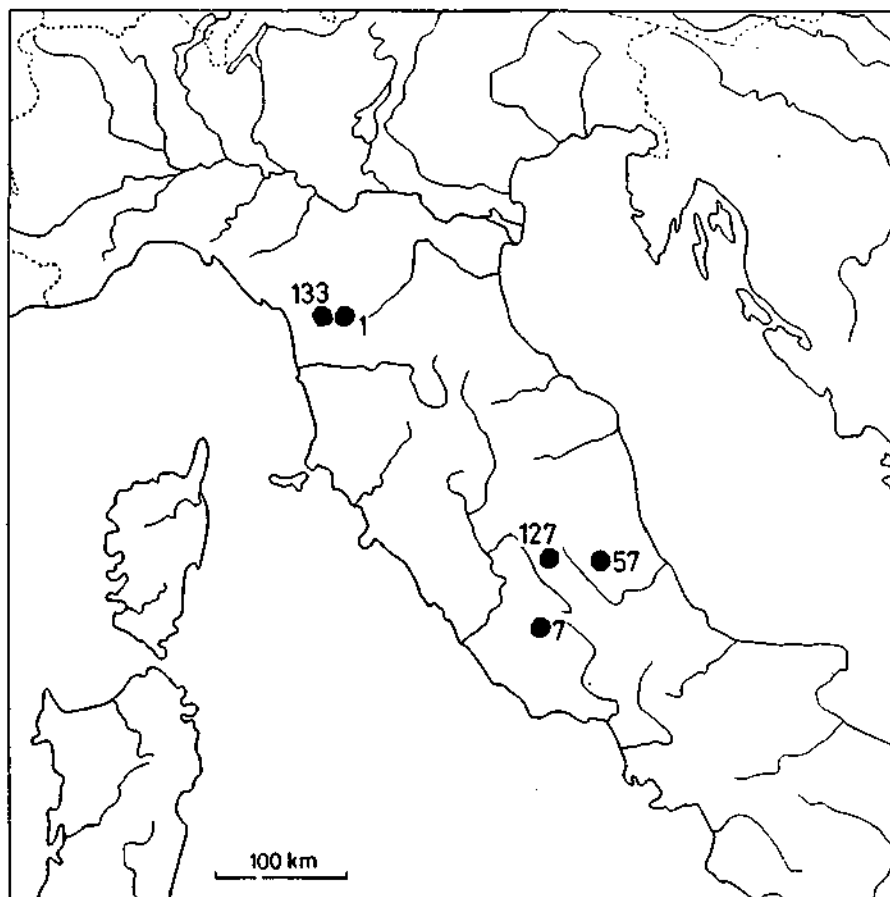
CARTE 2.4. — Provenance des populations du *C. defloratus* des Alpes orientales.



CARTE 2.5. — Provenance des populations du *C. defloratus* du Jura.



CARTE 2.6. — Provenance des populations du *C. defloratus* des Tatras.



CARTE 2.7. — Provenance des populations du *C. defloratus* de l'Apennin.

CHAPITRE 3

VARIATION CARYOLOGIQUE

1. Nombres chromosomiques publiés précédemment

La première investigation cytologique dans le groupe *Carduus defloratus* L. s.l. fut effectuée par REESE (1952) qui compta $2n = 22$ sur une plante du Tirol. Cette première numération chromosomique semble avoir influencé les auteurs suivants; en effet, KAZUBOWSKA (1955), dont l'étude portait sur 8 provenances des Tatras, compta $2n = 22$ pour tous ces individus. Nous avons montré (GREMAUD, 1977) que les plantes de cette région, qui se rapportent à la sous-espèce *glaucus* (Baumg.) Nym., possèdent en réalité $2n = 24$.

L'important travail de FAVARGER et KÜPFER (1970) démontra que la situation chromosomique de ce groupe de plantes était beaucoup plus complexe qu'on ne le pensait généralement. Ces auteurs trouvèrent des nombres chromosomiques variant entre $2n = 18$ et $2n = 25$ dans les Alpes et le Jura, ainsi que la présence de chromosomes B dans ces régions.

Les comptages postérieurs à ce travail concernent surtout des plantes récoltées dans divers endroits des Alpes, mais dont la morphologie n'est souvent pas bien précisée.

Le Tableau 3.1 résume les nombres chromosomiques publiés antérieurement dans le groupe du *Carduus defloratus* L. s.l.; sur ce tableau, les comptages sont regroupés et classés par régions géographiques. Nous n'avons pas fait figurer les taxons subsécifiques auxquels ces comptages se rapportent, car nous n'avons pas vu tous les témoins.

II. Généralités sur les phénomènes cytologiques

Nous avons pu observer plusieurs phénomènes cytologiques dans le groupe du *C. defloratus* L. s.l.:

1) La présence d'individus avec un nombre chromosomique impair ($2n = 19, 21, 23$ et 25)

2) Des individus qui possèdent un ou plusieurs chromosomes B (= chromosomes accessoires).

3) La présence simultanée d'un nombre chromosomique impair et de chromosomes B chez un même individu.

4) La présence d'univalent ou de trivalent chez des plantes à nombre chromosomique pair.

Reprenons les points 1 à 3 en détail.

Un premier problème surgit, celui de savoir quelle est la différence entre le chromosome impair du cas 1) et le chromosome B du point 2).

FAVARGER et KÜPFER (1970) reconnaissent les chromosomes B du *Carduus defloratus* à leur petite taille et à leur nombre variable d'un ovaire à l'autre.

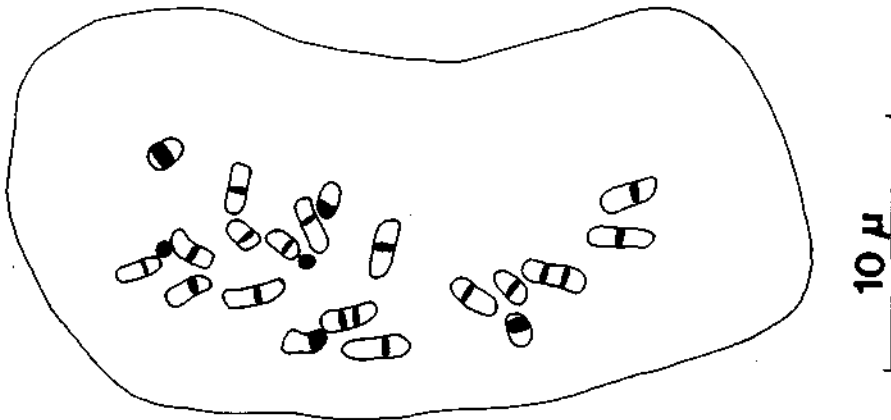


Fig. 3.1. — Coloration différentielle au Giemsa. Mitose du méristème racinaire de *C. defloratus* ssp. *carlinifolius*, Le Boréon (78-217), $2n = 20$.
Les zones foncées représentent les parties hétérochromatiques des chromosomes.

TABLEAU 3.1

Nombres chromosomiques publiés antérieurement

Régions	Nombre de provenances	$2n$	Auteurs
1. Pyrénées et Chaîne cantabrique	11	22	FAVARGER et KÜPFER (1970)
	2	22 + 1-2 A	KÜPFER (1974)
2. Alpes occidentales	14	20,21,22 20 + 1-3 B 23 + 0-3 B	FAVARGER et KÜPFER (1970)
	5	20	GREMAUD (1977)
	1	22	FERNANDEZ-CASAS et al. (1978)
3. Alpes centrales	3	18,22,24	FAVARGER et KÜPFER (1970)
4. Alpes orientales	1	22	REESE (1952)
	1	18	FAVARGER et KÜPFER (1970)
	1	22	LOVKA et al. (1971)
	1	22	LOVE et SUSNIK (1973)
	1	18,19,20	VAN LOON et DE JONG (1978)
5. Jura	3	22,24,25	FAVARGER et KÜPFER (1970)
6. Tétrax	8	22	KAZUBOWSKA (1955)
	1	22	BAKSAY (1958)
	1	22 + 0-2 B	MAJOVSKY et al. (1974)
	8	24	GREMAUD (1977)
7. Apennins	3	22	FAVARGER (1973)

Nos observations de mitoses de méristèmes radiculaires confirment qu'il existe des éléments chromatiques de taille nettement inférieure à celle des chromosomes «normaux» (ou chromosomes A) les plus petits. En revanche, nous n'avons en général pas observé de variation numérique entre les racines d'une même plante.

Nous avons tenté de savoir si ces éléments sont hétérochromatiques, comme le laissent supposer les observations de FAVARGER et KÜPFER (*op. cit.*). Pour cela, nous avons utilisé la technique de coloration au Giemsa selon MARKS (1975). Malheureusement, presque tous nos essais furent infructueux et les seules plaques métaphasiques assez bien colorées ont été obtenues avec un matériel qui ne comportait pas de chromosomes B.

Néanmoins, sur ces images, on remarque que l'hétérochromatine se trouve localisée au niveau des centromères et dans les satellites (fig. 3.1, p. 21).

Mais ce sont les observations de méiose qui vont nous apporter une confirmation sur la nature de ces chromosomes accessoires.

Le comportement méiotique de ces petits chromosomes est très particulier et les images observées sont en accord avec ce que d'autres auteurs, tels que RUTISHAUSER (1960) ou R.N. JONES (1975), ont observé pour des chromosomes B.

On retrouve sur les images de méiose la différence très nette de taille entre les bivalents normaux et les chromosomes B. Cette différence apparaît très bien chez un individu à $2n = 21 + 1B$ de la population N° 2 (fig. 15, p. 38).

On peut noter deux aspects principaux du comportement méiotique des chromosomes B: leur appariement, lorsqu'il y en a plusieurs, et leur division.

Ce dernier phénomène n'est en général pas synchronisé avec la division des chromosomes «normaux». La division des chromosomes B a lieu soit pendant l'anaphase I, entre les pôles ou à proximité d'un pôle, soit pendant l'anaphase II (fig. 3.2).

Lorsqu'il y a plusieurs chromosomes B chez un individu, on observe souvent des appariements de ces B entre eux, si bien qu'on peut observer des petits bivalents entre les bivalents normaux. Les figures de la planche II montrent ce phénomène et permettent de constater qu'il existe des associations multivalentes de chromosomes B.

Nous n'avons cependant jamais observé d'appariement entre des chromosomes A et des chromosomes B, bien que ce phénomène puisse exister, par exemple chez *Briza media* (MURRAY, 1979).

Le Tableau 3.2. résume les comptages d'individus avec chromosomes B dans le groupe du *C. defloratus*.

On constate que la présence de chromosomes B atteint une fréquence

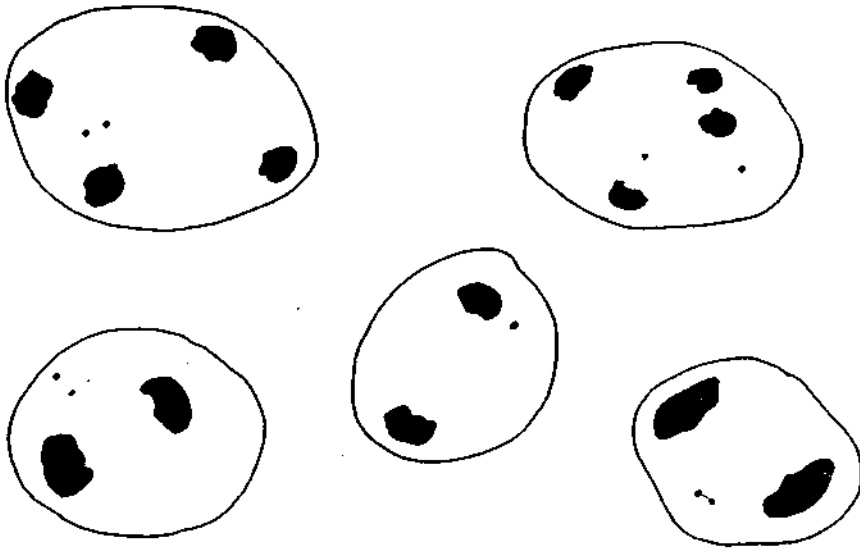


Fig. 3.2. — Division des chromosomes B dans des cellules-mères du pollen aux stades anaphase I et II de la méiose.

maximale chez les plantes à $2n = 20, 21$ et 22 et que c'est aussi pour ces plantes que le nombre de B peut dépasser 2 par individu.

Si les chromosomes B proviennent d'une instabilité du caryotype, comme le pense BATTAGLIA (1964), alors il faut conclure que les caryotypes à

TABLEAU 3.2
Chromosomes B

Nombre chromosomique	Nombre de chromosomes B					Nombre total d'individus avec B	Nombre total de comptages	% d'individus avec chromosomes B
	1	2	3	4	5			
$2n = 18$	3	2				5	63	7,9
$2n = 19$	1	1				2	47	4,3
$2n = 20$	5	7	2	4	1	19	151	12,5
$2n = 21$	2	1	2			5	34	14,7
$2n = 22$	12	10	3	1		26	228	11,4
$2n = 23$	1	1				2	32	6,2
$2n = 24$	3					3	65	4,6

$2n = 20, 21$ et 22 sont les moins stables dans ce groupe de plantes, du moins dans les Alpes et le Jura, puisque nous n'avons jamais trouvé de chromosomes B dans les Pyrénées, dans l'Apennin ou dans les Tatras.

La cytologie des individus à nombre chromosomique impair mérite aussi quelques commentaires.

La présence d'individus du *Carduus defloratus* à $2n = 21, 23$ et 25 avait déjà été signalée par FAVARGER et KÜPFER (*op. cit.*) dans les Alpes et le Jura.

Nous pouvons ajouter à cette liste des plantes à $2n = 19$.

Sur les images de mitoses, radiculaires ou ovariennes, on ne peut en général pas distinguer le chromosome impair des autres chromosomes.

L'étude de la méiose des plantes à nombre chromosomique impair a permis d'observer les phénomènes suivants :

a) le chromosome impair se comporte comme un univalent, d'une taille égale à un des chromosomes formant les bivalents ; il reste à l'écart du plan équatorial dans lequel se trouvent les bivalents et se divise entre les pôles de l'anaphase I ou à l'anaphase II. Le chromosome impair peut alors être inclus dans un gamète ou se perdre dans le cytoplasme.

A la différence de taille près, ce comportement rappelle ce que nous avons observé pour les chromosomes B.

b) bien que visible comme un univalent à la métaphase I, le chromosome impair reste dans le plan équatorial ou à proximité et migre à un des pôles à l'anaphase I. Ce pôle aura donc un chromosome de plus que l'autre, sans qu'il soit possible de dire lequel des chromosomes est l'univalent. A l'anaphase II, il se divise comme les autres chromosomes, si bien que deux gamètes sur quatre auront un chromosome de plus,

c) le chromosome impair s'apparie à un bivalent pour former un trivalent, généralement en forme de V, plus rarement en chaîne.

Les images de métaphase I avec un trivalent sont très typiques (Fig. 3.4, p. 36, par ex.). A partir du stade de l'anaphase I, le déroulement de la méiose est identique à celui décrit sous b),

d) chez certains individus, le chromosome impair peut avoir un comportement d'univalent ou participer à la formation d'un trivalent, ceci de façon aléatoire suivant les cellules-mères du pollen d'une même anthère.

Le Tableau 3.3 résume les observations effectuées sur les plantes à nombre chromosomique impair dont nous avons pu étudier la méiose.

L'examen de ce tableau appelle les remarques suivantes :

a) la formation de trivalents atteint un maximum chez les plantes à $2n = 19$.

b) chez ces plantes à $2n = 19$, la formation d'univalent est tout aussi fréquente.

TABLEAU 3.3

Comportement méiotique des plantes à nombre chromosomique impair.

	2n = 19	2n = 21	2n = 23	2n = 25
Nombre de plantes avec un univalent	14	12	20	6
Nombre de plantes avec un trivalent	12	3	3	
Nombre de plantes avec soit un univalent, soit un trivalent	2	1		

c) la formation simultanée, dans un même individu, de trivalent ou d'univalent est assez rare (3 individus seulement sur 73).

Nous renvoyons le lecteur au premier chapitre du troisième article pour une discussion plus détaillée sur les multivalents observés chez les hybrides expérimentaux.

4) La présence d'univalents ou de trivalents dans des plantes à nombre chromosomique pair est peu fréquente. Les seuls cas que nous avons rencontrés proviennent des Alpes orientales; nous exposerons nos observations au paragraphe consacré à la cytologie des plantes de cette région.

III. Étude personnelle de la variation cytogéographique

Le travail de FAVARGER et KÜPFER (*op. cit.*), sur lequel nous nous sommes fondé pour entreprendre l'étude du groupe du *C. defloratus*, a montré que le nombre chromosomique pouvait varier entre les individus d'une même population, en particulier dans les Alpes et le Jura.

Averti de ce phénomène, nous avons déterminé le nombre chromosomique d'au moins 3 individus par population pour tenter d'établir l'amplitude de variation cytologique de chaque population. Le nombre de populations ainsi analysées, 150, nous paraît suffisant pour fournir les éléments permettant de comprendre les phénomènes microévolutifs liés à la dysploïdie.

Les résultats de ces comptages figurent sur les Tableaux 3.4 à 3.10, placés en tête de paragraphe pour chaque région. Les numéros placés devant les populations correspondent à une liste qui fournit des renseignements plus précis sur les localités. De plus, ces numéros sont reportés sur des cartes pour permettre un repérage plus aisé des populations (voir Chapitre 2).

Sur les cartes 3.1 à 3.5, nous avons tenté de symboliser la structure chromosomique des populations étudiées.

Les nombres chromosomiques $2n = 18$, $2n = 20$, $2n = 22$ et $2n = 24$ représentent les nombres fondamentaux de 4 cytodèmes principaux: ce sont les nombres pairs les plus petits rencontrés dans les populations. Chacun de ces cytodèmes est représenté par un signe graphique différent.

Comme on le verra par la suite, les populations des Alpes et du Jura sont constituées de plusieurs cytodèmes. On peut figurer cette variation interindividuelle par des traits disposés aux quatre points cardinaux du signe graphique défini ci-dessus. Le trait «sud», par exemple, signifie qu'il existe, dans la population, un ou des individus qui possèdent un chromosome de plus que le nombre représenté par le signe principal. Un schéma explicatif de ces signes figure sur chaque carte. Cette représentation graphique n'a d'autre but que de montrer les possibilités de variation chromosomique, et ne préjuge pas de l'évolution du nombre des chromosomes.

L'observation des cartes de distribution de la structure chromosomique des populations permet d'avoir un aperçu de la dysploidie dans une population et entre les populations: les zones avec un grand nombre de traits représentent des régions à variabilité interindividuelle importante, tandis que plusieurs signes principaux différents dans une même région attestent une dysploidie entre les populations.

Des comptages isolés sont figurés sur les cartes par des signes plus petits, et complètent ainsi la répartition des nombres chromosomiques.

Nous traiterons de la variation chromosomique en divisant notre domaine en sept régions pour avoir un aperçu de la variabilité régionale des populations de ce groupe.

Les divisions suivantes ont été choisies:

- 1) Pyrénées, Chaîne cantabrique et Sierras du N-E de l'Espagne
- 2) Alpes occidentales
- 3) Alpes centrales, limitées à l'Ouest par la ligne Genève-Chamonix-Aoste-Ivrea et à l'Est par la ligne Arlberg-St. Moritz-Chiavenna-Come (selon *Flora Europaea*)
- 4) Alpes orientales
- 5) Jura et Côte d'Or
- 6) Tatras
- 7) Apennins

La carte 3.6 (p. 59) fait la synthèse des observations qui figurent de façon plus détaillée sur les cartes 3.1 à 3.5.

IV. La variation régionale

- 1) Pyrénées, Chaîne cantabrique et Sierras du N-E de l'Espagne
Carte 3.1, p. 30; Tableau 3.4, p. 27; Figure 3.3, p. 29.

Comme on le voit sur le tableau 3.4, et ainsi que l'avaient déjà fait obser-

ver FAVARGER et KÜPPER (*op. cit.*), le nombre chromosomique $2n = 22$ est constant pour les populations pyrénéennes du *Carduus gr. defloratus*, quelle que soit leur morphologie. La méiose de ces plantes à $2n = 22$ est régulière (fig. 1 et 2, p. 29).

TABLEAU 3.4
Comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Pyrénées,
de la Chaîne Cantabrique et du N-E de l'Espagne.

No	Population	$2n$ (nombre d'individus)	Stades observés
<u>ssp. carlinifolius</u>			
118	Somport	22 (3)	MI, AI
89	Pourtalet	22 (3)	MI, AI
85	Oroel	22 (6) 23 (1)	MI, AI, AII, m.r
28	Cotefablo	22 (3) 23 (1)	MI, AI, m.r
16	Bujaruelo	22 (5)	diac., MI, AI
45	Gavarnie	22 (6)	diac., MI, AI, m.r
132	Tourmalet	22 (4)	diac., MI, AI
145	Pineta	22 (6)	MI, AI, m.r
63	Lavasat	22 (4)	MI, AI, m.o, m.r
94	Puymorens.	22 (3)	MI, AI
47	Lio	22 (4)	MI, AI, m.o
<u>ssp. medius</u>			
114	Sebers	22 (5)	MI, m.r
34	Eaux-Chaudes	22 (4)	MI, AI, m.r
50	Gouratte	22 (3)	diac, MI, AI, m.r
48	Luz	22 (3)	MI, AI, m.o
86	Portet d'Aspet	22 (3)	MI, AI, m.o, m.r
<u>intermédiaires medius - carlinifolius</u>			
38	Fabrèges	22 (3)	diac, MI
109	St-Sauveur	22 (4)	MI, AI, m.o

Annexe au Tableau 3.4

N° de culture ou de récolte	Provenance	$2n$	Stades obs.
<u>ssp. carlinifolius</u>			
77-316	Ordesa (prov. Huesca, Hs), 1270 m	22	MI, AI
71-395	Torla (prov. Huesca, Hs), 1500 m	22	MI, AI
78-243	Javalambre (prov. Teruel, Hs), 1900 m	20	MI, AI
CF, 7.7.79	Valdelinares (prov. Teruel, Hs), 1770 m	20	MI, AI, m.o.
<u>ssp. medius</u>			
78-1352	Alto Valdeon (prov. Leon, Hs), 1800 m	22	m.r.
78-1354	Gorges de Cain (prov. Leon, Hs), 500 m	22	m.r.
71-382	Valle de Aran (prov. Lerida, Hs), 1600 m	22	MI, AI
68-1223	Vallée du Galbe (Pyrénées-orientales, Ga)	22	MI, AI

Pour la sous-espèce *carlinifolius*, nous avons pu mettre en évidence deux exceptions: 1) la présence d'individus à $2n = 23$ dans les Pyrénées aragonaises et 2) des plantes à $2n = 20$ dans les Sierras du Nord-Est de l'Espagne.

Ces exceptions nous inspirent les remarques suivantes:

1) KÜPFER (1974) avait déjà compté des nombres chromosomiques supérieurs à $2n = 22$ ($2n = 22 + 1$ à $2A$) sur des individus de la Peña de Oroel et du Tozal de Guara.

2) Dans la population que nous avons récoltée à la Peña de Oroel, sur 7 individus étudiés, seul 1 présente un nombre chromosomique aberrant: $2n = 23$, alors que les autres possèdent tous 22 chromosomes. A la méiose de cette plante à $2n = 23$, on peut observer un univalent dans le plan des bivalents de la métaphase I (photo 3, pl. 1).

A l'anaphase I, un pôle possède normalement 11 chromosomes, alors que l'autre en compte 12, sans qu'il soit possible de dire lequel est l'univalent (fig. 5, p. 29). La suite de la division méiotique est normale, et la tétrade présente 2 gamètes à 11 et 2 gamètes à 12 chromosomes.

3) Le même phénomène a pu être observé sur un individu du Puerto de Cotefablo, à la différence près que l'univalent se trouve souvent à l'écart du plan des bivalents, ce qui ne l'empêche pas de s'incorporer à l'un des pôles de l'anaphase I.

4) L'observation de ces plantes à 23 chromosomes suggère la présence éventuelle d'individus à $2n = 24$ dans les mêmes populations. Le comptage de KÜPFER (*op. cit.*): $2n = 22 + 2A$ confirme cette hypothèse; mais, selon cet auteur (non publié), la méiose de cette plante présente rarement 12 bivalents, le plus souvent 11 bivalents et 2 univalents; les 2 univalents ne sont certainement pas homologues. Il ne s'agit donc pas, comme dans les Tatras, de cytodèmes à $n = 12$, mais de rares individus aberrants à $2n = 23$ ou 24, isolés dans des populations à $2n = 22$.

5) Ce phénomène de dysploïdie interindividuelle, très localisé, n'a pas une grande importance pour l'évolution cytologique de ce groupe dans les Pyrénées, où la stabilité cytologique semble être la règle.

6) En revanche, les individus à $2n = 20$ de la Sierra de Javalambre et de Valdelinares, appartenant aux populations les plus marginales de ce groupe de plantes au S-W de son aire de répartition, posent un problème plus ardu. La méiose de ces plantes est régulière, il se forme toujours 10 bivalents à la métaphase I (fig. 3, p. 29 et photo 2, pl. 1). La pauvreté de notre échantillonnage dans cette région ne nous permet pas d'échafauder de grandes théories, mais deux hypothèses peuvent être suggérées:

a) Ces populations du Sud de l'Èbre, isolées par la plaine de celles des Pyrénées, ont évolué indépendamment, et par un phénomène de dysploïdie descendante, leur nombre chromosomique est passé de $2n = 22$ à $2n = 20$.

b) Ce sont des populations reliques, réfugiées au Sud des Pyrénées lors



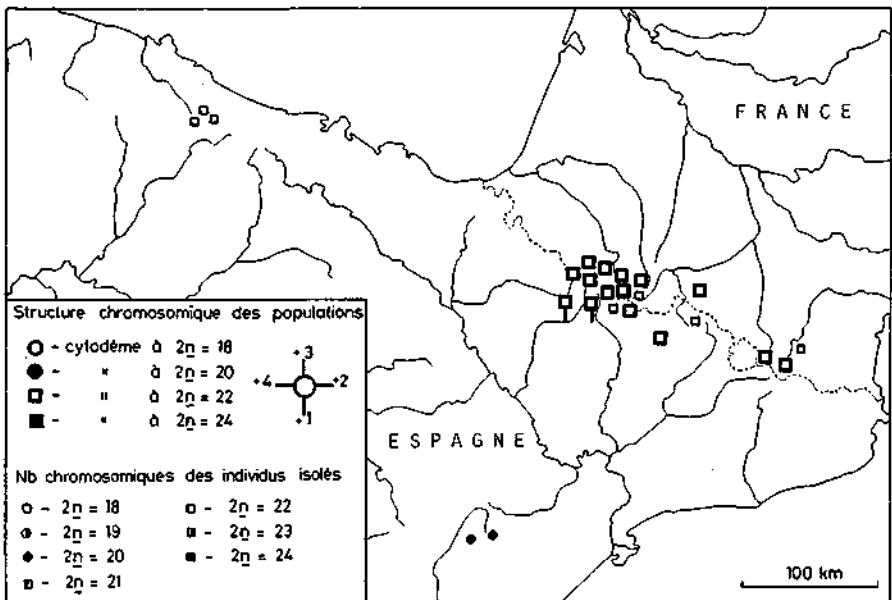
Fig. 3.3. — Méiose de la microsporogénèse et mitose somatique du *C. defloratus* des Pyrénées :

- 1 - 76-1613 - ssp. *medius*, Les Eaux-Chaudes : métaphase I, $n = 11$.
- 2 - 77-311 - ssp. *carlinifolius*, Bujaruelo : anaphase I, $n = 11$.
- 3 - 7.7.79.CF - ssp. *carlinifolius*, Valdelinares : métaphase I, $n = 10$.
- 4 - 76-1623 - ssp. *carlinifolius*, Cotefablo : métaphase I, $11 II + 1 I$ (flèche).
- 5 - 76-1620 - ssp. *carlinifolius*, Peña de Oroel : anaphase I, $11 - 12$.
- 6 - 76-1584 - ssp. *carlinifolius*, Gorges de Llo : mitose du méristème radiculaire, $2n = 22$.

d'une période glaciaire, qui auraient conservé un nombre chromosomique primitif, proche du nombre de base supposé du groupe *C. defloratus* L. s.l. Dans cette hypothèse, ce sont alors les populations pyrénéennes et cantabriques qui auraient été affectées par un phénomène de dysploïdie ascendante; leur nombre chromosomique se serait fixé à $2n = 22$, nombre qui semble d'une certaine stabilité (voir par exemple les Apennins).

Localement, la dysploïdie aurait pu aller plus loin et ainsi serait expliquée la présence d'individus à $2n = 23$ ou 24 dans les Pyrénées aragonaises.

Ces hypothèses sont évidemment très difficiles à vérifier et il faudrait tenter des croisements expérimentaux entre des individus à $2n = 20$ du sud de l'Èbre et les plantes pyrénéennes à $2n = 22$, croisements que nous n'avons malheureusement pas pu effectuer, faute de matériel suffisant.



CARTE 3.1. — Répartition des comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Pyrénées, de la Chaîne Cantabrique et du N-E de l'Espagne.

2) Les Alpes occidentales

Carte 3.2, p. 39; Tableau 3.5, p. 33; Figures 3.4 et 3.5, p. 36 et 38.

Les nombres chromosomiques publiés précédemment, surtout par FAVARGER et KÜPFER (*op. cit.*), pour des plantes du groupe du *C. defloratus*

de cette région, varient entre $2n = 20$ et $2n = 23$. Mais ces comptages n'intéressent que les Alpes cottiennes et graies, et à notre connaissance, aucun nombre chromosomique n'avait été publié pour les Alpes maritimes et ligures. Aussi notre surprise fut grande de découvrir, dans cette partie méridionale des Alpes, des plantes à $n = 9$, nombre qui n'avait été trouvé, jusque-là, que dans les Alpes insubriennes (FAVARGER et KÖPFER, *op. cit.*).

Deux phénomènes intéressants ressortent de l'examen de la carte 3.2: une zone de variabilité maximale des cytodèmes au niveau de la vallée de l'Ubaye et une relative constance du cytodème à $2n = 18$ au Sud de cette vallée.

Nous avons étudié la cytologie de 7 populations, appartenant à deux sous-espèces différentes, croissant dans la vallée de l'Ubaye, surtout au versant Sud. Ainsi la population de Maddalena se rattache plutôt à la sous-espèce *defloratus*, tandis que celles d'Allos, de la Cayolle et de Raspaillon appartiennent à *carlinifolius*; les populations des Agneliers, de Bachelard et de Restefond sont intermédiaires. Nous sommes ici à la limite entre deux sous-espèces, si bien qu'il est parfois difficile d'assigner une population, et surtout un individu, à un des deux taxons. Les populations dont les individus ont une morphologie intermédiaire représentent la zone d'intergradation entre les sous-espèces *defloratus* et *carlinifolius*.

Les phénomènes cytologiques observés dans ces sept populations sont extrêmement intéressants:

1) On remarque tout d'abord une augmentation du nombre chromosomique d'Est en Ouest dans la vallée de l'Ubaye: $2n = 19 - 20$ au col de la Maddalena, 20 aux cols de Raspaillon et de la Cayolle, 20-22 aux Agneliers et finalement 22 au col d'Allos. Il faut signaler aussi la présence de chromosomes B dans 5 de ces populations.

2) Le nombre de chromosomes B par individu varie d'une population à l'autre: il est par exemple de 1 aux Agneliers et au col d'Allos, de 3-4 à Restefond et de 2-5 aux gorges du Bachelard. Dans cette dernière population, nous avons pu observer le comportement méiotique des chromosomes B. Chez un individu qui en possède 4, les chromosomes B sont le plus souvent appariés 2 à 2 et forment de petits bivalents, visibles à la métaphase I entre les 10 bivalents normaux (photo 2, pl. II). Sur quelques images métaphasiques, on observe une chaîne de 3 B et un isolé (photo 1, pl. II). Plusieurs individus de cette population des gorges du Bachelard présentent le même phénomène d'appariement des chromosomes B à la méiose. Dans la population des Agneliers, un individu possède à la fois un nombre chromosomique impair ($2n = 21$) et un chromosome B. À la méiose de cet individu, les images de métaphase I mon-

trent un univalent et un chromosome B plus petit qui ne s'apparie jamais avec l'univalent (fig. 15, p. 38).

Malheureusement, nous n'avons pu observer la méiose des plantes du col d'Allos et de Restefond, mais nous pensons que les petits chromosomes observés sur les mitoses de paroi ovarienne sont des chromosomes B, et qu'ils ont un comportement méiotique semblable à celui décrit ci-dessus.

3) Le cytodème à $2n = 19$ de la Maddalena offre 8 II et 1 III à la métaphase I de la méiose (fig. 9, p. 36), plus rarement 9 II et 1 I; en revanche, les individus à $2n = 20$ de cette population ont une méiose régulière.

4) La méiose des individus à $2n = 20$ des cols de la Cayolle et de Raspailon est également régulière. Dans la population de Raspailon, l'individu à 21 chromosomes présente toujours un trivalent à la métaphase I (fig. 14, p. 36).

Au sud de la vallée de l'Ubaye, dans les Alpes maritimes et ligures, la structure chromosomique des populations est plus simple, aussi bien pour *defloratus* que pour *carlinifolius*.

La sous-espèce *defloratus* est peu abondante dans les Alpes maritimes où elle est localisée dans les vallées du versant Est, dépassant rarement une altitude de 1500 m. Au-dessus, sur les crêtes et sur le versant Ouest, elle est remplacée par *carlinifolius*. Les phénomènes cytologiques sont assez semblables pour les populations de ces deux taxons; nous pouvons les résumer comme suit :

1) Le cytodème principal des Alpes maritimes et ligures a $2n = 18$; mais seules 4 populations: Collardente, Lourousa, Tanarel et Toutes-Aures, ne possèdent que des individus à $2n = 18$.

2) La plupart des populations de cette région ont une structure chromosomique basée sur $2n = 18$, mais renferment en outre des individus à nombres chromosomiques plus élevés: $2n = 19, 20$ et plus rarement 21.

3) Les plantes à $2n = 18$ offrent une méiose tout-à-fait régulière, avec

Annexe au Tableau 3.5

N° de culture Provenance
ou de récolte

$2n$

Stades obs.

ssp. carlinifolius

72-285 Mourre-de-Chanier (Alpes de Ht-Provence, Ga),
1800 m

20

diac, MI, AI

75-611 MI de Lachens (dép. Var, Ga)

22

MI, AI, m.r.

14.8.77-4 Mt Grai (prov. Imperia, It), 1700 m

18

MI, AI, m.o.

72-1473 Certosa di Pesio (prov. Cuneo, It), 1580 m

20

m.o.

ssp. defloratus

CF, 30.7.74 Bonneval s/Arc (dép. Savoie, Ga)

21

MI, m.o.

77-323 Belleville (dép. Savoie, Ga), 1640 m

20 + 2B

MI, AI

73-747 Les Geis (dép. Haute-Savoie, Ga), 1350 m

20

m.r.

72-731 Les Contamines (Haute-Savoie, Ga), 1500 m

20

MI, AI

79-53 Vallon de Crisillan (Hautes-Alpes, Ga), 2300 m

21

m.r.

TABLEAU 3.5

Comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Alpes occidentales.

No Population	2n (nombre d'individus)	Stades observés
<i>ssp. carlinifolius</i>		
139 Ventoux	20 (4) 22 (1)	M1, A1, m.o, m.r
102 Chalet Reynard	20 (5)	M1, A1, m.r
72 Mt de Lure	20 (3)	diac, M1, A1, m.r
6 Mt d'Aurouze	20 (4) 21 (2)	M1, A1, m.o
81 Col du Noyer	20 (1) 21 (3) 22 (1) 23 (1)	M1, A1, m.o
125 Toutes-Aures	18 (3)	M1, A1, AII, m.o
76 Colle Melosa	18 (1) 19 (1) 21 (2)	M1, A1
25 Collardente	18 (3)	M1, A1, m.o
124 Tanarel	18 (3)	M1, A1, m.r
126 Tende	18 (1) 19 (2) 20 (1)	diac, M1, A1, m.o
14 Boréon	18 (2) 19 (3) 20 (1)	M1, A1, m.o
58 Isola	18 (1) 19 (1) 20 (2)	m.o
68 Lombarde	18 (1) 19 (3)	M1, A1, m.o
135 Valberg	19 (2) 20 (1)	M1, A1, m.o
37 Entraunes	18 (4) 19 (1) 20 + 1B	M1, A1, m.o
18 Cayolle	20 (3)	M1, A1, m.o
129 Tinée	18 (2) 19 (3) 20 (1)	M1, A1, m.o
96 Raspailon	20 (2) 21 (1)	M1, A1, m.o
12 Barricate	18 (2) 19 (1)	m.o
3 Allos	22 (3) 22 + 1B	m.o
<i>intermédiaires defloratus - carlinifolius</i>		
2 Les Agneliers	20 (1) 21 (1) 22 (1) 21 + 1B	M1, A1, m.o
9 Bachelard	20 + 2B (2) 22 + 5B 20 + 4B (2)	M1, m.o
101 Restefond	20 + 4B 22 + 4B 21 + 3B	m.o
<i>ssp. defloratus</i>		
115 Entracque	18 (1) 19 (3) 20 (1)	M1, A1, m.o, m.r
70 Lourouza	18 (3)	A1, m.o
136 Valdieri	18 (3) 19 (2) 20 (1)	M1, A1, AII, m.o
143 Vinadio	18 (1) 19 (3) 20 (1)	M1, A1, m.o, m.r
73 Maddalena	19 (3) 20 (3) 20 + 3B	M1, A1, AII, m.o
77 Col de Menée	20 (2) 20 + 2B	m.o
83 Pas de l'Ouille	20 (3)	M1, A1, m.o
36 Gorges d'Engins	20 (3)	m.o
30 Col Croix-de-Fer	20 (5)	diac, M1, A1, m.r
91 Pralognan	20 (2) 21 (1) 22 (1)	M1, A1, AII, m.o
142 Valgrisanche	20 (8)	M1, A1, m.o
24 Cogne	20 (4) 20 + 5B	M1, A1, m.o
138 Val Veni	20 (4) 20 + 1B	M1, A1, m.o, m.r
104 Roseland	20 (4)	diac, M1, m.o
5 Aravis	20 (2) 21 (2) 20 + 2B 20 + 4B	M1, A1, m.o, m.r
26 Col Colombiere	20 (4)	diac, A1, m.r

9 bivalents à la métaphase I (photo 6, pl. I), 2 pôles à 9 chromosomes à l'anaphase I (fig. 12, p. 36) et 4 pôles à 9 chromosomes à l'anaphase II (photo 5, pl. II).

4) La méiose du cytodème à $2n = 19$ est régulière, mais le comportement du chromosome impair varie d'une population à l'autre, parfois même entre les individus d'une population.

Deux phénomènes principaux peuvent être observés à la métaphase I: soit le chromosome impair se comporte comme un univalent, soit il s'apparie à un bivalent pour former un trivalent.

Il peut arriver que chez quelques individus, les deux possibilités s'observent dans les cellules-mères du pollen d'une même fleur.

Nous donnons ci-dessous un aperçu de la fréquence des univalents et des trivalents chez les plantes à $2n = 19$ des Alpes maritimes et figures:

	8 II + 1 III	9 II + 1 I	8 II + 1 III ou 9 II + 1 I
nombre d'individus	4	10	2
fréquences (%)	25	62,5	12,5

Seuls les individus à $2n = 19$ de la populations du col de la Lombarde présentent exclusivement un trivalent à la méiose (fig. 7, p. 36); dans les autres populations, la majorité des plantes à 19 chromosomes montre un univalent (fig. 11, p. 36) qui peut être soit dans le plan des bivalents, soit plus ou moins à l'écart de celui-ci, mais qui rejoint toujours un des pôles de l'anaphase I (fig. 8, p. 36).

On voit donc que le chromosome impair n'est pas perdu lors des divisions méiotiques, mais que son affinité avec les autres chromosomes est moins forte qu'entre deux chromosomes homologues. La formation régulière de trivalents chez certains individus suggère qu'il existe tout de même une homologie entre ce chromosome et une des 9 paires de la garniture normale. Les forces d'appariement doivent toutefois être plus fortes entre les chromosomes vraiment homologues et inhiber ainsi la force d'appariement plus faible du chromosome impair, qui présente une homologie moins complète (*chromosomes homéologues*).

5) Il existe dans les Alpes maritimes et figures un cytodème à $2n = 20$ dont la méiose est normale avec formation de 10 bivalents.

Ces plantes à $2n = 20$ se rencontrent toujours dans des populations qui possèdent des individus à $2n = 18$ ou 19.

Nous pouvons supposer que 2 gamètes à 10 chromosomes provenant d'individus à $2n = 19$ fusionnent et produisent ces plantes à 20 chromosomes. Ceci est valable pour autant que le chromosome supplémentaire des plantes à $2n = 19$ ait la même origine dans les deux gamètes ou que l'homologie soit suffisante pour former un bivalent à la méiose de ces indivi-

dus à $2n = 20$. Il faut encore une condition supplémentaire pour que notre hypothèse soit vérifiée: que lors de la mégasporogénèse des plantes à $2n = 19$, il se produise bien des gamètes à 10 chromosomes et que le chromosome impair ne soit pas perdu lors de la méiose. Nous n'avons malheureusement pas pu observer la mégasporogénèse de ces plantes.

6) La plupart des populations des Alpes maritimes et ligures présentent des individus à $2n = 18, 19$ et 20 dans les proportions indiquées ci-dessous:

Populations avec individus à 18, 19 et 20 chromosomes

	$2n = 18$	$2n = 19$	$2n = 20$
nombre d'individus	19	25	11
fréquences (%)	34,5	45,5	20

On voit donc que la proportion de plantes à $2n = 19$ atteint presque 50% dans ces populations. L'hypothèse suivante peut être émise pour tenter d'expliquer la prédominance du cytodème à 19 chromosomes dans cette région:

Il y a croisements répétés entre des plantes à $2n = 18$ et des plantes à $2n = 20$, et les plantes à $2n = 19$ augmentent avec le nombre de générations jusqu'à atteindre une proportion double de celle des parents.

En conclusion, pour les Alpes maritimes et ligures, on remarque que les phénomènes cytologiques sont les mêmes, quelle que soit la morphologie des plantes observées. Tout se passe comme si l'évolution morphologique et l'évolution cytologique n'étaient pas synchronisées, et que pour les mêmes cytodèmes, se soient différenciés deux phénodèmes différents, que le taxonomiste peut rattacher à deux sous-espèces plus ou moins distinctes.

Ces deux phénodèmes sont aussi plus ou moins différenciés écologiquement, la sous-espèce *defloratus* étant moins orophile que *cartinifolius*, tout au moins dans les zones où ils se rencontrent. On trouve alors, à moyenne altitude (1 200-1 600 m), des populations à morphologie intermédiaire qu'il est difficile d'attribuer à l'un ou à l'autre de ces taxons. C'est par exemple le cas des populations de la vallée de la Stura et de ses environs: Barricate, Vinadio, Valdieri, et de la vallée de l'Ubaye: Agneliers, Bachelard et Restefond.

Dans le reste des Alpes occidentales, au Nord et à l'Ouest de la vallée de l'Ubaye, il semble que la structure chromosomique des populations soit plus simple, bien que notre échantillonnage soit plus faible.

Avec l'accord des auteurs, nous avons reporté, sur la carte N° 3.2 certains comptages publiés par FAVARGER et KÜPFER (1970) pour les Alpes cotiennes et graies.

Nos observations montrent qu'un cytodème à 20 chromosomes domine, parfois accompagné de cytodèmes à nombres chromosomiques plus élevés: $2n = 21, 22$, très rarement 23.

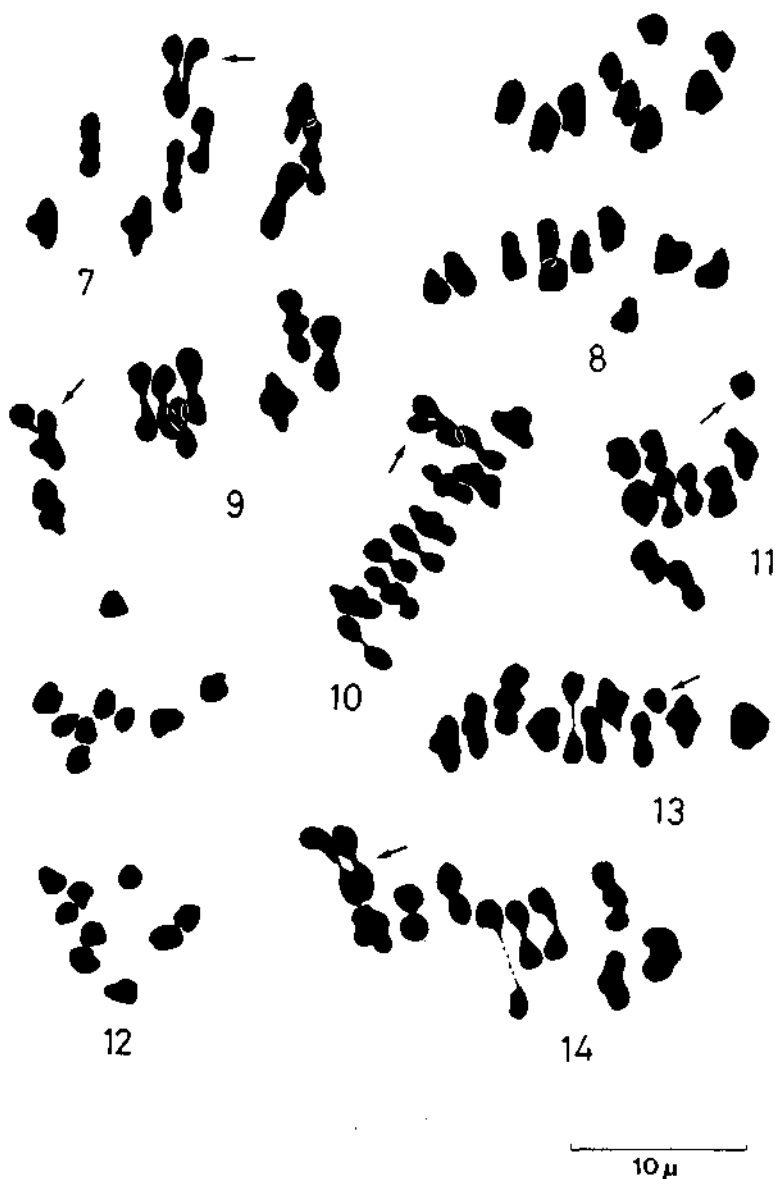


Fig. 3.4. — Méiose de la microsporogénèse du *C. defloratus* des Alpes occidentales.
 7 - 78-226 - ssp. *carlinifolius*, Col de la Lombarde : métaphase I, 8 II + 1 III (flèche).
 8 - 78-236 - ssp. *carlinifolius*, St-Etienne de Tinée : anaphase I, 9-10.
 9 - 19.8.77-1 - ssp. *defloratus*, Colle della Maddalena : métaphase I, 8 II + 1 III (flèche).
 10 - 78-28 - ssp. *carlinifolius*, Col du Noyer : métaphase I, 10 II + 1 III (flèche).
 11 - 78-29 - ssp. *defloratus*, Terme di Valdieri : métaphase I, 9 II + 1 I (flèche).
 12 - 8.8.77-4 - ssp. *carlinifolius*, Col de Tende : anaphase I, $n = 9$.
 13 - 77-326 - ssp. *defloratus*, Pralognan : métaphase I, 10 II + 1 I (flèche).
 14 - 18.8.77-2 - ssp. *carlinifolius*, Col de Raspailon : métaphase I, 9 II + 1 III (flèche).

Ici encore, l'évolution cytologique semble indépendante de l'évolution morphologique, c'est-à-dire que les nombres chromosomiques et les phénomènes cytologiques sont les mêmes, quel que soit le taxon du groupe du *C. defloratus* considéré.

On peut résumer les observations cytologiques dans cette région ainsi :

1) La méiose des plantes à $2n = 20$ est normale, il se forme toujours 10 bivalents à la métaphase I.

2) Nous avons trouvé, dans quatre populations, des individus à 21 chromosomes; dans trois d'entre elles, le chromosome supplémentaire de ces individus se comporte comme un univalent à la métaphase I (fig. 13, p. 36). Seul un individu à 21 chromosomes de la population du col du Noyer présente parfois 9 bivalents et 1 trivalent. Dans cette même population, nous avons observé un individu à $2n = 23$, dont la méiose montre 10 II et 1 III à la métaphase I (fig. 10, p. 36).

3) La méiose des plantes à $2n = 22$ des populations du Ventoux, de Pralognan, et du col du Noyer, ne montre pas d'irrégularités; 11 bivalents sont toujours formés.

4) Dans quatre populations: col des Aravis, Cogne, col de Menée et Val Veni, des chromosomes B ont pu être mis en évidence.

Leur nombre varie de 1 à 5 par individu; dans trois cas, nous avons pu observer leur comportement méiotique. Lorsqu'il n'y a qu'un seul B, comme dans une plante du Val Veni, il se trouve à l'écart des bivalents à la métaphase I et peut se diviser entre les pôles de l'anaphase I ou près d'un de ces pôles (fig. 23, p. 38). Lorsqu'il y a plus d'un chromosome B par individu, par exemple dans une plante du col des Aravis qui en possède 4, on peut observer des appariements entre ces B, et formation de petits bivalents (fig. 18, p. 38).

À l'anaphase I de cette plante, il y a alors séparation régulière, et chaque pôle reçoit 2 chromosomes B (fig. 17, p. 38). Dans la mitose des parois de l'ovaire de cette plante, on retrouve les 4 petits chromosomes B à côté des 20 chromosomes A (fig. 16, p. 38).

Une plante de la vallée de Cogne possède 5 chromosomes B, visibles à la mitose de la paroi de l'ovaire (fig. 19, p. 38). À la méiose de cette plante, on observe souvent 2 B appariés et 3 isolés ou 4 B appariés 2 à 2 et 1 isolé (fig. 20, p. 38).

On voit donc que les chromosomes B se comportent de la même façon que chez les plantes de la vallée de l'Ubaye (voir ci-dessus), mais que leur fréquence dans les populations est moins grande (cf carte 3.8, p. 61).

Dans ces populations, la présence de chromosomes B ne semble pas liée à une zone d'intergradation entre 2 sous-espèces, mais à une instabilité locale du caryotype, peut-être le résidu d'une évolution antérieure qui aurait amené ces populations à $2n = 20$.

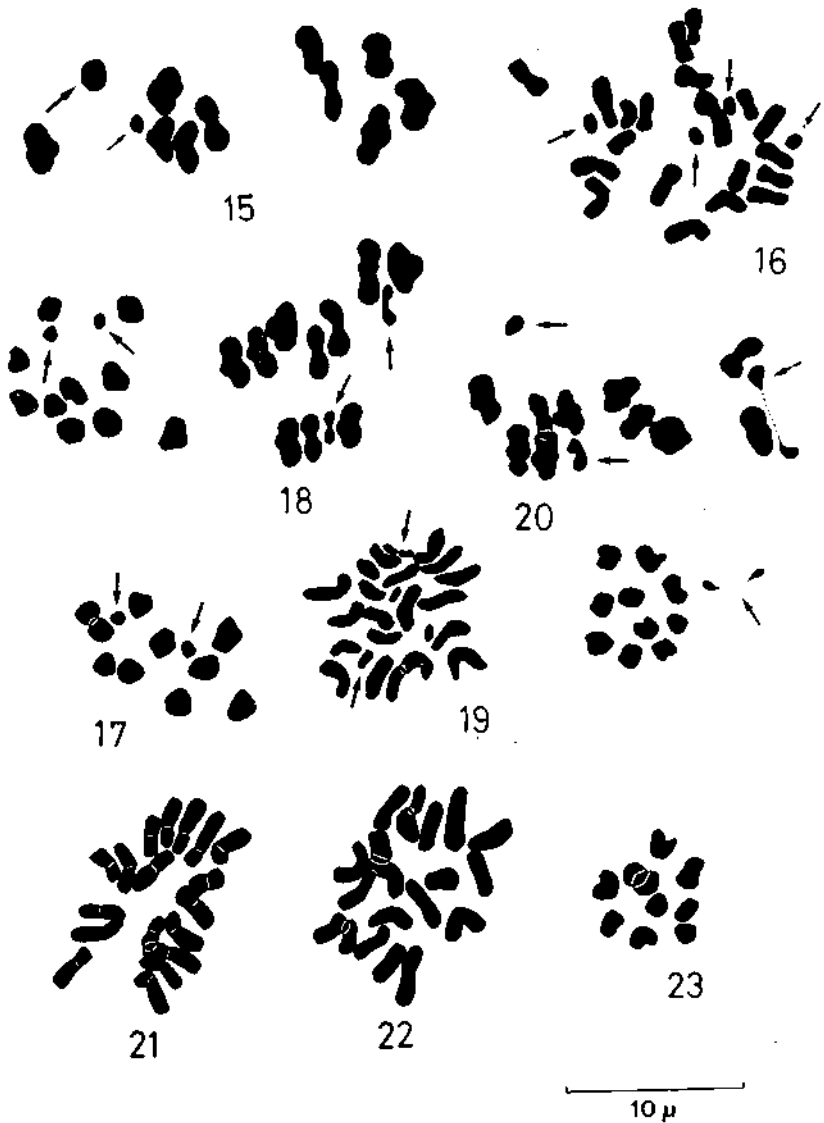


Fig. 3.5. — Méiose de la microsporogénèse et mitose somatique du *C. defloratus* des Alpes occidentales.

15 - 78-253 - intermédiaire ssp. *defloratus-carlinifolius*, Les Agneliers: métaphase I, $10 II + 1 I$ (grande flèche) + $1 B$ (petite flèche).

16 - 76-1189 - ssp. *defloratus*, Col des Aravis: mitose de la paroi ovarienne, $2n = 20 + 4 B$ (flèches).

17 - 76-1189 - même individu: anaphase I, $10 A + 2 B$ à chaque pôle.

18 - 76-1189 - même individu: métaphase I, $10 II + 4 B$. Les B sont appariés en 2 bivalents (flèches).

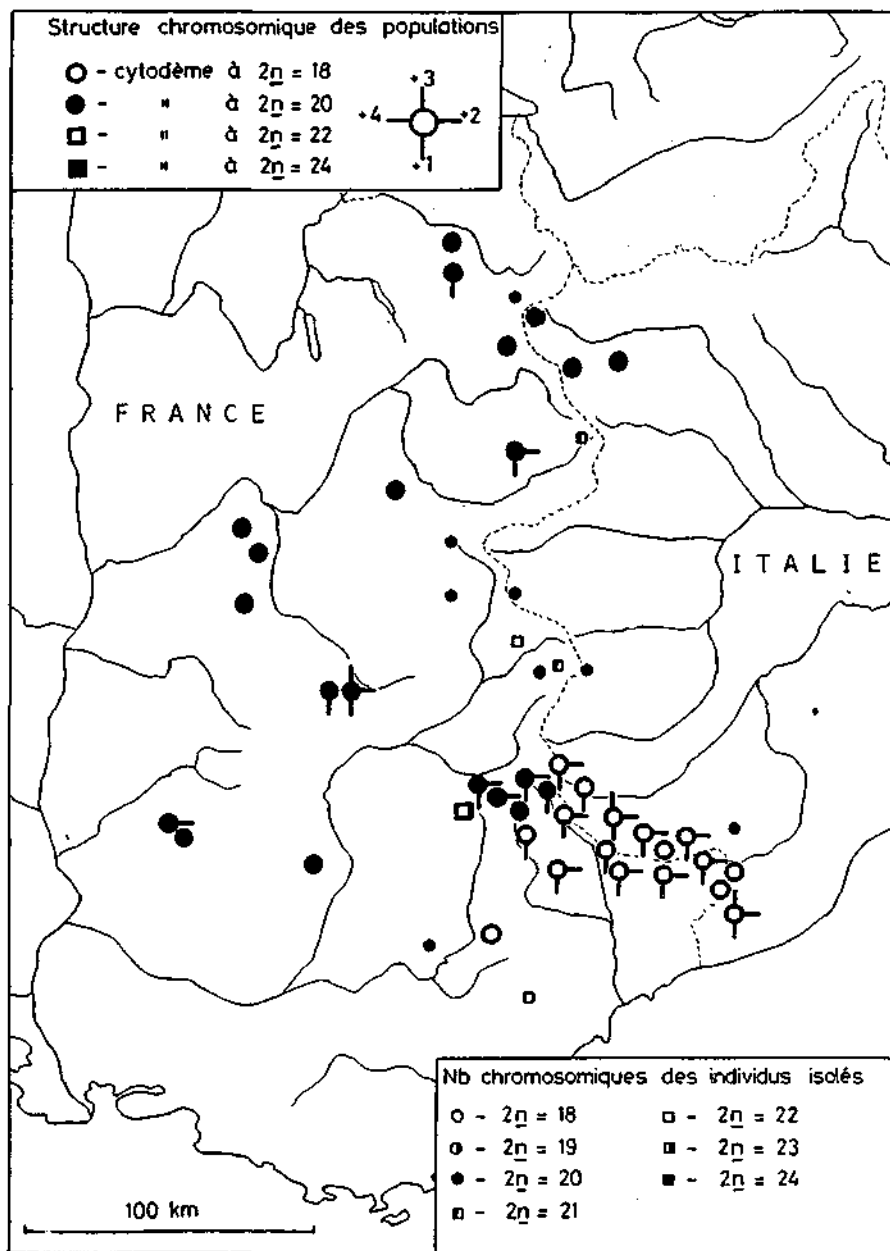
19 - 69-218 - ssp. *defloratus*, Cogne: mitose de la paroi ovarienne, $2n = 20 + 5 B$ (flèche).

20 - 69-218 - même individu: métaphase I, $10 II + 5 B$; 4 B sont appariés, le 5^e est isolé (flèches).

21 - 18.8.77-1 - ssp. *carlinifolius*, St-Etienne de Tinée: mitose de la paroi ovarienne, $2n = 18$.

22 - 19.8.77-4 - ssp. *defloratus*, S. Giacomo di Entracque: mitose de la paroi ovarienne, $2n = 20$.

23 - 76-1392 - ssp. *defloratus*, Val Veni: anaphase I, $10 II + 1 B$; le chromosome B se divise à proximité d'un des pôles (flèche).



CARTE 3.2. — Répartition des comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Alpes occidentales.

Conclusion pour la cytologie des populations des Alpes occidentales

L'observation de la carte 3.2 montre la présence de deux cytodèmes principaux : l'un méridional à 18 chromosomes, l'autre septentrional et occidental à $2n = 20$. La limite entre ces deux cytodèmes passe par la vallée de l'Ubaye, où une instabilité particulièrement grande du caryotype a été constatée.

Cette limite ne correspond pas entièrement avec les différences morphologiques que l'on peut observer entre les deux taxons présents dans les Alpes occidentales, ce qui nous fait dire que les vitesses d'évolution morphologique et cytologique sont différentes.

Nous renvoyons le lecteur à un chapitre ultérieur pour une discussion plus approfondie des phénomènes évolutifs de ce groupe, surtout en ce qui concerne le sens de cette évolution (voir le chapitre « Discussion générale » dans le 4ème article).

3) Les Alpes centrales

Carte 3.3, p. 42; Tableau 3.6, p. 41; Figures 3.6 et 3.7, p. 44 et 45.

L'examen du tableau 3.6 montre que chacun des deux taxons principaux des Alpes centrales présente des phénomènes particuliers.

Pour la sous-espèce *defloratus*, la situation est relativement simple puisqu'on ne trouve que deux cytodèmes, l'un à 20, l'autre à 22 chromosomes. Un coup d'œil à la carte 3.3 montre que les populations à $2n = 20$ (N° 82, 100 et 110) sont géographiquement très proches de celles des Alpes occidentales qui possèdent le même nombre de chromosomes. La limite géographique entre les Alpes occidentales et centrales, plus ou moins arbitraire, ne correspond pas à la limite biologique entre les cytodèmes à $2n = 20$ des Alpes occidentales et à $2n = 22$ des Alpes centrales, limite qui suit la crête des Alpes lémaniennes et pennines (cf. carte 3.3). On peut donc rattacher les populations de la Haute-Savoie et du Val d'Aoste au cytodème à $2n = 20$ des Alpes occidentales.

Au val d'Aoste, les populations de Cervinia et du Val d'Ayas, sur le versant méridional des Alpes pennines, possèdent aussi $2n = 20$, mais sont morphologiquement plus proches des populations des vallées orientales du Valais; nous les rattacherons donc à la sous-espèce *rhaeticus*, mais il faut noter qu'elles appartiennent à la zone d'intergradation entre la sous-espèce *defloratus*, occidentale et septentrionale, et *rhaeticus*, plus orientale. Du point de vue cytologique, elles font partie du cytodème à $2n = 20$, comme *defloratus* des Alpes occidentales.

Au Nord des Alpes, les populations appartenant à *defloratus* ont une structure chromosomique assez simple: le nombre $2n = 22$ domine, mais on peut noter la présence d'individus à $2n = 23$ ou même à $2n = 24$, par exemple au Vallon de Nant ou au Gantrisch (FAVARGER et KÜPPER, 1970).

Les individus à $2n = 23$ ont toujours un univalent à la métaphase I de la

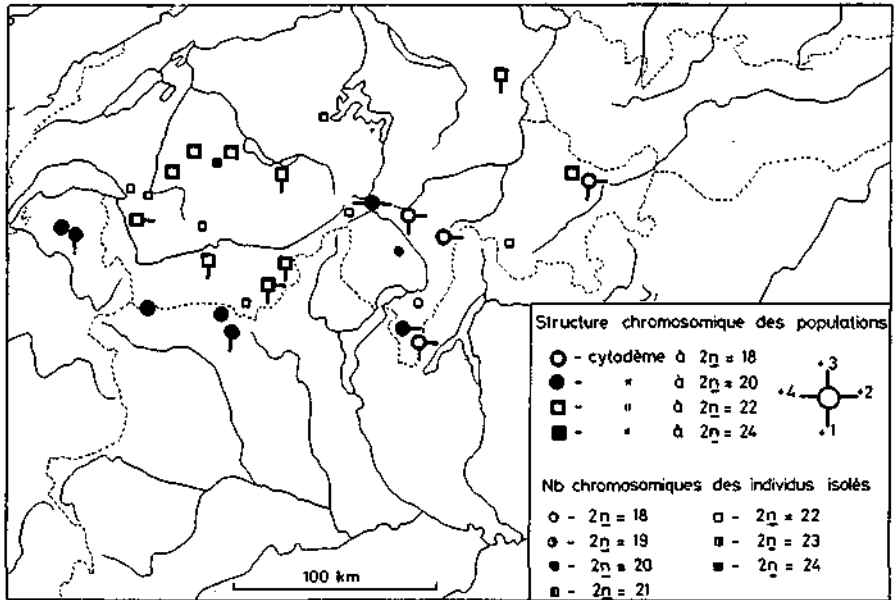
TABLEAU 3.6

Comptages chromosomiques de *C. defloratus* des Alpes centrales.

No	Population	2n (nombre d'individus)		Stades observés
<u>ssp. defloratus</u>				
100	Roc d'Enfer	20 (3)		AI, AII, m.r
82	Pt de Nyon	20 (7) 21 (1)		MI, AI, AII, m.o
110	Gd St-Bernard	20 (3)		MI, m.r, m.o
80	Nant	22 (1)	24 (1)	MI, AI, m.o
		22 + 2B		
78	Morteys	22 (3)		MI, AI, AII, m.o
		22 + 1B (2)		
		22 + 3B		
112	Schweinsberg	22 (6)		diac, MI, AI, m.r
121	Stockhorn	22 (4)		MI, AI, m.o
		22 + 2-3B (2)		
113	Schynige Platte	22 (4)	23 (1)	MI, AI, m.o
108	SÄntis	22 (3)	23 (1)	MI, AI, AII
32	Davos	22 (1)	24 + 1B	diac, MI, AI
		22 + 2B (3)		
<u>ssp. rhaeticus</u>				
19	Cervinia	20 (3)		MI, AI, m.r
8	Ayas	20 (2) 21 (1)		MI, AI
98	Réchy	22 (2)	23 (1)	MI, m.o
106	Saas Fee		23 (2) 24 (1)	MI, AI, AII, m.o
116	Simplon	22 (1)	23 (1)	MI, AI, m.r
		22 + 1B		
49	Gotthard	20 (1)	24 (1)	MI, AI, m.o
71	Lucomagno	19 (1)	20 (2)	MI, AI, m.o
107	San Bernardino	18 (1)	20 (1)	MI, AI, m.o
		18 + 2B		
46	Generoso	18 (2)	19 (2) 20 (1)	MI, AI, AII, m.o
		18 + 1B		
40	Fluela	18 (1)	19 (3) 20 (1)	MI, AI, m.o
<u>ssp. crassifolius</u>				
119	San Salvatore	20 (1)	21 (1) 22 (3)	MI, AI

Annexe au Tableau 3.6

N° de culture ou de récolte	Provenance	2n	Stades obs.
<u>ssp. defloratus</u>			
78-1515	Rochers de Naye (Vaud, He)	22	MI
76-935	Hongrin (Vaud, He), 1200 m	22	diac., m.r.
78-1661	Iffigensee (Berne, He)	22	m.o.
76-1507	Pilate (Unterwald, He), 2050 m	22	m.r.
74-361	Furka (Valais-Uri, He), 2440 m	22	m.r.
69-2068	Cresta Avers (Grisons, He)	22	AI
<u>ssp. rhaeticus</u>			
73-1236	Zermatt (Valais, He)	22	MI, AI
71-802	Isonne (Tessin, He), 1400 m	18	MI, AI, m.o.
<u>intermédiaire rhaeticus-crassifolius</u>			
77-1272	Frasio (Tessin, He), 900 m	20	MI, m.r.



CARTE 3.3. — Répartition des comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Alpes.

méiose (fig. 33, p. 45), tandis que les plantes à $2n = 24$ présentent une méiose régulière (fig. 34, p. 45), quelle que soit leur provenance.

Les phénomènes cytologiques rencontrés chez *haeticus* sont plus complexes; jusqu'à présent, seul le nombre $2n = 22$ avait été trouvé pour ce taxon par FAVARGER et KÜPPER (*op. cit.*) sur une plante du Simplon.

Nous avons étudié 10 populations de ce taxon dans les Alpes centrales et nous avons trouvé tous les nombres chromosomiques entre $2n = 18$ et $2n = 24$, c'est-à-dire presque toute l'amplitude de variation cytologique du *Carduus defloratus* L. *s.l.* Nous verrons plus loin que cette variation se retrouve dans la partie orientale de l'aire de répartition de cette sous-espèce.

Les différents cytodèmes à $2n = 18$, 20 et 22 forment trois groupes assez bien définis. Comme on le verra plus loin, les populations à $2n = 18$ des Grisons et du Tessin sont en relation avec celles des Alpes bergamasques et du massif de l'Ortler. Les populations de la Flüela et du Monte Generoso présentent la même structure chromosomique que celles des Alpes austro-occidentales: des individus à $2n = 18$, 19 et 20 dans la même population.

La méiose des plantes à $2n = 18$ est normale (fig. 35, p. 45), celle des plantes à $2n = 19$ montre souvent un trivalent.

Dans les populations du San Salvatore et du San Bernardino, des individus à $2n = 20$ peuvent présenter une asyndèse partielle et ne former que

9 bivalents. Les univalents sont souvent à l'écart du plan des bivalents (fig. 32, p. 45). Au San Salvatore, FAVARGER et KÜPPER (*op. cit.*) ont compté $n = 9$ sur un individu qui se rattache à la sous-espèce *crassifolius*. Il semble donc que la population de cette localité ait $2n = 18$ comme nombre de base; les plantes à $2n = 22$ présentent 9 ou 10 bivalents, les chromosomes supplémentaires se comportant comme des univalents (fig. 36 et 37, p. 45, photo 5, pl. III). D'où proviennent ces chromosomes en surnombre et pourquoi ne forment-ils pas de bivalents, comme chez les autres plantes à $2n = 20$ ou 22, nous ne saurions le dire.

Une autre particularité cytologique des populations des Alpes centrales est la relative fréquence des chromosomes B dans presque tous les cytodèmes, avec une plus haute fréquence dans celui à $2n = 22$. On peut voir l'importance de ce phénomène sur la carte 3.8, p. 61; le nombre de B par individu varie de 1 à 3 et le nombre d'individus avec des chromosomes B atteint au maximum 80% dans la population de Davos.

Le comportement méiotique des chromosomes B a pu être observé dans plusieurs populations (Fig. 3.6, p. 44). Leur comportement n'est pas très différent de celui observé chez les plantes des Alpes occidentales. A la mitose, on peut voir de petits chromosomes (fig. 25, p. 44) qui se comportent de façon particulière à la méiose (fig. 24 et 27, p. 44). Nous avons également pu observer un appariement multiple à la métaphase I (photo 3, pl. II).

En conclusion pour les Alpes centrales, on peut remarquer qu'il existe, dans les Préalpes septentrionales, un cytodème à 22 chromosomes et au Sud des Alpes, un cytodème à 18 chromosomes. Sur la crête des Alpes centrales, au niveau du Gotthard, on trouve une zone de variabilité cytologique maximale avec des nombres chromosomiques compris entre $2n = 18$ et $2n = 24$.

Cette région correspond à la zone d'intergradation entre 3 sous-espèces: *defloratus* au Nord, *rhaeticus* et *crassifolius* au Sud. C'est probablement la rencontre de ces groupes de populations génotypiquement différentes qui provoque l'instabilité cytologique des plantes de la région du Gotthard.

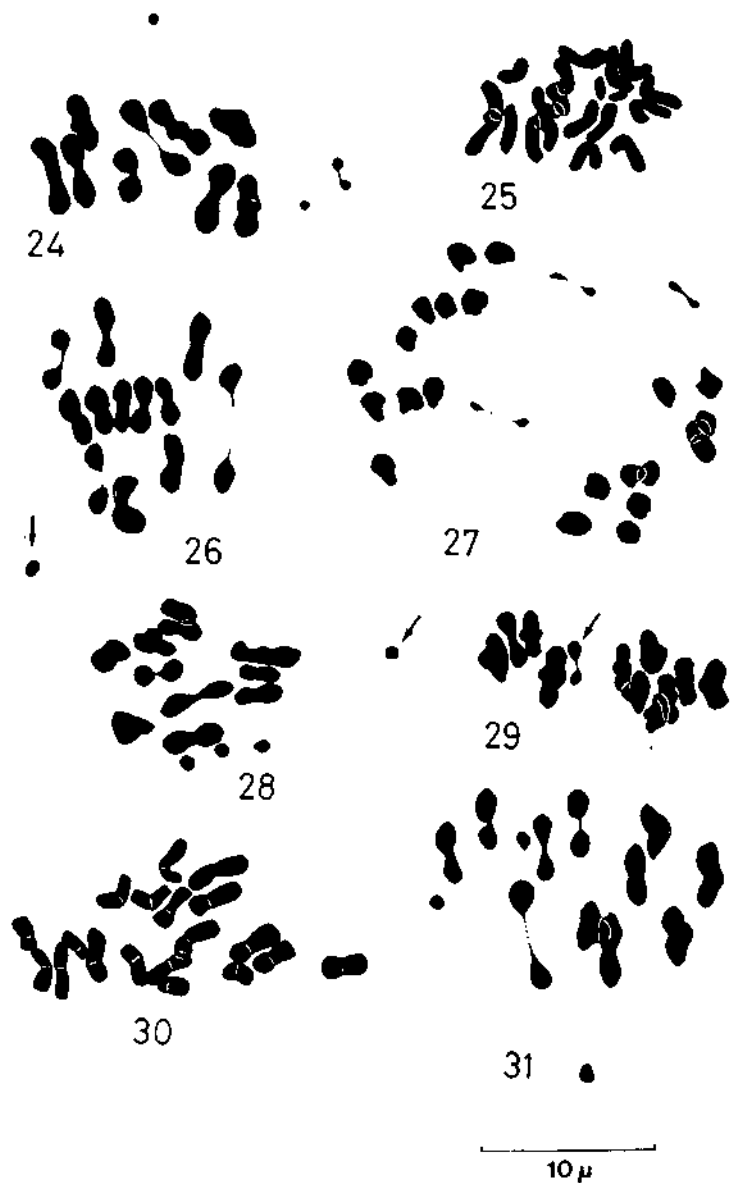


Fig. 3.6. — Méiose de la microsporogénèse et mitose somatique du *C. defloratus* des Alpes centrales.

24 - 9.8.79-1 - ssp. *rhaeticus*, San Bernardino: métaphase I, $9 II + 2 B$. Les chromosomes B sont déjà divisés.

25 - 9.8.79-1 - même individu: mitose de la paroi ovarienne, $2n = 18 + 2 B$.

26 - 77-337 - ssp. *defloratus*, Davos: métaphase I, $12 II + 1 B$ (flèche).

27 - 77-339 - ssp. *defloratus*, Stockhorn: anaphase I, $n = 11 + 3 B$. Les chromosomes B se divisent entre les pôles.

28 - 77-339 - même individu: métaphase I, $n = 11 + 3 B$.

29 - 77-339 - même individu: métaphase I, $n = 11 + 3 B$, dont 2 sont appariés (flèches).

30 - 8.8.79-1. — ssp. *rhaeticus*, Fluëla: mitose de la paroi ovarienne, $2n = 19$.

31 - 77-894 - ssp. *defloratus*, Vallon des Morteys: métaphase I, $n = 11 + 3 B$.

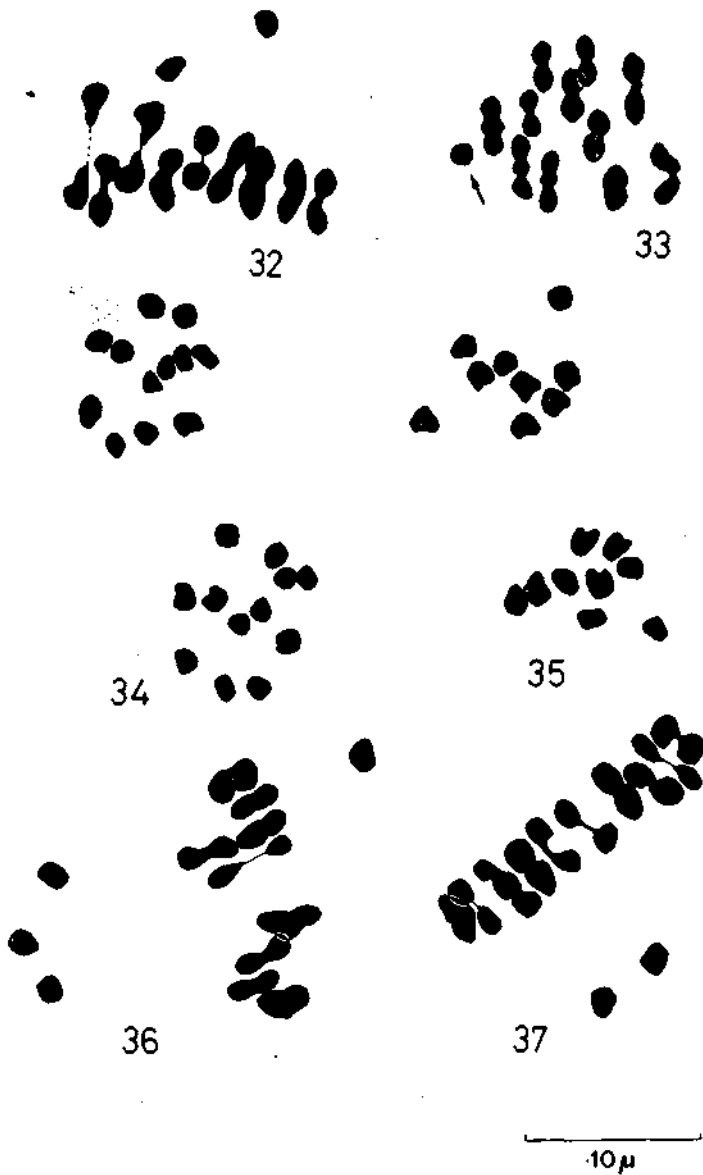


Fig. 3.7. — Méiose de la microsporogénèse du *C. defloratus* des Alpes centrales.

- 32 - 9.8.79-1 - ssp. *rhaeticus*, San Bernardino: métaphase I, 9 II + 2 I.
 33 - 77-527 - ssp. *rhaeticus*, Saas Fee: métaphase I, 11 II + 1 I (flèche).
 34 - 77-527 - même provenance: anaphase I, $n = 12$.
 35 - 8.8.79-1 - ssp. *rhaeticus*, Fluela: anaphase I, $n = 9$.
 36 - 77-1273 - ssp. *crassifolius*, San Salvatore: métaphase I, 9 II + 4 I.
 37 - 77-1273 - même individu: métaphase I, 10 II + 2 I.

4) Les Alpes orientales

Carte 3.4, p. 49; Tableau 3.7; Figure 3.8, p. 51.

C'est dans cette partie des Alpes que nous avons trouvé la plus grande variation du nombre chromosomique, non seulement entre les populations, mais aussi à l'intérieur de celles-ci.

Un coup d'œil au Tableau 3.7 permet de se rendre compte que les plantes de cette région possèdent tous les nombres chromosomiques compris entre $2n = 18$ et $2n = 26$.

Dans les Alpes orientales, le *Carduus defloratus* est représenté par quatre taxons, dont trois colonisent la plus grande partie de ce domaine: les sous-espèces *defloratus*, *rhaeticus* et *crassifolius*, tandis que la quatrième, *glaucus*, occupe une aire restreinte en bordure orientale de cette partie des Alpes. Nous n'avons malheureusement pas pu étudier un matériel suffisant de ce dernier taxon, aussi nous contenterons-nous de remarquer que dans la seule population analysée, le nombre chromosomique varie ($2n = 20, 23$) et qu'il est inférieur à celui des populations carpatiques de ce taxon ($2n = 24$, voir plus loin).

Le Tableau 3.7 montre qu'il y a une différence entre la sous-espèce *defloratus* avec des cytodèmes à $2n = 22$ et 24 , et les sous-espèces *rhaeticus* et *crassifolius* beaucoup plus variables.

Examinons tout d'abord la sous-espèce *defloratus*. Elle occupe la partie septentrionale des Alpes orientales, du Vorarlberg au Schneeberg près de Vienne.

Le cytodème à $2n = 24$ domine dans la partie orientale, en Basse-Autriche, tandis que dans le Vorarlberg et le Tirol, on trouve plutôt $2n = 22$

Annexe au Tableau 3.7

N° de culture ou de récolte	Provenance	$2n$	Stades obs.
<i>ssp. defloratus</i>			
72-647	Garmisch (Bayern, Ge), 1 860 m	22	MI, AI, m.r.
77-330	Innsbruck (Tirol, Au), 1 800 m	22	m.o.
77-332	Kitzbühel (Tirol, Au), 1 940 m	22	MI, AI
5.9.78-1	Sudwandhütte, Dachstein (Steiermark, Au), 1 860 m	20	m.o.
<i>ssp. rhaeticus</i>			
79-49	La Fricca sur Carbonare (prov. Trento, It), 1 050 m	20 + 1 B	m.r.
<i>ssp. crassifolius</i>			
79-64	Log (Slovénie, Ju), 550 m	21 + 1 B	m.r.
73-109	Ursig sur Kobarid (Slovénie, Ju), 1 500 m	20	MI, AI, m.r.
<i>intermédiaire defloratus-glaucus</i>			
69-1662	Kraubath (Steiermark, Au)	22 + 2 B	m.r.
<i>intermédiaire rhaeticus-crassifolius</i>			
14.8.73	Luttach (prov. Bolzano, It), 1 400 m	22	MI, AI

TABLEAU 3.7

Comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Alpes orientales.

No Population	2n (nombre d'individus)		Stades observés
<i>ssp. crassifolius</i>			
53 Grigna	18 (6)	20 (1)	Ml, Al, All, m.r
		20 + 2B	
4 Ampola		20 (1) 21 + 1B	m.r, m.o
		21 + 2B	
141 Vestino	18 (1) 19 (2)	21 (1)	Ml, Al, All, m.o
122 Summano		19 (1) 20 (2) 21 (1)	Ml, Al, m.o, m.r
66 Lienz	18 + 1B 19 (3)		Ml, Al, m.o
55 Heiligenblut		19 (3) 20 (1)	Ml, Al, m.o, m.r
22 Cimolais		21 (1) 22 (2) 23 (1)	Ml, Al, m.r
93 Pura		20 (4) 21 (1)	Ml, Al, m.o
90 Predil		20 (2) 21 (2) 22 (2)	Ml, Al, m.o, m.r
146 Vrsic		20 (5)	Ml, Al, m.o, m.r
92 Predmeja		20 (4)	Ml, Al, All, m.r
<i>ssp. glaucus</i>			
147 Weizklamm	20 (1)	23 (1)	Ml, Al, m.o, m.r
<i>ssp. defloratus</i>			
144 Vordernberg		24 (2) 25 (2)	diac, Ml, Al
61 Kranjskagora		24 (2)	m.o, m.r
150 Zellerain		24 (3)	m.r
97 Raxalpe		24 (6)	Ml, Al, m.o, m.r
		24 + 1B	
56 Hirschwang		24 (1) 25 (1) 26 (1)	Ml, Al, All, m.r
111 Schneeberg		24 (3)	m.r, m.o
<i>ssp. rhaeticus</i>			
74 Maloja	18 (2)		
	18 + 1B		Ml, Al
67 Livigno	18 (3)		Ml, Al, m.o
84 Ofenpass	18 (1) 19 (1) 20 (2)		Ml, m.o
134 Umbrail	18 (2)		Ml, Al
120 Stelvio	18 (3)		Ml, Al, All, m.r
	18 + 1B		
11 Barbellino	18 (3)		Ml, Al, m.r, m.o
131 Tonale	18 (3)		Ml, Al, m.r
65 Ledro	18 + 2B		m.r
	19 + 2B		
10 Baldo	18 (1) 19 (2) 20 (1)		Al, m.r
42 Fugazze		21 + 3B	m.o, m.r
		22 + 2B	
		23 + 2B	
130 Tires		21 (1) 22 (1) 23 (1)	Ml, Al, m.o
88 Pordoi		22 (3)	m.r
43 Gardena		22 (3)	m.r
15 Braies		22 + 2B	Ml, Al, m.r
		22 + 5B	
27 Costalunga		22 (1) 23 (1) 24 (1)	m.r, m.o
17 Castellazzo		23 (3) 24 (1)	Ml, Al, m.r
		23 + 1B	
		23 + 2B	

ou même $2n = 20$. Nos comptages de ces dernières régions sont toutefois trop peu nombreux pour fournir une image exacte de la structure chromosomique de ces populations.

A côté du cytodème principal à $2n = 24$, on peut trouver des individus à $2n = 25$, qui présentent un univalent à la méiose (fig. 39, p. 51) et forment des gamètes à 12 et à 13 chromosomes.

FAVARGER et KÜPPER (*op. cit.*) ont trouvé un individu à $2n = 25$ dans le Jura neuchâtelois; ces auteurs ont supposé qu'il devait aussi exister des individus à $2n = 26$ issus de la rencontre de 2 gamètes à 13 chromosomes.

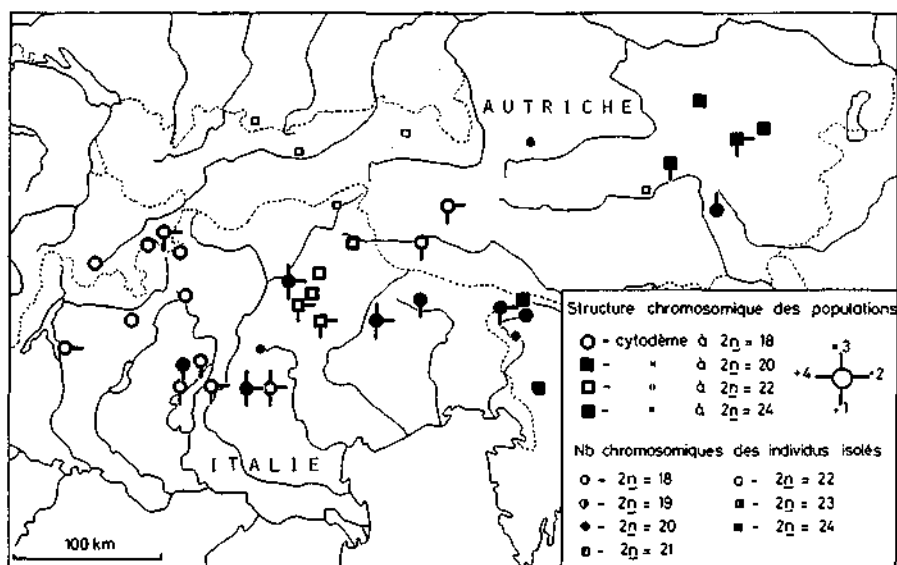
C'est ce que nous avons trouvé chez un individu de la population N° 56 (Hirschwang) où l'on peut compter 13 bivalents à la métaphase I (photo 1, pl. III) et qui présente une méiose régulière avec formation de gamètes à 13 chromosomes. C'est le nombre chromosomique le plus élevé du groupe du *C. defloratus*, mais on trouve $n = 13$ dans d'autres espèces de *Carduus*, très éloignées de *C. defloratus*, par exemple chez *C. pteracanthus* (GREMAUD, 1979).

Le Tableau 3.7 montre que la sous-espèce *rhaeticus* est composée de deux cytodèmes principaux, l'un à $2n = 18$ des Alpes rhétiques au Lac de Garde, l'autre à $2n = 22$ dans les Dolomites. Quelques populations, par exemple celle de Fugazze (N° 42) et de Tires (N° 130), situées entre ces deux régions, sont intermédiaires du point de vue cytologique.

Nous avons vu apparaître, dans les Alpes centrales (voir ci-dessus), un cytodème à $2n = 18$ pour *rhaeticus*. Ce cytodème occupe une aire de répartition qui va du Tessin au Monte Baldo. La structure chromosomique de ces populations ressemble beaucoup à celle des populations de *cartinifolius* des Alpes maritimes et ligures. On retrouve en effet, à côté de plantes à $2n = 18$ (fig. 42, p. 51) et à méiose régulière (fig. 38, p. 51), des individus à $2n = 19$ et parfois à $2n = 20$. Si la méiose des plantes à $2n = 18$ et 20 est régulière, celle des individus à $2n = 19$ présente soit un trivalent (photo 3, pl. III), soit un univalent. On note en outre la présence de chromosomes B chez quelques plantes à $2n = 18$ ou 19.

Les populations des Dolomites offrent plusieurs phénomènes cytologiques intéressants. Le nombre $2n = 22$ est le plus fréquent, mais on rencontre souvent des individus à $2n = 23$, parfois même à $2n = 24$. La méiose des plantes à $2n = 22$ et 24 est normale; chez les plantes à $2n = 23$, il faut signaler la formation d'un trivalent (fig. 43, p. 51) dans un individu de Castellazzo. Dans cette même population, on trouve des chromosomes B chez des plantes à $2n = 23$. Dans les populations N° 15 (Lago di Braies) et 42 (Fugazze), tous les individus examinés présentent de tels chromosomes accessoires.

On voit donc que les plantes que nous réunissons sous le nom de *rhaeticus* appartiennent du point de vue cytologique à 3 groupes de populations reliés



CARTE 3.4. — Répartition des comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Alpes orientales.

par des intermédiaires: un groupe central à $2n = 18$, un groupe occidental (Valais) et un groupe oriental (Dolomites) à $2n = 22$.

La structure chromosomique des populations de la sous-espèce *crassifolius* est encore plus complexe. Le Tableau 3.7 montre une augmentation du nombre chromosomique d'Ouest en Est, avec tous les intermédiaires entre $2n = 18$ et $2n = 23$.

Le cytodème à 18 chromosomes est localisé dans les Alpes insubriennes, de la Grigna au Lac de Garde, et dans les Dolomites de Lienz. Dans le Frioul et la Slovénie, le cytodème à $2n = 20$ domine.

On peut observer les phénomènes cytologiques suivants:

1) Les plantes à $2n = 18$ ont une méiose normale.
 2) Dans la méiose des plantes à $2n = 19$ et 21, on peut observer, à la métaphase I, soit un univalent, soit un trivalent (fig. 40, p. 51), comme chez *rhaeticus*.

3) La méiose des individus à $2n = 20$ n'offre pas d'irrégularités, sauf dans la population N° 122 (Monte Summano), où on peut observer 7 II + 2 III à la métaphase I (fig. 44, p. 51). A l'anaphase I, on a deux pôles 10 chromosomes ou un pôle à 9 et l'autre à 11, suivant l'orientation des trivalents (fig. 45, p. 51).

4) On retrouve une certaine irrégularité dans une plante à $2n = 22$ de la population N° 90 (Passo di Predil) qui montre 9 II + 1 III + 1 I et une anaphase I à 11 - 11 ou 10 - 12.

5) Des chromosomes B peuvent accompagner le stock normal de chromosomes des plantes à $2n = 18$ (Lienz), à $2n = 20$ (Grigna) et à $2n = 21$ (Ampola) (photo 4, pl. III).

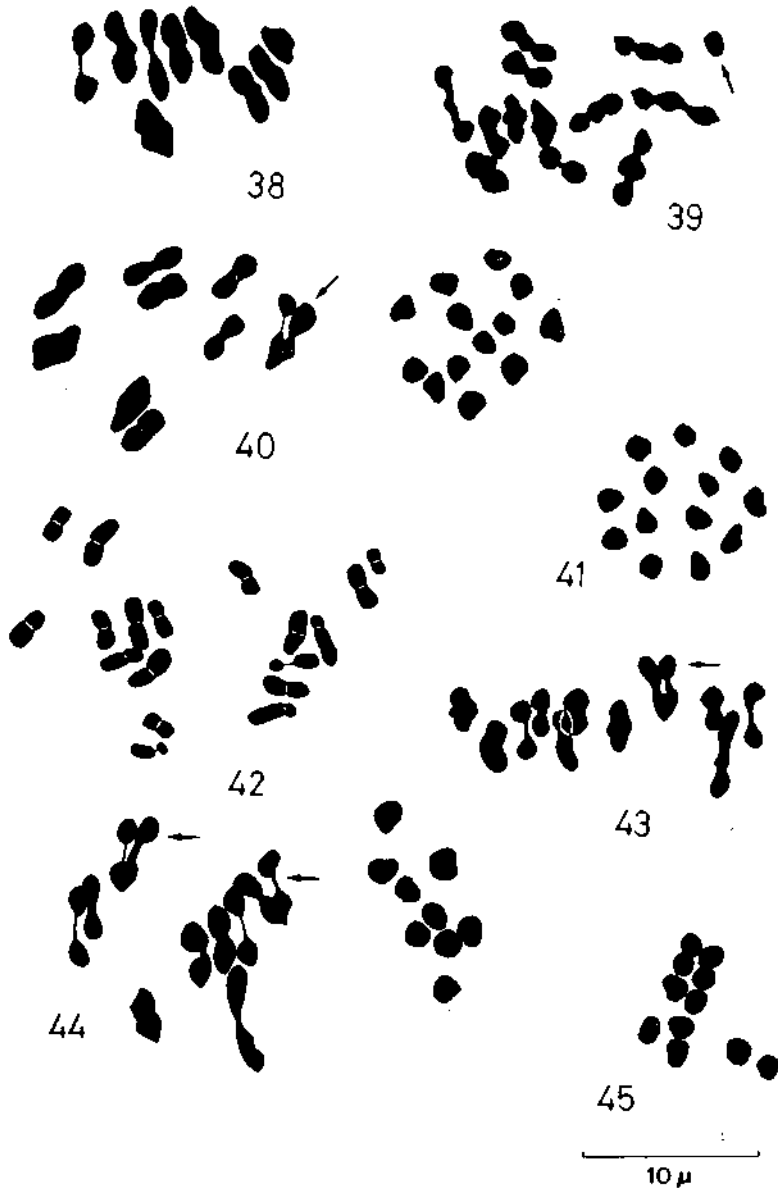
En résumé pour les Alpes orientales, on retiendra la très grande variabilité cytologique des populations des sous-espèces *rhaeticus* et *crassifolius*.

Les phénomènes cytologiques sont très semblables dans ces deux taxons, et on peut faire la même remarque que pour les Alpes occidentales, à savoir que l'évolution cytologique n'est pas parallèle à l'évolution morphologique.



Fig. 3.8. — Méiose de la microsporogénèse et mitose somatique du *C. defloratus* des Alpes orientales.

- 38 - 71-103 - ssp. *rhaeticus*, Stelvio : métaphase I, $n = 9$.
- 39 - 75-593 - ssp. *defloratus*, Vordernberg : métaphase I, 12 II + 1 I (flèche).
- 40 - 77-334 - ssp. *crassifolius*, Lienz : métaphase I, 8 II + 1 III (flèche).
- 41 - 6.9.78-2 - ssp. *defloratus*, Hirschwang : anaphase I, $n = 13$.
- 42 - 71--15 - ssp. *rhaeticus*, Barbellino : mitose du méristème racinaire $2n = 18$.
- 43 - 76-291 - ssp. *rhaeticus*, Castellazzo : métaphase I, 10 II + 1 III (flèche).
- 44 - 79-57 - ssp. *crassifolius*, Monte Summano : métaphase I, 7 II + 2 III (flèche).
- 45 - 79-57 - même individu : anaphase I, séparation 9 - 11.



5) Le Jura et la Côte d'Or

Carte 3.5, p. 54; Tableau 3.8; Figure 3.9, p. 56.

Cette région géographique n'offre qu'un taxon du groupe du *Carduus defloratus*: la sous-espèce *defloratus*, plus ou moins variable, mais toujours bien reconnaissable à ses feuilles assez découpées et à ses épines faibles.

Au point de vue cytologique, nous avons trouvé dans cette région des nombres chromosomiques variant entre $2n = 20$ et $2n = 25$.

Auparavant, FAVARGER et KÜPFER (*op. cit.*) avaient compté $2n = 22$, 24 et 25 sur des plantes de trois populations du Jura neuchâtelois. Nos observations montrent donc que l'amplitude de variation cytologique des populations de cette région est encore plus importante.

Comme on le voit sur la carte 3.5, le Jura est caractérisé par la présence de 3 cytodèmes principaux à $2n = 20$, $2n = 22$ et $2n = 24$.

a) Dans le Jura genevois, du Reculet à la Dôle, on rencontre un cytodème à $2n = 20$, mais certains individus peuvent posséder 21 ou 22 chromosomes. La méiose des plantes à $2n = 20$ est toujours régulière, avec formation de 10 bivalents à la métaphase I (photo 5, pl. 1). Le chromosome supplémentaire des plantes à $2n = 21$ présente un comportement d'univalent à la méiose, mais ne se divise pas entre les pôles de l'anaphase I, si bien qu'un de ces pôles aura 11 chromosomes au lieu de 10.

Les individus à $2n = 22$ du Reculet et de la Dôle montrent une méiose régulière avec 11 bivalents.

b) Dans le Jura occidental et central, à partir de la Vallée de Joux et jusqu'à Chasseral, on trouve des populations dont le nombre chromosomique oscille entre $2n = 22$ et $2n = 24$. En Côte d'Or, station abyssale du *C. defloratus*, la structure chromosomique des populations est identique à celle du Jura central, bien que les individus à nombres chromosomiques supérieur à $2n = 22$ semblent être très rares. Cet isolat semble un peu plus stable que les populations jurassiennes, les conditions de l'environnement de cette station de plaine restreignant peut-être les possibilités de variations.

Dans le Jura central, le cytodème à $2n = 22$ est le plus fréquent (fig. 48, p. 56), mais dans la plupart des populations étudiées, on trouve des individus à $2n = 23$, parfois à $2n = 24$.

Le chromosome impair des plantes à $2n = 23$ se comporte toujours comme un univalent à la méiose, et se retrouve à un des pôles de l'anaphase I, si bien que la moitié des gamètes produits par de telles plantes possèdent 12 chromosomes. On peut admettre que la présence d'individus à $2n = 24$ dans de telles populations résulte de la fusion de deux gamètes à 12 chromosomes.

Comme la méiose des plantes à 24 chromosomes est régulière, on peut

TABLEAU 3.8

Comptages chromosomiques du *C. defloratus* du Jura et de la Côte d'Or.

No	Population	2n (nombre d'individus)	Stades observés
<i>ssp. defloratus</i>			
128	Thoiry	20 (5) 20 + 1B	MI, AI, m.r
99	Reculat	20 (5) 21 (3) 22 (1)	MI, AI, m.o
39	Faucille	20 (3)	MI, AI, m.o
33	La Dôle	20 (1) 21 (1) 22 (2)	MI, m.o
137	Vaulion	22 (2) 23 (1) 24 (1)	MI, AI, AII, m.r
75	Mont d'Or	22 (2) 22 + 2B (3)	MI, AI, AII, m.o
20	Chassagne	22 (6)	MI, AI, m.r
69	La Loue	22 (2) 23 (2)	MI, AI, m.o
41	Francheville	22 (9) 24 (1)	MI, AI, m.r
54	Grand-Taureau	22 (3)	m.o
140	Les Verrières	22 (4)	MI, AI, AII, m.r
64	Chasseron	22 (2) 23 (1)	MI, AI
123	Taillères	22 (3)	MI, AI, m.r
29	Creux du Van	22 (5) 23 (1) 22 + 1B	diac, MI, AI, m.o
23	Clusette	22 (5) 23 (1) 24 (1) 22 + 1B	MI, AI, AII, m.o
51	Les Grattes	22 (6) 23 (1)	MI, AI
44	Combe-Garot	22 (2) 24 (1)	MI, AI, AII
103	Rochefort	22 (2) 23 (2) 24 (1)	MI, AI, AII, m.o
79	Champs-du-Moulin	22 (2) 23 (1)	MI, AI
87	Pierrabot	22 (3)	MI, AI
21	Chaumont	22 (8) 23 (1) 24 (2) 25 (1) 22 + 1-2 B (2)	MI, AI, m.o
52	Combe Grède	22 (2) 23 (1)	MI, AI, m.o
105	Rötiflüh	24 (2) 25 (1)	MI, AI, m.o
95	Passwang	22 (2) 23 (1) 24 (2)	MI, AI, m.o
35	Eichenberg	22 (1) 23 (1) 24 (1)	MI, AI, m.o
13	Belchenflue	24 (2) 25 (1)	MI, AI, AII, m.o

Annexe au Tableau 3.8

N° de culture ou de récolte	Provenance	2n	Stades obs.
<i>ssp. defloratus</i>			
77-886	Roche-Bernard (départ. Doubs, Ga), 1100 m	22	MI, AI, m.o.
78-671	Bois du Laveron (départ. Doubs, Ga)	22	MI, AI
70-1982	Aiguilles de Baulmes (Vaud, He)	22	MI
19.6.76-1	Les Convers (Neuchâtel, He), 1000 m	24	MI, AI, m.o.
79-1001	Courrendlin (Jura, He)	23	MI, AI

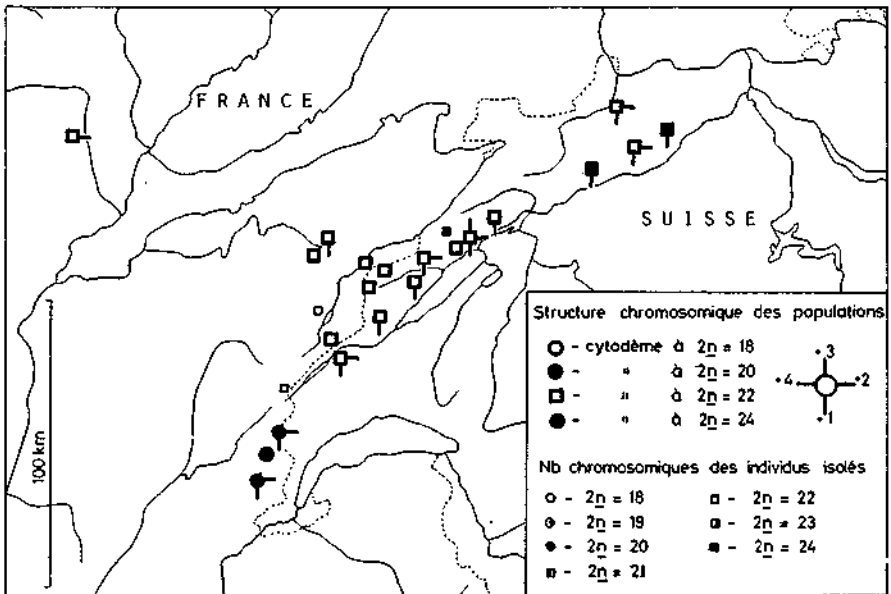
supposer que les remaniements structuraux affectent toujours les mêmes paires de chromosomes, et qu'ainsi le chromosome impair est identique dans toutes les plantes à $2n = 23$.

Plusieurs individus à $2n = 22$ du Jura central possèdent des chromosomes B, par exemple dans les populations de Chaumont, du Creux du Van, de la Clusette et du Mont d'Or. Le nombre de chromosomes B par individu n'est pas très élevé puisqu'il atteint au maximum 2, et ces individus ne représentent qu'une petite partie de la population.

Lorsqu'il y a deux chromosomes B dans un individu, on peut observer leur appariement à la métaphase I de la méiose. Le comportement méiotique des chromosomes B est identique à celui décrit dans les Alpes occidentales.

c) Les quelques populations que nous avons étudiées dans le Jura oriental ont en moyenne des nombres chromosomiques plus élevés que dans le reste du Jura. Les nombres varient entre $2n = 22$ et $2n = 25$; le cytodème à $2n = 24$ semble le plus répandu.

Dans les populations du Rötifluh et de la Belchenflue, par exemple, sur 6 individus observés, 4 possèdent $2n = 24$, et deux $2n = 25$ (fig. 50, p. 56). La méiose des individus à $2n = 24$ montre toujours 12 bivalents (fig. 51, p. 56), tandis que, dans ceux à $2n = 25$, il y a un univalent à la métaphase I (fig. 49, p. 56); à l'anaphase I, un pôle possède 13 chromosomes; il se peut donc qu'il y ait, dans cette population, des individus à $2n = 26$, mais faute de comptages suffisants, nous ne les avons pas découverts.



CARTE 3.5. — Répartition des comptages chromosomiques du *C. defloratus* du Jura et de la Côte d'Or.

Des individus à $2n = 25$ se rencontrent aussi occasionnellement dans le Jura neuchâtelois, par exemple à la Côte de Rosière (FAVARGER et KÜPFER, 1970), ou à Chaumont.

Remarques générales sur la cytologie des populations du Jura

La carte N° 3.5 montre une variation clinale du nombre chromosomique du Sud-Ouest au Nord-Est du Jura.

Le tableau de fréquence suivant, basé sur le nombre d'individus comptés, donne un aperçu de l'importance de chaque cytodème dans le Jura et la Côte d'Or.

	Cytodèmes					
	$2n = 20$	$2n = 21$	$2n = 22$	$2n = 23$	$2n = 24$	$2n = 25$
Fréquences (%)	10,9	3,1	60,2	11,7	11,7	2,3

Pour une comparaison avec les autres régions, voir les histogrammes de la figure 3.10, p. 59.

En observant la carte 3.6, on remarque qu'il y a une relation de parenté au niveau des cytodèmes entre les populations du Jura genevois et des Alpes, principalement de la Haute-Savoie.

En revanche, les populations du Jura central et oriental auraient plutôt des affinités avec celles des Préalpes helvétiques, qui, comme on l'a vu plus haut, possèdent une structure chromosomique très semblable.

Le modèle jurassien de la structure chromosomique des populations du *Carduus defloratus* reproduit, à une échelle plus petite, la variation chromosomique observée dans les chaînes externes de l'arc alpin.

Les Préalpes occidentales, comme le Jura genevois, sont caractérisées par un cytodème à $2n = 20$, les Préalpes centrales, par un cytodème à $2n = 22$, comme le Jura central et occidental et enfin, les Préalpes orientales possèdent un cytodème à $2n = 24$, comme le Jura oriental.



Fig. 3.9. — Méiose de la microsporogénèse et mitose somatique du *C. defloratus* du Jura, des Tatras et de l'Apennin.

- 46 - 73-164 - ssp. *defloratus*, Reculet : mitose du méristème racinaire, $2n = 20$.
 47 - 19.8.78-2 - ssp. *defloratus*, Col de la Faucille : métaphase I, $n = 10$.
 48 - 76-1163 - ssp. *defloratus*, Lac des Taillères : métaphase I, $n = 11$.
 49 - 16.7.77-1 - ssp. *defloratus*, Rôtiflüh; métaphase I, $12 II + 1 I$ (flèche).
 50 - 6.7.79-1 - ssp. *defloratus*, Belchenflue : mitose de la paroi ovarienne, $2n = 25$.
 51 - 6.7.79-1 - même provenance : métaphase I, $n = 12$.
 52 - 76-607 - ssp. *glaucus*, Zapadné Tatry : métaphase I, $n = 12$.
 53 - 26.8.79-1 - ssp. *carlimifolius*, Monte Autore : métaphase I, $n = 11$.

6) Les Tatras
(cf. Carte 3.6).

TABLEAU 3.9
Comptages chromosomiques du *C. defloratus* des Tatras.

Populations étudiées		2n (nombre d'individus)	Stades
No	Localité		
<u>ssp. glaucus</u>			
59	Klastorisko	24 (3)	MI, AI, m.o
60	Kopanecka	24 (4)	MI, AI, m.o
62	Kvacianka	24 (3)	MI
117	Slovensky raj	24 (2) 25 (1)	MI, AI
148	Zakopane	24 (7)	MI, AI, m.o
149	Zapadné Tatry	24 (7)	MI, AI, m.r

Toutes les populations des Tatras que nous avons étudiées se rapportent à la sous-espèce *glaucus*.

La plupart des comptages figurant sur le Tableau 3.9 ont déjà été publiés (GREMAUD, 1977); dans cet article, nous avons étudié 9 provenances de la sous-espèce *glaucus* des Tatras et montré qu'elles possèdent toutes $2n = 24$, sauf un cas de triploïdie ($2n = 36$).

Le Tableau 3.9 comporte deux provenances nouvelles (populations N° 62 et 117) et reprend quatre provenances déjà publiées. Il montre que la structure chromosomique des populations de la sous-espèce *glaucus* des Tatras est très homogène, avec un seul cytodème à $2n = 24$. Un individu de la population 117 présente toutefois un chromosome supplémentaire qui se comporte comme un univalent, souvent très à l'écart des bivalents (photo 2, pl. III).

La méiose des plantes à 24 chromosomes est normale, avec 12 bivalents (fig. 52, p. 56). La présence d'un seul cytodème pour les populations des Tatras rappelle ce qu'on avait vu dans les Pyrénées, à l'autre extrémité de l'aire de répartition du *C. defloratus*.

7) L'Apennin
(cf. Carte 3.6)

Les populations que nous avons récoltées dans l'Apennin se rattachent toutes à la sous-espèce *carlinifolius*, bien qu'elles soient morphologiquement assez variables; comme le montre le tableau 3.10, on se trouve en présence d'un seul cytodème à 22 chromosomes.

TABLEAU 3.10
Comptages chromosomiques du *C. defloratus* de l'Apennin.

Populations étudiées		$2n$ (nombre d'individus)	Stades
No	Localité		
1	Abetone	22 (3)	m.o
7	Monte Autore	22 (4)	MI, m.o
57	Campo Imperatore	22 (4)	MI, m.o
127	Monte Terminillo	22 (3)	MI, m.o
133	Alpe Tre Potenze	22 (3)	MI, m.r

Nos comptages confirment le nombre trouvé par FAVARGER (1973) pour trois populations des Abruzzes.

Notre investigation s'est étendue à l'Apennin toscan, mais l'échantillonnage reste trop faible pour affirmer que toutes les populations du *C. defloratus* ont la même structure chromosomique dans l'Apennin. On ne serait peut-être pas à l'abri de surprises si on augmentait le nombre des comptages, particulièrement dans l'Apennin ligure et les Alpes Apouanes, régions qui n'ont pas été touchées par notre étude. La méiose des individus étudiés est normale, avec 11 bivalents (fig. 53, p. 56), mais nous avons surtout compté $2n = 22$ sur des mitoses de la paroi ovarienne, vu la date tardive (août) de nos récoltes dans l'Apennin.

Comme on l'a vu pour les Tatras, l'Apennin constitue, pour le groupe *C. defloratus*, une région marginale dans laquelle on observe une certaine stabilité cytologique.

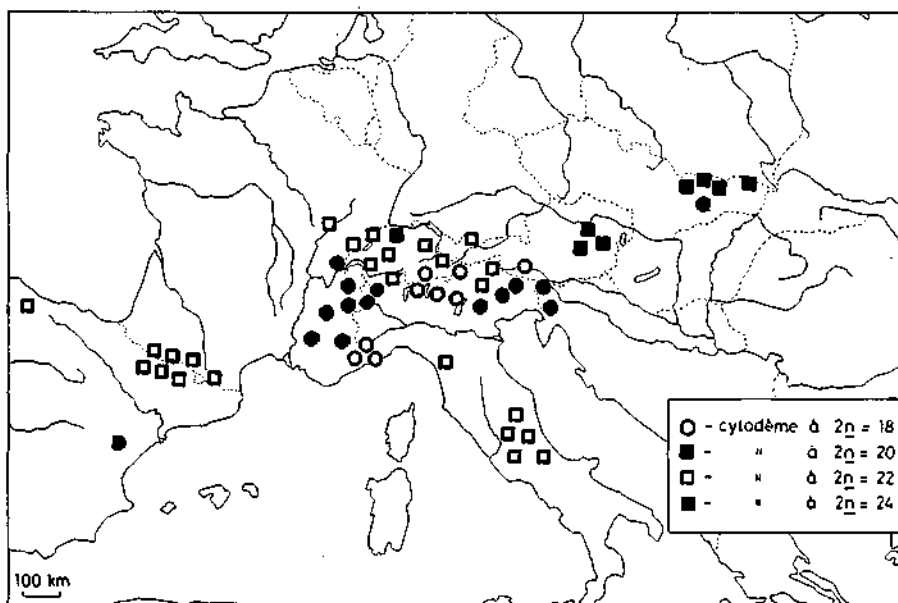
V. Remarques générales sur la variation cytogéographique

Lorsqu'on fait la synthèse, à l'échelle de l'Europe, de la variation cytologique régionale telle qu'elle a été exposée ci-dessus, on remarque (voir carte 3.6) que les cytodèmes ne sont pas répartis au hasard, mais caractérisent des régions plus ou moins bien délimitées.

Le cytodème à $2n = 18$ est localisé d'une part dans les Alpes maritimes et ligures et, d'autre part, dans les Alpes insubriennes.

On trouve également une répartition discontinue pour le cytodème à $2n = 20$: les Alpes occidentales et les Alpes-sud-orientales, du Lac de Garde à la Slovénie.

La répartition du cytodème à 22 chromosomes est plus complexe: on le rencontre à l'extrémité occidentale de l'aire de répartition du groupe du *C. defloratus* (Monts Cantabres et Pyrénées), dans une grande partie du centre de l'aire, du Jura aux Dolomites, et dans l'Apennin.



CARTE 3.6. — Répartition générale des cytodèmes du *C. defloratus* d'après les comptages chromosomiques figurant sur les cartes 3.1 à 3.5.

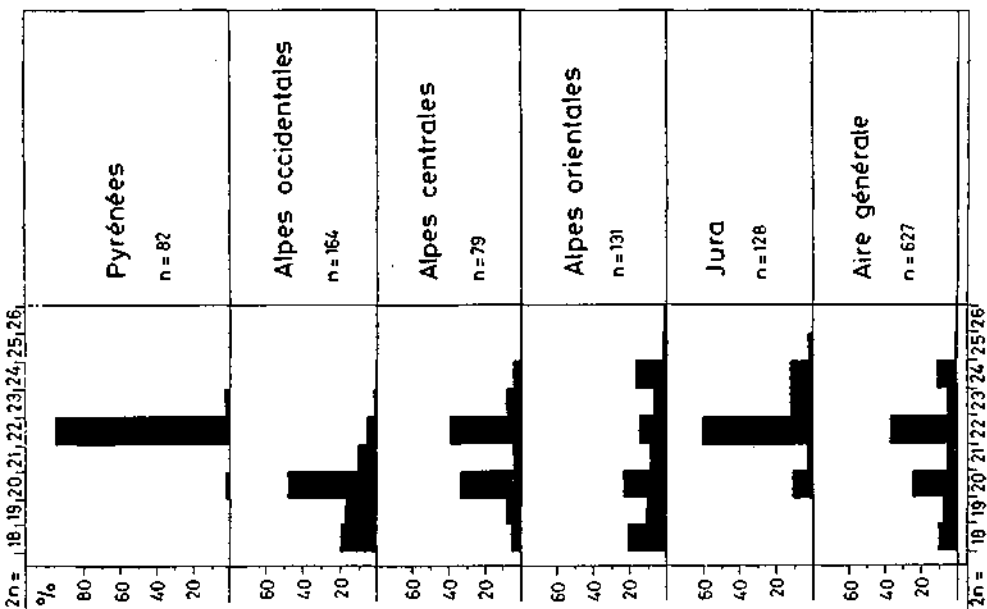


Fig. 3.10. — Histogrammes des comptages chromosomiques du *C. defloratus* n = nombre d'individus observés.

La partie orientale de l'aire de répartition de ce groupe, de l'extrémité orientale des Alpes aux Tatras, est caractérisée par le cytodème à $2n = 24$.

Il y a bien sûr des exceptions dans la distribution de ces cytodèmes, par exemple les populations à $2n = 20$ du Jura genevois ou à $2n = 24$ du Jura oriental, les comptages à $2n = 20$ du N-E de l'Espagne et à $2n = 18$ de la région de Lienz.

L'examen de la carte 3.6 montre que chez ce groupe de plantes, la dysploïdie est très importante, surtout dans les Alpes.

L'importance de cette dysploïdie selon les régions est résumée sur la figure 3.10, où nous avons représenté, sous forme d'histogrammes, l'ensemble des comptages chromosomiques. Nous n'avons pas indiqué, sur cette figure, les comptages de l'Apennin (100% de plantes à $2n = 22$), ni des Tatras (1 plante à $2n = 25$ sur 26 comptages à $2n = 24$).

Ces histogrammes présentent des modes différents suivant les régions. Dans le Jura et les Pyrénées, le mode est constitué par les plantes à $2n = 22$, tandis que dans les Alpes occidentales, il est formé par les plantes à $2n = 20$.

Les Alpes centrales et orientales présentent des courbes bi- ou plurimodales, à $2n = 20$ et 22 pour la première de ces régions, et à $2n = 18, 20, 22$ et 24 pour la dernière. On constate que la dysploïdie est aussi importante dans les Alpes orientales que sur toute l'aire de répartition du groupe.

L'histogramme représentant l'ensemble de l'aire de répartition, basé sur 627 comptages chromosomiques, montre que les 4 modes correspondent à ce que nous avons appelé les 4 cytodèmes principaux (voir début du paragraphe III) et qui figurent sur la carte 3.6.

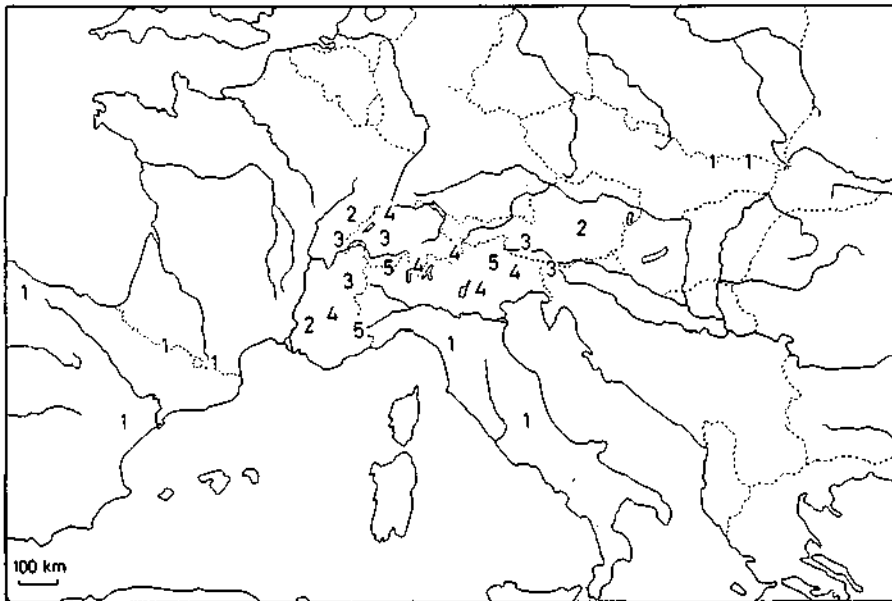
Cette carte et la figure 3.10 montrent une image de la dysploïdie entre les populations, mais ce phénomène existe aussi à l'intérieur de celles-ci, comme on l'a vu plus haut.

Cette dysploïdie interindividuelle peut être exprimée sur une carte synthétique (carte 3.7), en notant le nombre de cytotypes présents dans une même région. Pour ceci, nous avons regroupé plusieurs populations étudiées pour former des «grandes» populations représentatives d'un massif ou d'une chaîne de montagnes.

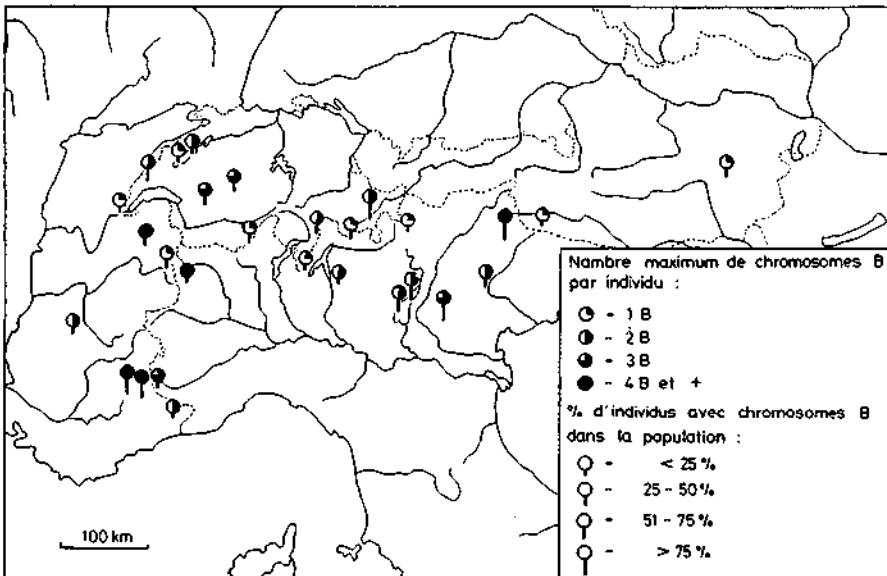
Un coup d'œil à cette carte montre que le nombre de cytotypes par «grande» population varie de 2 à 5 dans les Alpes et le Jura, tandis que dans les Pyrénées, l'Apennin et les Tatras, il n'y a en général qu'un cytotype.

Nous avons constaté, au cours de cette étude cytologique, la présence relativement fréquente de chromosomes accessoires ou chromosomes B dans les populations des Alpes et du Jura.

Pour tenter de montrer l'importance de ce phénomène, nous avons établi une carte de répartition des populations où des chromosomes B ont été trou-



CARTE 3.7. — Nombre de cytotypes chez les populations du *C. defloratus*.



CARTE 3.8. — Importance du phénomène des chromosomes B dans les populations du *C. defloratus*.

vés (carte 3.8). Sur cette carte, nous avons fait figurer le nombre de B par individu et le nombre d'individus avec des B dans chacune de ces populations.

On remarque que le phénomène des chromosomes B atteint tout l'arc alpin et le Jura, avec des zones de plus forte intensité: les Alpes occidentales méridionales et les Alpes sud-orientales.

Tous ces résultats montrent que le groupe du *C. defloratus* présente une grande variabilité cytologique dans la partie centrale de son aire de répartition, c'est-à-dire dans les Alpes et le Jura, et une relative uniformité vers la périphérie, soit dans les Pyrénées, l'Apennin et les Tatras.

VI. Étude du caryotype

1) Introduction

Le caryotype est défini par le nombre et la morphologie des chromosomes, observés en métaphase mitotique.

L'étude du caryotype peut être abordée de plusieurs façons différentes, qui sont en général complémentaires.

On peut s'intéresser à la morphologie des chromosomes, c'est-à-dire à leur forme définie par la position du centromère, la longueur relative des bras, la présence éventuelle de satellites ou de constriction secondaires, etc.

D'autre part, le caryotype peut être étudié par le biais de ce qu'on pourrait nommer la biométrie des chromosomes. On s'intéresse alors à la longueur de chaque chromosome et à celle du stock chromosomique total.

Cette dernière mesure peut nous donner une idée de la taille du génome, mais pour plus de précision, des mesures de la quantité d'ADN nucléaire devraient être effectuées.

Selon DOBZHANSKY *et al.* (1977), la signification évolutive des différences de quantité d'ADN entre les divers organismes n'est pas claire.

REES (1974) a pu montrer que chez *Lathyrus*, la quantité d'ADN par cellule est bien corrélée avec la taille des chromosomes des diverses espèces.

Ce qu'on ne sait pas, c'est l'importance de l'ADN génétiquement «silencieux», c'est-à-dire de l'ADN qui ne joue pas de rôle dans la transmission de l'information génétique.

Notre but est avant tout d'essayer de savoir, au moyen de l'observation du caryotype, quels sont les rapports entre les différents cytotypes que nous avons pu mettre en évidence chez le *Carduus defloratus*.

2) La longueur des chromosomes

Nous pensons pouvoir, grâce aux mesures de la longueur des chromosomes, résoudre une partie du problème de l'évolution du caryotype chez ce groupe de plantes. En revanche, il n'est pas certain que ces mesures puissent nous renseigner sur le sens de cette évolution.

Les mesures de chromosomes ont été effectuées sur des dessins de mitoses de la paroi ovarienne. Nous avons choisi des plaques métaphasiques sur lesquelles les chromosomes sont bien étalés et fortement colorés, ce qui indique une spiralisation maximale et donc un stade de la mitose qui est plus ou moins comparable d'un individu à l'autre (voir planche IV).

Ces ovaires ont été fixés sans prétraitement pour raccourcir les chromosomes; nous pensons ainsi pouvoir éliminer partiellement une source d'erreur et permettre des comparaisons entre les longueurs des chromosomes des 151 individus étudiés.

Les résultats sont résumés sur les figures 3.11 et 3.12.

Examinons tout d'abord la longueur moyenne des chromosomes (fig. 3.11). La série de mesures que nous avons effectuée montre que plus le nombre chromosomique est élevé, plus la longueur moyenne des chromoso-

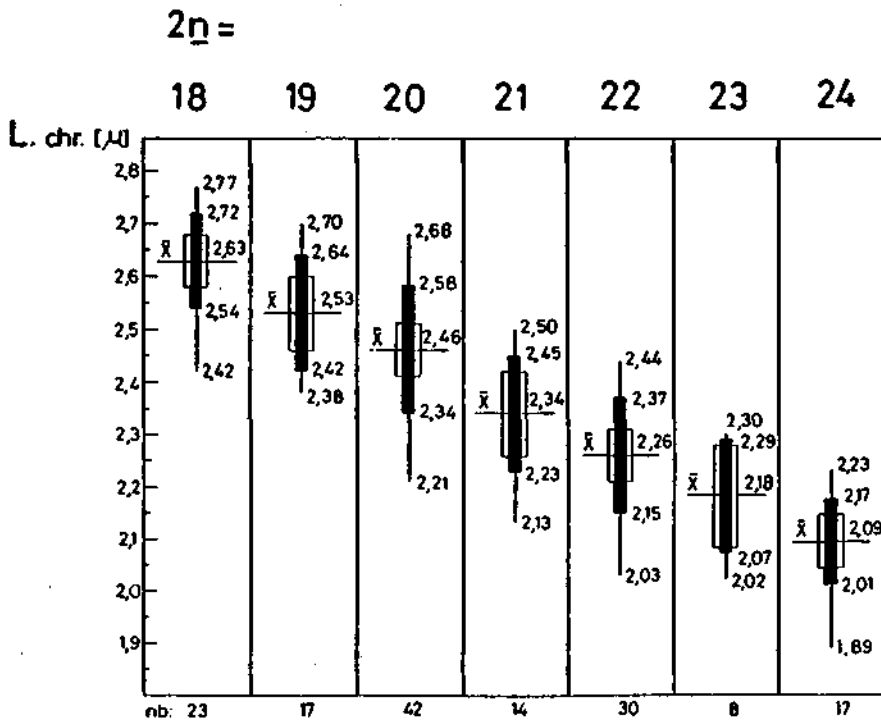


Fig. 3.11. — Mesures de la longueur moyenne des chromosomes de 151 individus du *C. defloratus*. Le trait horizontal représente la moyenne (\bar{x}); le trait vertical: l'intervalle de variation; le rectangle noir: l'étalement des mesures $\bar{x} \pm s$, s = écart-type; les bandes blanches: l'intervalle de confiance de la moyenne $\bar{x} \pm 2sm$ (sécurité 95%).

mes est petite. Nos mesures le prouvent statistiquement, mais on peut plus ou moins se rendre compte de ce phénomène en observant des plaques métaphasiques de caryotypes extrêmes ($2n = 18$ et $2n = 24$) sur les photos de la planche IV.

Lorsqu'on examine le caryotype étalé à partir de ces photos de mitoses, on remarque que la taille moyenne des chromosomes du cytotype à $2n = 18$ est légèrement plus grande que celle du cytotype à 24 chromosomes.

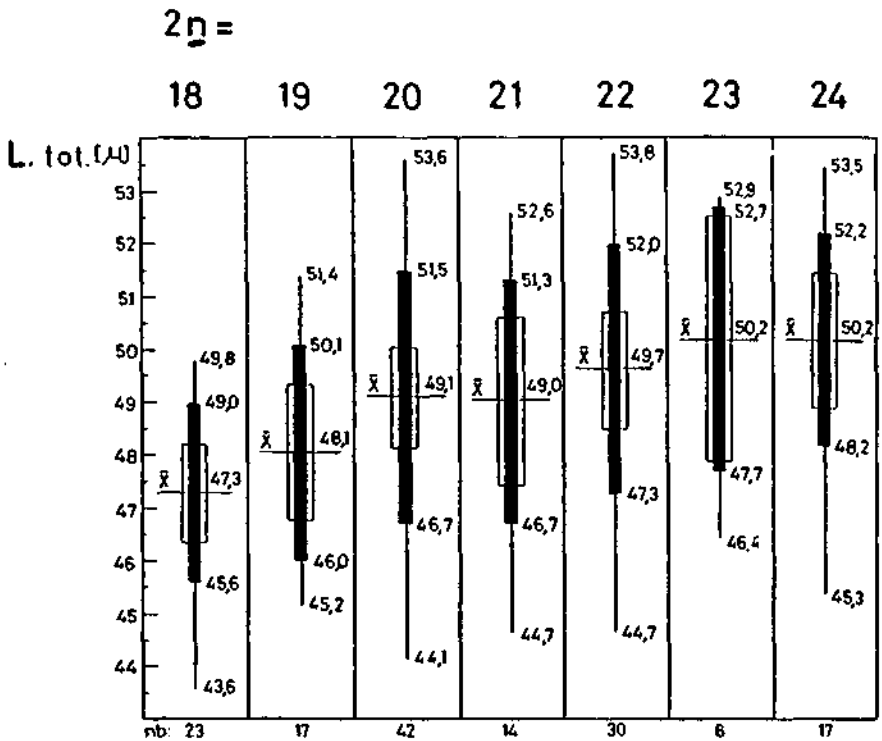


Fig. 3.12. — Mesures de la longueur totale du caryotype de 151 individus du *C. defloratus*.
Même légende que pour la figure 3.11.

D'après nos mesures, la longueur moyenne d'un chromosome d'une plante à $2n = 24$ est $2,09 \mu\text{m}$, tandis que celle d'une plante à $2n = 18$ s'élève à $2,63 \mu\text{m}$. Cette différence est-elle significative?

Le test t de comparaison des moyennes donne les résultats suivants :

	18	20	22	24
$2n = 18$	-			
20	5,94	-		
22	12,81	7,20	-	
24	18,56	11,40	5,18	-

Pour un nombre de mesures voisin de 30, le test t est significatif, à une sécurité de 99%, si $t > 2,75$.

D'après ce test, les différences entre les longueurs moyennes des chromosomes des cytotypes à $2n = 18, 20, 22$ et 24 sont hautement significatives.

On remarque, sur la figure 3.11, que les longueurs moyennes des chromosomes des cytotypes impairs sont intermédiaires et que l'intervalle de confiance de ces moyennes (bandes blanches) est plus étendu. Les intervalles de confiance des moyennes des cytotypes pairs ne se superposent pas, ce qui indique aussi que ces moyennes sont significativement différentes.

Les mesures de la longueur totale du caryotype (fig. 3.12) révèlent que la différence entre les cytotypes extrêmes ($2n = 18$ et 24) n'atteint que $2,09 \mu\text{m}$. Cette différence est seulement un peu supérieure à la longueur moyenne d'un chromosome d'une plante à $2n = 18$.

Les intervalles de confiance de ces moyennes de longueur totale du caryotype se chevauchent tous, sauf avec $2n = 18$.

Le test t de comparaison des moyennes de longueur totale du stock chromosomique donne les résultats suivants :

	18	20	22	24
$2n = 18$	-			
20	3,26	-		
22	3,89	0,99	-	
24	5,02	1,66	0,80	-

Les différences entre la longueur du stock chromosomique des plantes à $2n = 20, 22$ et 24 ne sont pas significatives. Seules les différences entre la longueur du caryotype de ces plantes et de celles à $2n = 18$ sont significatives.

Toutes ces données apportent la preuve que l'évolution du caryotype du *C. defloratus* ne se fait pas par addition ou soustraction d'un chromosome (aneuploidie chromosomique de DYER *et al.* (1970)), mais par des remaniements structuraux des chromosomes (aneuploidie segmentaire de DYER *et al.*), par exemple des translocations réciproques de segments inégaux, selon STEBBINS (1950).

Par le calcul du pourcentage d'écart entre les nombres chromosomiques et entre les longueurs des chromosomes, on peut apporter une preuve supplémentaire à cette hypothèse d'évolution du caryotype.

Il y a en effet, entre $2n = 18$ et 24 , 25% d'écart, alors que le pourcentage d'écart entre les longueurs de ces deux caryotypes extrêmes n'est que de 6%. Mais on retrouve un pourcentage d'écart proche de celui qui existe entre 18 et 24 si l'on considère la longueur moyenne d'un chromosome: 2,63 μm pour $2n = 18$, 2,09 μm pour $2n = 24$, écart 21%.

Ainsi, c'est la grandeur des chromosomes qui varie entre les différents cytotypes, la longueur du caryotype restant plus ou moins constante.

La quantité de matériel génétique semble assez stable, et il ne paraît y avoir que peu de gain ou de perte de matériel lors du passage entre les différents cytotypes. Nous précisons bien gain *ou* perte, car nous ne savons malheureusement pas encore quel est le sens de ce passage.

3) Comparaison avec le caryotype d'autres taxons du genre *Carduus*

Nous nous sommes ensuite demandé si ce mécanisme d'évolution du caryotype était propre au groupe du *C. defloratus* ou si on pouvait l'extrapoler à d'autres taxons du genre *Carduus*.

Quelques mesures de longueur des chromosomes, effectuées chez d'autres espèces de ce genre, sont reportées, avec les mesures du *C. defloratus*, sur la figure 3.13.

Ce que nous avons dit pour les différents cytotypes du *C. defloratus* peut être appliqué aux autres espèces du genre, du moins à celles que nous avons étudiées. Pour toutes ces espèces, plus le nombre de chromosomes est élevé, plus la longueur moyenne des chromosomes diminue.

On remarque, sur la figure 3.13, que cette diminution est linéaire, ce qui est bien visible pour les cytotypes du *C. defloratus*. Cette diminution linéaire est remarquable chez un même taxon, par exemple le *C. personata*, ou chez des taxons voisins tels que les *C. carduelis* et *C. kernerii*. Il y a seulement un décalage horizontal dû à des différences de longueurs moyennes d'un groupe à l'autre.

Il faut noter que, d'après KAZMI (1964), les *C. defloratus*, *C. carduelis*, *C. kernerii* et *C. nigrescens* font tous partie de la sous-section *deflorati*, tandis que les *C. personata*, *C. crispus* et *C. nutans* appartiennent à d'autres sous-sections du genre *Carduus*.

On peut donc supposer que les mécanismes d'évolution du caryotype sont semblables pour toutes les espèces ou du moins les espèces diploïdes de ce genre.

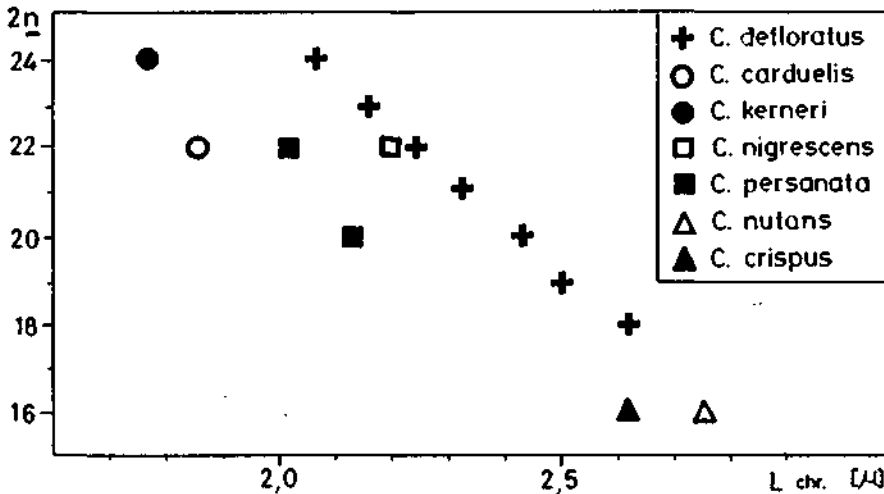


Fig. 3.13. — Comparaison entre la longueur moyenne des chromosomes et le nombre chromosomique de divers taxons du genre *Carduus*.

4) Morphologie des chromosomes du *C. defloratus*

Ce sont surtout les observations de mitoses des méristèmes radiculaires qui ont été utilisées pour l'étude de la morphologie des chromosomes.

Sur les mitoses somatiques de la paroi ovarienne, il est souvent malaisé sinon impossible de situer correctement le centromère, les constriction secondaires ou les satellites (voir planche IV), tandis que sur les mitoses des pointes de racines ayant subi un prétraitement convenable, ces structures importantes apparaissent nettement.

L'étude morphologique des chromosomes des divers cytodèmes du *C. defloratus* serait certainement très intéressante, mais demanderait beaucoup de temps et la mise au point de méthodes d'analyse plus fines, telle que la coloration différentielle au Giemsa.

Nous ne pouvons donner ici qu'un petit aperçu de la morphologie chromosomique de ce groupe de plantes (voir figure 3.14 et planche IV).

La plupart des caryotypes observés sont en général symétriques, aussi bien au niveau haploïde qu'au niveau diploïde.

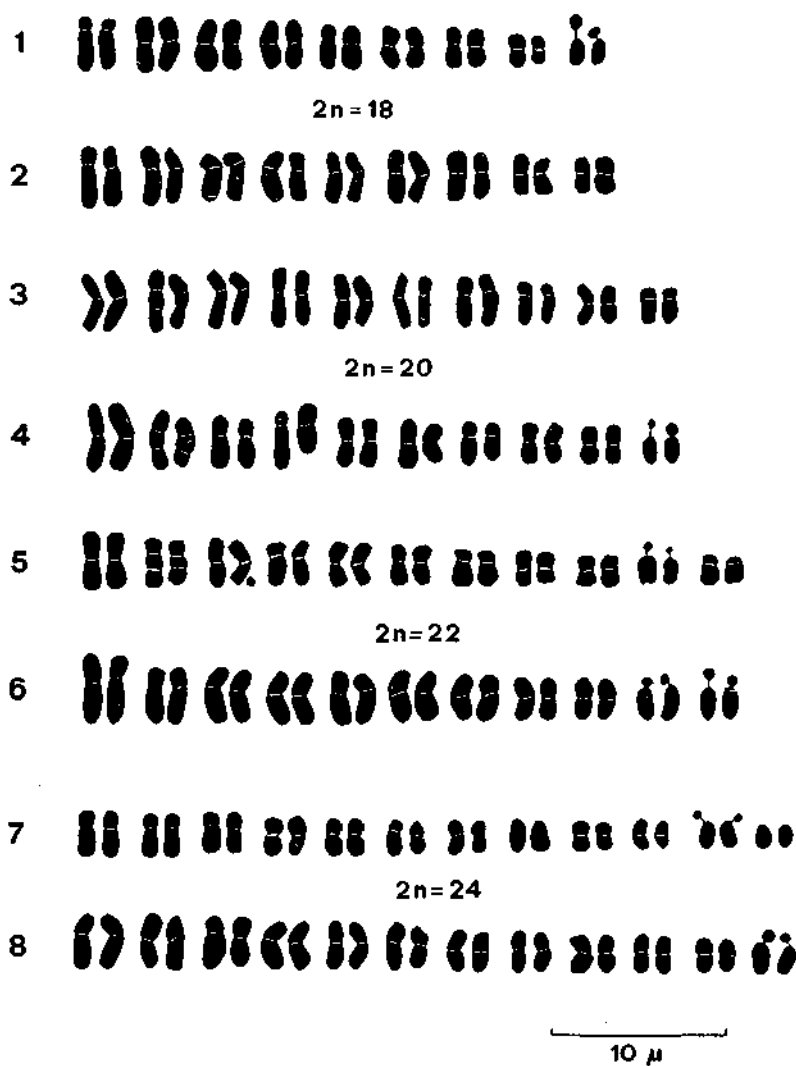


Fig. 3.14. — Caryotypes du *C. defloratus*:

- 1 - 71-115 - ssp. *rhaeticus*, Barbellino: $2n = 18$.
- 2 - 78-236 - ssp. *carlinifolius*, St-Etienne de Tinée: $2n = 18$.
- 3 - 73-164 - ssp. *defloratus*, Reculet: $2n = 20$.
- 4 - 77-1272 - intermédiaire ssp. *rhaeticus-crassifolius*, Frasco: $2n = 20$.
- 5 - 76-1584 - ssp. *carlinifolius*, Gorges de Llo: $2n = 22$.
- 6 - 78-1352 - ssp. *medius*, Alto Valdeon: $2n = 22$.
- 7 - 75-564 - ssp. *defloratus*, Zellerain: $2n = 24$.
- 8 - 78-1713 - ssp. *defloratus*, Vrsic, Kranjskagora: $2n = 24$.

Dans les caryotypes à $2n = 20$ et à $2n = 22$, on remarque la présence d'une paire de chromosomes à double constriction; il n'est pas possible de dire laquelle de ces constriction représente le centromère.

Dans le caryotype des plantes à $2n = 18$, la plus grande paire de chromosomes possède un centromère subterminal, la position du centromère des autres paires étant submédian ou médian. La paire à satellites de la plante de Barbellino (fig. 3.14-1) a peut-être un centromère terminal, proche de la constriction secondaire entre le chromosome et le satellite.

Dans la plupart des caryotypes, on remarque que chez les plus petites paires, le centromère est souvent terminal ou subterminal, alors qu'il est médian ou submédian chez les autres paires.

Il est aussi intéressant de noter que pour tous ces caryotypes, ce sont en général les plus petits chromosomes qui sont satellitifères.

5) Remarques finales sur le caryotype du *C. defloratus*

L'étude du caryotype du *C. defloratus* montre que la structure chromosomique de ce groupe est assez homogène et qu'il existe des rapports très nets entre les divers cytotypes.

Cependant, la faible taille de ces chromosomes et la similitude des caryotypes rendent difficile l'interprétation des petites différences observées au niveau de la position du centromère ou des constriction secondaires, ainsi que la découverte des homologies entre les différentes paires de chromosomes des cytotypes à $2n = 18, 20, 22$ et 24 .

Une étude plus poussée et de plus large envergure du caryotype des espèces de ce groupe et des autres taxons du genre *Carduus* mériterait d'être entreprise. Elle apporterait certainement des renseignements utiles à la compréhension des phénomènes d'évolution cytologique dans ce genre.

VII. Nombres chromosomiques des taxons de la sous-section *deflorati*

Nous donnons, sur le tableau 3.11, un aperçu des nombres chromosomiques dans la sous-section *deflorati* Kazmi.

On remarque une nette similitude entre les séries *candicantes* et *deflorati* au point de vue de l'amplitude de variation du nombre chromosomique.

Mais il semble que dans la première de ces séries, pour autant que les comptages soient suffisants, le nombre chromosomique d'un taxon soit plus ou moins stable, ce qui n'est pas le cas dans la série *deflorati*, sauf pour les *C. defloratus* ssp. *medius* et ssp. *glaucus*.

TABLEAU 3.11

Nombres chromosomiques des espèces européennes de la sous-section deflorati.
Nomenclature selon KAZMI (1964).

<u>Taxons</u>	<u>2n</u>	<u>Auteurs des comptages</u>
ser. <u>nigrescentes</u> Kazmi		
<i>C. nigrescens</i> Vill.	22	GREMAUD (1977)
<i>C. vivariensis</i> Jord.	22,24	GREMAUD, non publié
<i>C. hamulosus</i> Ehrh.	22	CHOUKSANOVA et al. (1968)
ser. <u>candicantes</u> Kazmi		
<i>C. candicans</i> W. & K.	16,18	GREMAUD (1979)
<i>C. collinus</i> W. & K.	16	BAKSAY (1958)
<i>C. carduelis</i> (L.) Gren.	22	GREMAUD (1979)
<i>C. kernerii</i> Simk.	24	GREMAUD (1979)
<i>C. affinis</i> Guss.	22	GREMAUD, non publié
<i>C. adpressus</i> C.A. Mey.	-	-
ser. <u>deflorati</u> Kazmi		
<i>C. defloratus</i> L. ssp. <i>defloratus</i>	18-24	
" ssp. <i>tridentinus</i> (Evers) Lad.	18-24	
<i>C. crassifolius</i> Willd. ssp. <i>crassifolius</i>	18-22	
" ssp. <i>giacus</i> (Baumg.) Kazmi	24	
<i>C. medius</i> Gouan ssp. <i>medius</i>	22	
" ssp. <i>carlinifolius</i> (Lam.) Kazmi	18-22	

EXPLICATIONS DES PLANCHES

PLANCHE I

Méiose de la microsporogénèse du *C. defloratus*.

- 1 - 78-252 - ssp. *carlinifolius*, Mt d'Aurouze: métaphase I, 10 II + 1 I (flèche).
- 2 - 78-243 - ssp. *carlinifolius*, Javalambre: métaphase I, $n = 10$.
- 3 - 76-1620 - ssp. *carlinifolius*, Peña de Oroel: métaphase I, 11 II + 1 I (flèche).
- 4 - 76-1620 - même provenance: métaphase I, $n = 11$.
- 5 - 19.8.78-2 - ssp. *defloratus*, col de la Faucille: métaphase I, $n = 10$.
- 6 - 78-255 - ssp. *carlinifolius*, Entraunes: métaphase I, $n = 9$.

PLANCHE II

Méiose de la microsporogénèse du *C. defloratus*.

- 1 - 78-234 - intermédiaire ssp. *defloratus-carlinifolius*, Gorges de Bachelard: métaphase I, 10 II + 4 B, les flèches indiquent 3 chromosomes B liés et 1 isolé.
- 2 - 78-234 - même individu: métaphase I, 10 II + 4 B, les flèches indiquent les chromosomes B liés 2 à 2.
- 3 - 77-894 - ssp. *defloratus*, Vallon des Morneys: métaphase I, 11 II + 3 B, la flèche indique les 3 chromosomes B liés.
- 4 - 77-339 - ssp. *defloratus*, Stockhorn: métaphase I, 11 II + 3 B, la flèche indique 2 chromosomes B appariés et 1 isolé.
- 5 - 78-248 - ssp. *carlinifolius*, Col de Toutes-Aures: anaphase II, $n = 9$.

PLANCHE III

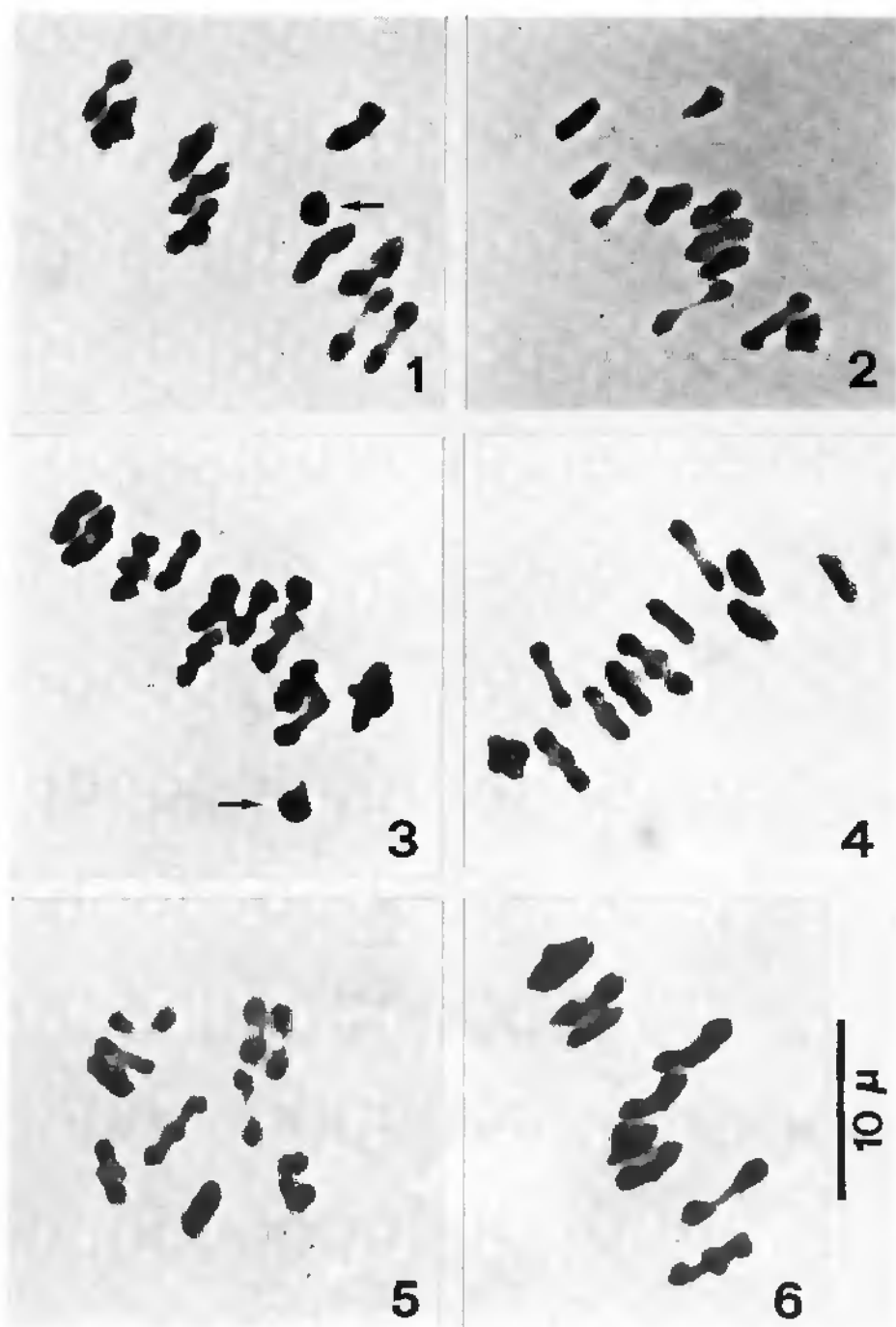
Méiose de la microsporogénèse et mitose somatique du *C. defloratus*.

- 1 - 6.9.78-2 - ssp. *defloratus*, Hirschwang: métaphase I, $n = 13$.
- 2 - 78-964 - ssp. *glaucus*, Slovensky raj: métaphase I, 12 II + 1 I.
- 3 - 77-328 - ssp. *rhaeticus*, Tires: métaphase I, 9 II + 1 III (flèche).
- 4 - 78-1712 - ssp. *crassifolius*, Val d'Ampola: mitose de la paroi ovarienne, $2n = 21 + 2B$ (flèches).
- 5 - 77-1273 - ssp. *crassifolius*, San Salvatore: métaphase I, 10 II + 2 I.
- 6 - 77-894 - ssp. *defloratus*, Vallon des Morneys: métaphase I, 11 II + 3 B, les flèches indiquent 2 chromosomes B appariés et 1 isolé.

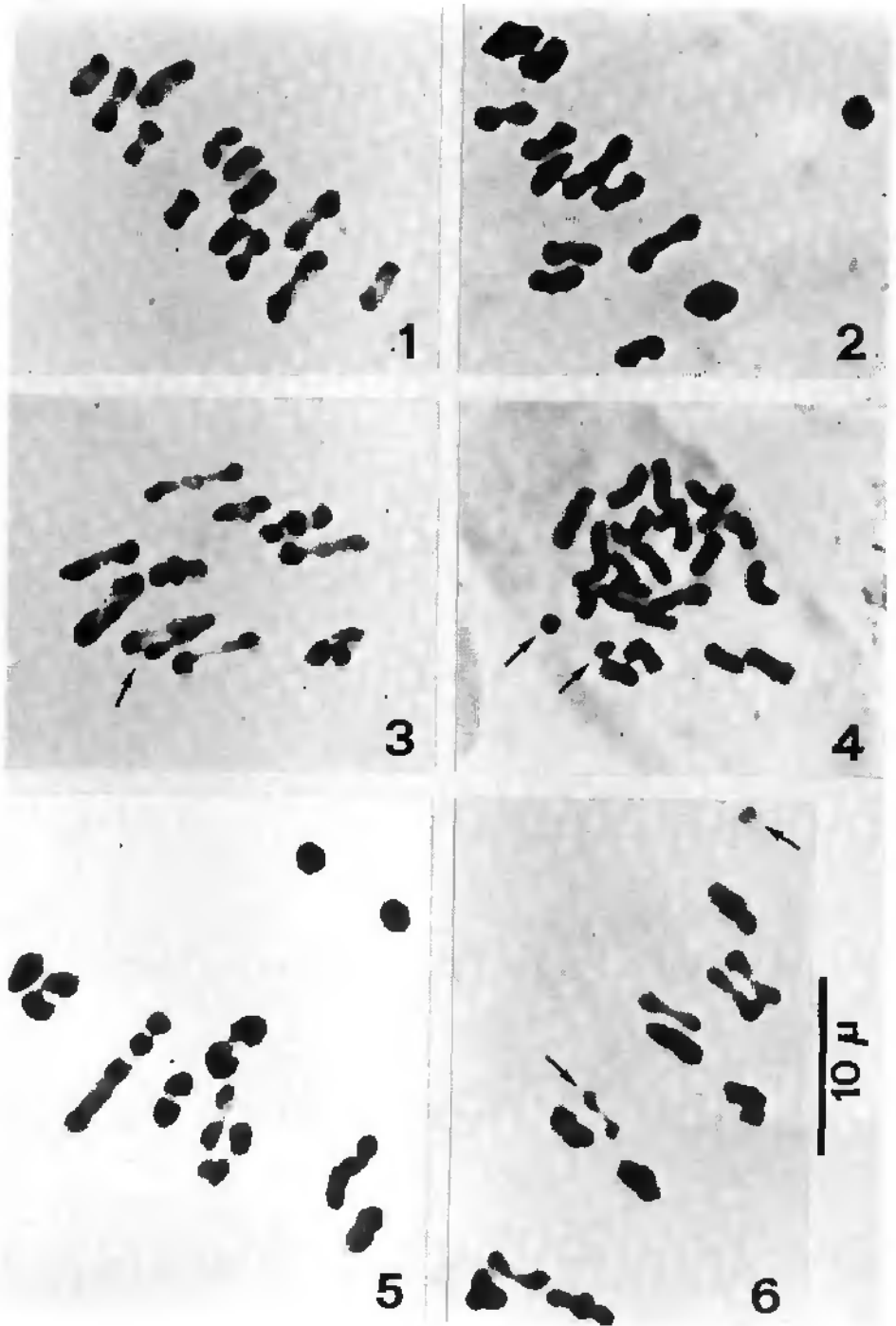
PLANCHE IV

Caryotype du *C. defloratus*.

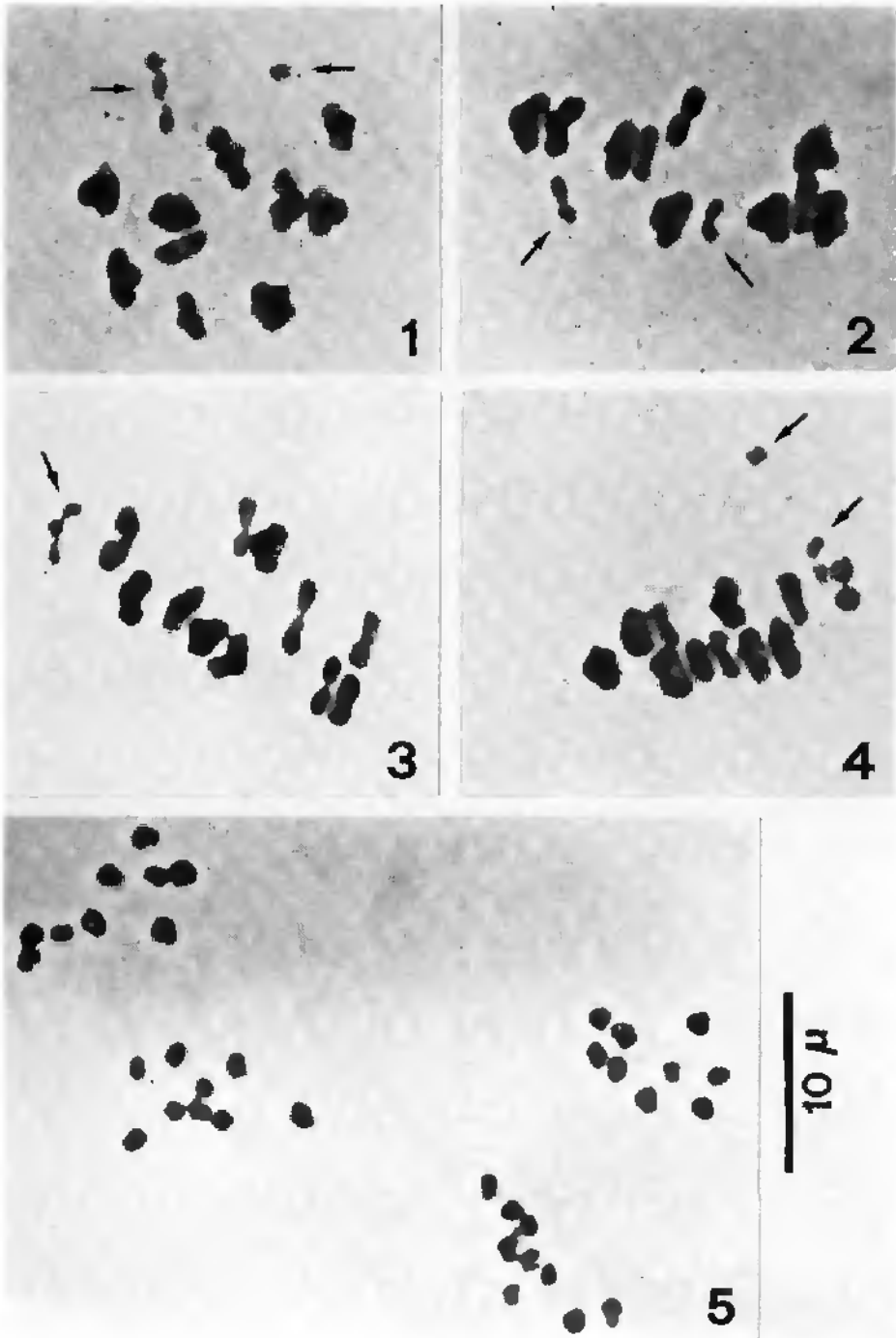
- 1 - 78-36-2 - ssp. *carlinifolius*, Collardente: mitose de la paroi ovarienne $2n = 18$.
- 2 - 77-883 - ssp. *glaucus*, Dolina Bialego (Zakopane): mitose de la paroi ovarienne $2n = 24$.



Pl. I



Pl. III





10 μ



Recherches de taxonomie expérimentale sur le *Carduus defloratus* L. s.l. (Compositae). II. Variation morphologique. Taxonomie numérique

par

Michel GREMAUD,

Institut de Botanique, Université de Neuchâtel
22, Chemin de Cnantomerle, CH-2000 NEUCHÂTEL.

SOMMAIRE

Résumé des chapitres 1 à 3	112
Chapitre 4: VARIATION MORPHOLOGIQUE	112
I. Caractères retenus par les auteurs pour différencier les taxons du groupe du <i>Carduus defloratus</i>	112
II. Recherches personnelles	113
III. Bref aperçu sur la morphologie de quelques autres taxons de la sous-section <i>deflorati</i>	148
Chapitre 5: APPLICATION DES MÉTHODES DE TAXONOMIE NUMÉRIQUE À L'ÉTUDE DU <i>C. DEFHORATUS</i> L. s.l.	149
I. Introduction	149
II. Méthodes	149
III. Résultats	152

Résumé. — Le groupe du *Carduus defloratus* L. s.l. (Compositae) a fait l'objet de recherches en biosystématique. Dans un premier article (*Rev. Cytol. Biol. végét.-Bot.* 1981, 4, p. 1 à 76), les données taxonomiques et caryologiques ont été examinées. Le présent travail est consacré à l'étude de la variation morphologique et au traitement mathématique des données (1). La variation des caractères morphologiques est principalement géographique. Les caractères de l'appareil végétatif et ceux de l'inflorescence sont plus variables que ceux de la fleur elle-même. Diverses races géographiques peuvent être reconnues grâce à l'analyse factorielle des correspondances et à l'analyse en composantes principales. Ces analyses ont été basées principalement sur les caractères morphologiques, en partie aussi sur les données caryologiques.

(1) L'ensemble du travail sera publié en quatre articles dans ce tome 4 de la Revue.

AN ATTEMPT TO EXPERIMENTAL TAXONOMY IN THE DEFHORATUS GROUP OF THE GENUS *CARDUUS* (COMPOSITAE). II. MORPHOLOGICAL VARIATION, NUMERICAL TAXONOMY.

Summary. — The *defloratus* group of the genus *Carduus*, a collective and extremely variable species has been the subject of a study in biosystematics. In a first paper (*Rev. Cytol. Biol. végét.-Bot.* 1981, 4, p. 1 - 76), the taxonomical and cytological data have been examined. The present paper deal with the morphological variation and the mathematical treatment of the data (1). The variation of the morphological characters is chiefly correlated with the geographical position. The characters of the vegetative part and those of the inflorescence display a higher degree of variability than those of the flower. Several morphological races can be recognized thanks to a factor analysis and a principal component analysis. These analysis have been chiefly founded upon the morphological characters but also partly upon the cytological data.

RÉSUMÉ DES CHAPITRES I À 3

Le groupe du *Carduus defloratus* L. *sens. lat.* est très variable et il est considéré par *Flora europaea* (1976) comme « extrêmement difficile » au point de vue taxonomique. L'auteur commence par rappeler de quelle manière ce groupe a été compris et divisé en taxons infraspécifiques par les auteurs du XX^e siècle et il précise la nomenclature qu'il a adoptée à la suite de ses recherches. Celle-ci sera justifiée par les résultats présentés dans les articles I à IV publiés dans ce volume (voir en particulier les conclusions générales données en IV). L'étude caryologique a porté sur 150 populations (dont les coordonnées géographiques sont indiquées au tableau 2.1 p. 12) et sur un certain nombre d'individus isolés. Méiose et mitose ont été étudiées. Le groupe du *C. defloratus* montre une dysploidie très remarquable, tous les nombres chromosomiques entre $2n = 18$ et $2n = 26$ étant représentés. Le nombre chromosomique peut varier à l'intérieur d'une population, mais à cette variation interindividuelle se superpose une variation géographique. Dans les régions périphériques de l'aïte (Pyrénées, Tatra, Apennins), le nombre chromosomique est à peu près stable et il n'y a pas de chromosomes B. En revanche, dans les populations alpines et jurassiennes, la variation caryologique est grande et l'on rencontre fréquemment des chromosomes B. Le caryotype est en général symétrique et sa longueur n'augmente pas proportionnellement à l'augmentation du nombre de chromosomes entre $2n = 18$ et $2n = 24$.

CHAPITRE 4

VARIATION MORPHOLOGIQUE

I. Caractères retenus par les auteurs pour différencier les taxons du groupe du *Carduus defloratus* L. *s.l.*

Pour tous les auteurs, la forme des feuilles constitue le caractère distinctif le plus important dans ce groupe de chardons.

Effectivement, comme on le verra plus loin, c'est un critère important, mais qui est trop variable pour être discriminant à lui seul. D'autres caractères doivent être pris en considération; la plupart des auteurs ont retenu la couleur du limbe et la grandeur des épines, qui, associées à l'importance des découpures foliaires, permettent de délimiter des taxons dans ce groupe.

(1) The whole work of M. Gremaud is being published in four parts in this Review (t. 4, 1981).

GUGLER (1908) (1) considère que la décurrence des feuilles, la forme et la grandeur des ailes foliaires sont des caractères distinctifs de variétés pour le *C. defloratus* L.

FRANCO (1976) utilise d'autres caractères, comme la forme de la proéminence apicale de l'akène ou la longueur du pappus.

La forme et la taille des bractées de l'involucre ont permis à plusieurs auteurs (BRIQUET, ARÈNES, FOURNIER, etc.) de séparer des taxons dans le groupe du *C. defloratus*.

Presque tous les auteurs s'accordent sur le fait que la longueur de la partie non feuillée du pédoncule floral représente un bon critère pour différencier le *Carduus carlinifolius* Lam. à pédoncule court des autres taxons du groupe *C. defloratus*, à pédoncule non feuillé plus long.

La position du capitule fait l'objet de beaucoup d'imprécision, car les auteurs n'indiquent pas toujours à quel moment de la floraison cette position est observée. Or la position du capitule varie, chez certains taxons du moins, entre le début et la fin de la floraison. Il faut donc s'accorder sur un stade de référence.

Les caractères floraux ne sont que rarement utilisés dans le traitement taxonomique de ce groupe.

Ce sont les caractères végétatifs et ceux de l'inflorescence qui sont les plus employés par les auteurs des flores et des monographies.

II. Recherches personnelles

1) Introduction

La variation morphologique peut être divisée en deux parties :

1) la variation phénotypique, due à l'interaction du génotype et des conditions extérieures du milieu et

2) la variation génotypique, sous la dépendance des conditions internes, c'est-à-dire de l'information génétique contenue dans les chromosomes.

Dans la délimitation des taxons, seul ce dernier type de variation devrait être pris en considération.

Pour éliminer ce qui revient à la variation phénotypique, la meilleure méthode est de cultiver tous les individus dans des conditions semblables, par exemple celles du Jardin botanique expérimental. Les différences observées alors au niveau du phénotype peuvent être considérées comme étant d'origine génétique.

(1) Les références bibliographiques seront données à l'issue du dernier des quatre articles consacrés à la taxonomie expérimentale du *Carduus defloratus* et paraissant en 1981 dans cette même revue (t. 4)).

Nous avons effectué toutes nos mesures et nos observations sur du matériel cultivé au Jardin botanique de l'Université de Neuchâtel dont la situation est la suivante :

Latitude : 47°00 N

Longitude: 6°57 E

Altitude : 490 m

Les plantes cultivées ont été récoltées pendant la période de floraison d'avril à septembre, puis soigneusement séchées.

Presque tous les individus étudiés ont été cultivés et récoltés de 1976 à 1979.

Les données météorologiques pour ces 4 années, d'après l'Observatoire cantonal de Neuchâtel, situé à proximité du Jardin botanique, sont les suivantes :

	1901- 1960	1976	1977	1978	1979.
Température moy. annuelle (°C)	9,2	9,8	9,7	9,0	9,5
Température moy. Juillet (°C)	18,6	20,2	18,2	17,4	19,2
Température moy. Janvier (°C)	0,0	1,8	1,1	1,1	-1,7
Température minimale abs. (°C)	-20	-10,4	-6,6	-6,2	-11,9
Précipitations annuelles (mm)	981	716	1320	1000	1100
Précip. avril-septembre (mm)	521	321	692	487	373
Enneigement (nb jours)	-	29	24	18	31

2) Méthodes

Nous avons effectué deux types d'observation sur le matériel cultivé au Jardin botanique: a) des mesures biométriques sur des individus soigneusement séchés, b) des observations morphologiques sur les plantes vivantes en culture comparée.

Ces mesures et ces observations ont porté sur 75 populations comprenant au moins 5 individus chacune.

Nous avons ensuite calculé des moyennes pour les caractères mesurés dans chacune de ces 75 populations. Ces moyennes ont servi de données de base pour les analyses multivariées (voir chapitre 5).

En plus de la moyenne arithmétique: $\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$, nous avons calculé les paramètres statistiques suivants :

$$\text{l'écart-type } s = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

l'erreur-type de la moyenne $sm = \frac{s}{\sqrt{n-1}}$

le coefficient de variation $CV = \frac{100 s}{x}$

l'étalement des $x \pm s$ (50 à 60% des mesures)

l'intervalle de confiance de la moyenne: $x \pm 2,6 sm$ (sécurité 99%)
et l'intervalle de variation: I.V.

Les coefficients de corrélation entre les différentes mesures figurent sur le tableau 4.14 (p. 145).

Pour tous ces paramètres, et pour les données figurant sur les tableaux de mesures, n est le nombre d'individus mesurés.

D'autre part, des distributions de fréquences, tenant compte de tous les individus mesurés, sont représentées sous forme d'histogrammes établis pour quelques caractères (figures 4.14 et 4.15, p. 146 et 147).

La variation observée entre les individus d'une même population permet de tester la valeur des caractères utilisés, mais nous nous sommes surtout attaché à décrire la variation entre les populations. La variation géographique des caractères entre les populations permet de délimiter les taxons, tandis que la variation interindividuelle représente souvent un phénomène de polymorphisme.

3) Étude morphologique comparée

Nous avons divisé les caractères morphologiques en trois groupes:

- a) les caractères végétatifs
- b) les caractères de l'inflorescence
- c) les caractères floraux

a) *les caractères végétatifs*

Les mesures biométriques concernant les caractères quantitatifs sont résumées sur le tableau 4.1.

a1) *Les plantules et le développement hétéroblastique*

Plusieurs auteurs ont montré l'importance de l'étude des plantules en systématique. On peut citer les travaux de LEONARD (1957, 1958) sur les *Leguminosae-Caesalpinioideae* africaines et de COUDERC (1974) dans le genre *Anthyllis*.

Nous ne connaissons que peu d'études du développement hétéroblastique appliqué à la systématique des *Compositae*. Pour la tribu des *Cynareae*, on retiendra les travaux de MEUSEL et KÖHLER (1960) sur *Carlina* et de KRUSE et MEUSEL (1969, 1972) sur *Echinops* et plusieurs genres voisins de *Carlina*.

Ces auteurs ont suivi le développement des feuilles depuis les cotylédons jusqu'aux bractées involucreales. Nous avons restreint notre étude à l'observa-

TABLEAU 4.1

Biométrie des organes végétatifs et de l'inflorescence de *C. defloratus*.

	a		b		Rapport des bractées
	Longueur des épines (mm)	Indice de découpeure des feuilles	Longueur des bractées externes (mm)	Longueur des bractées internes (mm)	
Intervalle de variation	1,0-6,8	0,07-0,97	3,8-14,2	14,8-22,0	0,24-0,77
moyenne \bar{x}	2,76	0,35	7,64	18,15	0,41
écart-type s	1,32	0,30	2,57	1,54	0,11
$\bar{x} \pm s$	1,44-4,08	0,05-0,65	5,07-10,21	16,6-19,7	0,30-0,52
erreur-type sm	0,06	0,01	0,12	0,07	0,01
$\bar{x} \pm 2,6 sm$	2,60-2,92	0,31-0,39	7,52-7,76	18,0-18,3	0,40-0,42
coefficient de variation	47,83 %	85,71 %	33,64 %	8,48 %	26,83 %
nombre d'individus mesurés	454	443	443	443	443

NOTE. — Le rapport des bractées est le quotient de la longueur des bractées externes et de la longueur des bractées internes.

Remarquer les coefficients de variation particulièrement élevés des mesures des organes végétatifs.

tion du développement hétéroblastique de la jeune rosette de différents taxons du genre *Carduus*, grâce aux semis effectués au jardin botanique.

Ce développement ressemble à celui observé par MEUSEL et KÖHLER (*op. cit.*) chez *Carlina*: après l'apparition des cotylédons, il se forme une rosette dont les premières feuilles sont entières ou dentées; ce n'est qu'à partir de la troisième ou quatrième feuille que les découpures apparaissent. Le développement de ces découpures varie d'un taxon à l'autre, de même que la forme générale des premières feuilles.

Dans le groupe du *C. defloratus*, les premières feuilles sont ovales-lancéolées, tandis qu'elles sont plus largement ovales chez le *C. carduelis* et surtout le *C. personata* (Fig. 4.0). À ce stade, le groupe du *C. defloratus* est déjà bien distinct de certains taxons voisins.

Chez *C. defloratus*, presque chaque taxon infrasécifique possède une rosette caractéristique (voir Planche V, p. 167).

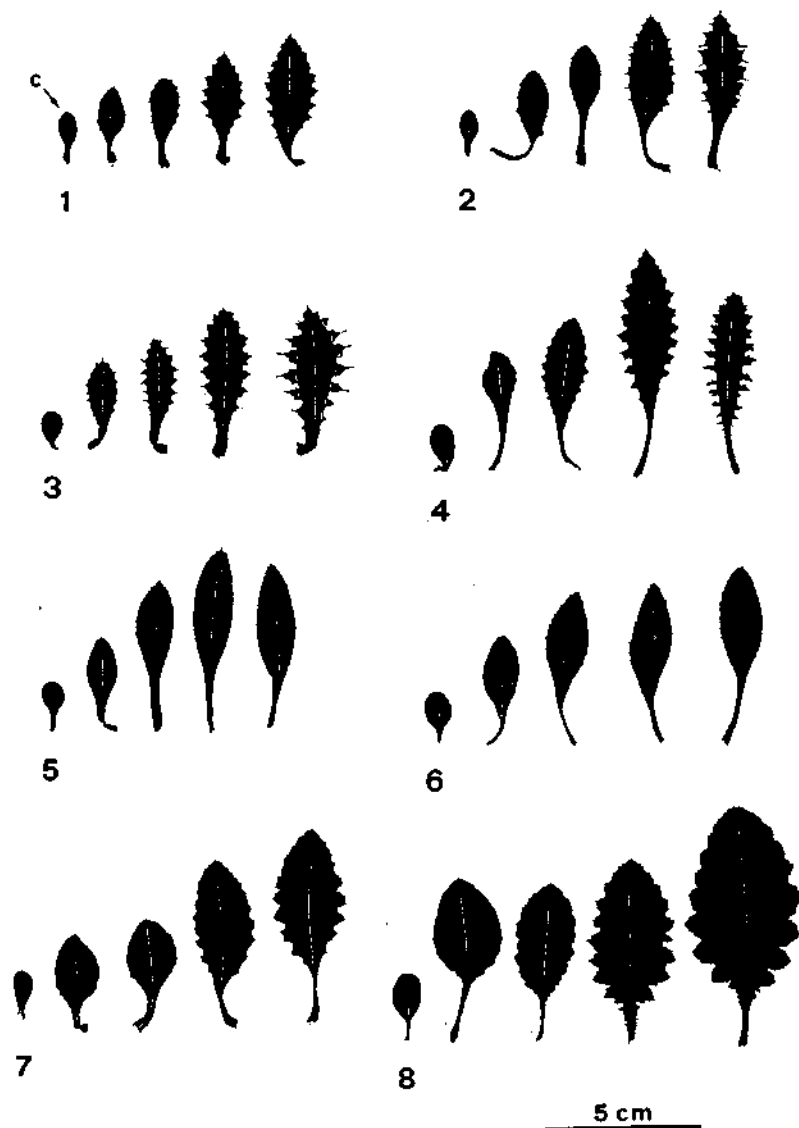


Fig. 4.0. — Développement hétéroblastique chez les *C. defloratus*, *C. carduelis* et *C. personata*.
 1 - 79-52 - *C. defloratus* ssp. *defloratus*, Reculet; 2 - 79-67 - *C. defloratus* ssp. *rhaeticus*,
 Passo di Gardena; 3 - 76-1583 - *C. defloratus* ssp. *carlinifolius*, Tourmalet; 4 - 76-1580 -
C. defloratus ssp. *medius*, Gorges de Luz; 5 - 79-61 - *C. defloratus* ssp. *crassifolius*, Pred-
 meja; 6 - 78-962 - *C. defloratus* ssp. *glaucus*, Montes Mala Fatra; 7 - 79-65 - *C. carduelis*,
 Bohinjsko Sedlo; 8 - 76-965 - *C. personata*, Tatraš.
 c = cotylédon, suivi des premières feuilles.

Les taxons à feuilles entières, *glaucus* et *crassifolius*, présentent une grande similitude à ce stade de développement (Fig. 4.0).

Sur la planche V (p. 167), on remarque que trois taxons infraspécifiques, *medius* (fig. 1), *rhaeticus* (fig. 6) et surtout *carlinifolius* (fig. 2), ont un développement hétéroblastique important, qui conduit assez rapidement à des feuilles découpées. Sur des plantules du même stade, on voit déjà que les feuilles de *medius* et de *carlinifolius* sont plus profondément découpées que celles de *rhaeticus* ou de *defloratus*.

Certaines populations de *defloratus* des Alpes centrales ou orientales (fig. 4, pl. V) et les sous-espèces *glaucus* et *crassifolius* (fig. 5, pl. V) ont un développement hétéroblastique peu important ou même pratiquement nul (voir Fig. 4.0).

L'observation des plantules permet de séparer 2 groupes de taxons : un premier groupe à feuilles découpées et développement hétéroblastique important, comprenant les sous-espèces *medius* et *carlinifolius*, et un second groupe à feuilles entières et développement hétéroblastique très réduit ou nul, formé des sous-espèces *crassifolius* et *glaucus*. Les taxons qui présentent des caractères intermédiaires au niveau de la plantule, c'est-à-dire ssp. *defloratus* et *rhaeticus*, font la transition entre ces deux groupes.

a2) *Le port*

D'après nos observations au jardin botanique expérimental, les populations du *C. defloratus* se répartissent en deux groupes selon leur port : un groupe de plantes à port dressé, et un groupe, plus important, à port ascendant. Il faut cependant noter qu'il existe des populations dans lesquelles le port varie d'un individu à l'autre.

Ce polymorphisme est surtout remarquable au centre de l'aire de répartition du groupe (les Alpes), tandis qu'il est moins important aux Pyrénées et dans les Tatras : le port est en général dressé chez *carlinifolius*, il est ascendant chez *glaucus*.

En raison de la variabilité de ce caractère dans les populations alpines, il est malaisé de l'utiliser pour la délimitation des taxons.

D'autre part, il est difficile d'apprécier ce caractère sur le matériel d'herbier.

Malgré cette remarque, c'est un des meilleurs critères que nous ayons trouvés pour séparer deux taxons très voisins : les sous-espèces *crassifolius* à port dressé et *glaucus* à port ascendant.

a3) *Les épines foliaires*

L'importance de la spinescence est considérée par beaucoup d'auteurs comme un critère permettant de distinguer des taxons dans le genre *Carduus*.

Dans le groupe du *C. defloratus*, ce caractère s'est révélé d'un usage plus délicat, aussi avons-nous tenté une approche biométrique.

Pour tester la variabilité de la longueur des épines, nous avons effectué des mesures sur des individus de provenance naturelle et d'autres cultivés au jardin botanique. La comparaison des mesures pour ces deux groupes d'individus a donné les résultats présentés dans la figure 4.1.

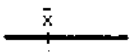

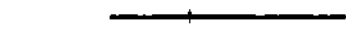
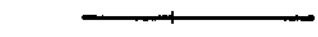
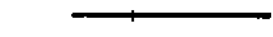




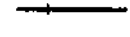
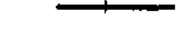
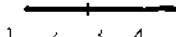
Taxon		Longueur des épines (mm)	n	Test t
ssp. <i>defloratus</i>	C		83	1,4970
	N		89	
ssp. <i>carlinifolius</i> Pyrénées	C		42	1,4327
	N		48	
ssp. <i>carlinifolius</i> Alpes	C		77	0,6654
	N		81	
ssp. <i>medius</i>	C		36	1,1313
	N		24	
ssp. <i>crassifolius</i>	C		25	1,2459
	N		36	
ssp. <i>rhaeticus</i>	C		30	1,6479
	N		33	

Fig. 4.1. — Comparaison des mesures de longueur des épines entre des populations cultivées (C) et de provenance naturelle (N) de *C. defloratus*.

Le test t de comparaison des moyennes est significatif si $t > 2,6$.

On remarque sur cette figure que les différences entre les populations naturelles et expérimentales ne sont pas significatives à une probabilité de 0,01.

On peut alors conclure que ce caractère est déterminé génotypiquement et qu'il est susceptible de constituer un bon critère pour délimiter des taxons dans le groupe du *C. defloratus*.

C'est notamment le cas pour les taxons pyrénéens où la longueur des épines est de 1-2 mm pour la sous-espèce *medius* et de 3-7 mm pour *carlinifolius*. Les populations de la zone d'intergradation entre ces deux taxons sont caractérisées par des épines de taille intermédiaire (2-3 mm), parmi d'autres caractères morphologiques également intermédiaires.

Le tableau 4.2 résume les mesures de longueur des épines pour les divers taxons étudiés.

TABLEAU 4.2
Mesures des épines du *C. defloratus*.

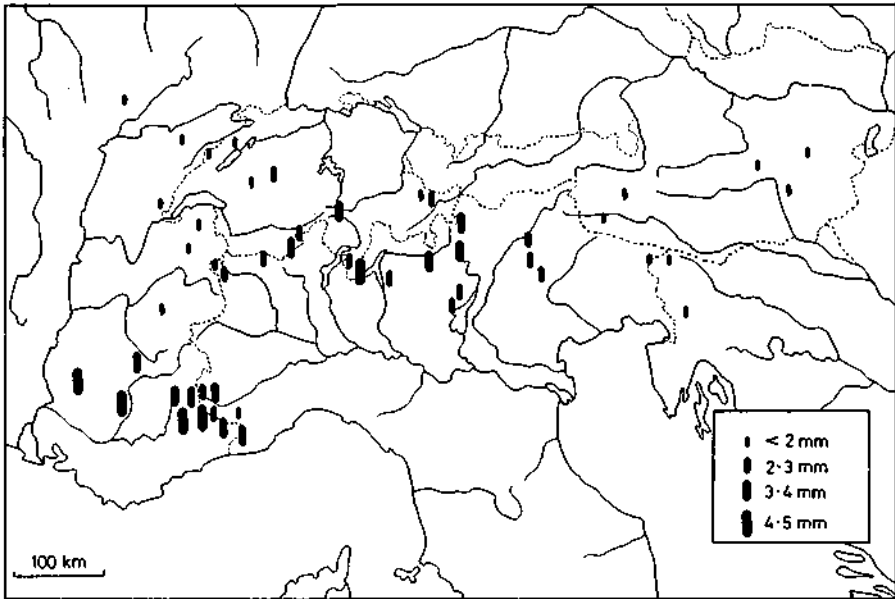
Taxon	Longueur des épines (mm)				
	$\bar{x} \pm 2,6 \text{ sm}$	s	I.V.	CV	n
ssp. <i>defloratus</i>	1,90 \pm 0,13	0,62	1,0-3,2	32,63	146
ssp. <i>medius</i>	1,54 \pm 0,09	0,19	1,3-1,8	12,34	28
ssp. <i>carlinifolius</i>	4,43 \pm 0,26	1,01	3,3-6,8	22,80	104
ssp. <i>rhaeticus</i>	3,10 \pm 0,16	0,57	2,4-4,0	18,39	83
ssp. <i>crassifolius</i>	1,92 \pm 0,12	0,28	1,4-2,3	14,38	38
ssp. <i>glaucus</i>	1,70 \pm 0,10	0,29	1,3-2,1	17,06	55

On peut constater que le coefficient de variation de ces mesures est élevé, surtout pour *defloratus* et *carlinifolius*. Ce caractère doit donc être utilisé avec prudence, car il y a recouvrement partiel de l'étalement des mesures. Toutefois, c'est la répartition géographique de ce caractère qui nous paraît la plus intéressante. L'examen des cartes 4.1 et 4.2 montre que l'importance de la spinescence correspond à des régions plus ou moins bien délimitées et donc à des groupes de populations à qui nous avons assigné le rang de sous-espèce.

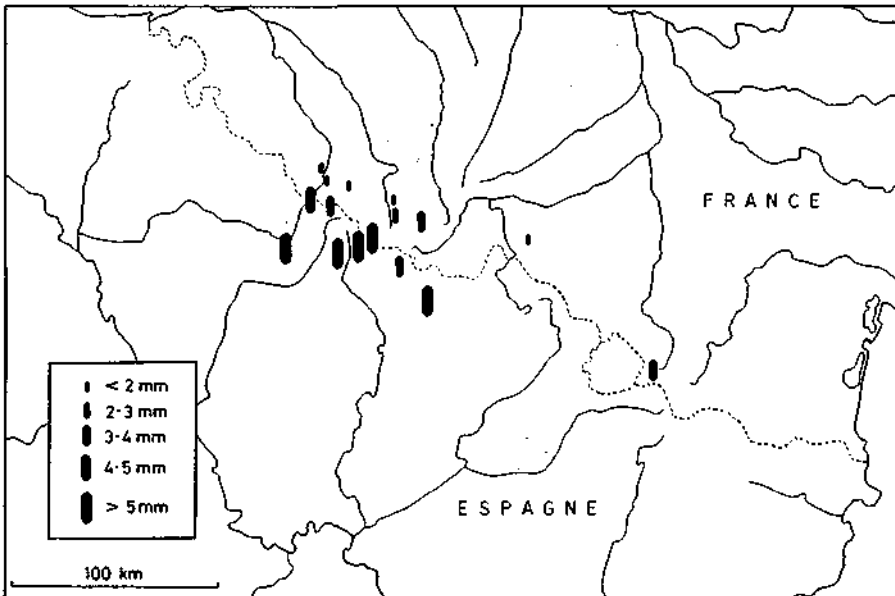
Il faut cependant utiliser ce caractère en corrélation avec d'autres, par exemple avec la découpeure des feuilles (voir plus loin).

Un autre caractère des épines foliaires a pu être observé sur les populations expérimentales : suivant les provenances, les épines foliaires peuvent présenter une couleur rougeâtre ou jaunâtre. Ce caractère de couleur des épines semble variable : on peut trouver des individus à épines rougeâtres dans des populations où la couleur jaunâtre domine. Les populations composées uniquement d'individus à épines rougeâtres sont peu fréquentes, et surtout localisées dans la partie orientale de l'aire de répartition du groupe. La couleur rougeâtre apparaît déjà chez quelques individus des populations jurassiennes, puis augmente de fréquence vers l'Est. Dans plusieurs populations des Alpes orientales, tous les individus montrent cette teinte rouge au niveau des épines, teinte qui peut s'étendre à une partie du limbe, particulièrement à la face inférieure. Cette couleur est probablement due à la présence d'anthocyanes dans les vacuoles des cellules épidermiques.

Il est rare que cette coloration se conserve bien en herbier ; il vaudrait



CARTE 4.1. — Répartition géographique de la longueur des épines foliaires dans des populations du *C. defloratus* des Alpes et du Jura.



CARTE 4.2. — Répartition de la longueur des épines dans des populations pyrénéennes.

donc la peine d'étudier, dans la nature ou au jardin expérimental, le polymorphisme des populations orientales pour le caractère de coloration des épines foliaires.

a4) La découpeure des feuilles

C'est certainement le caractère qui a le plus frappé les taxonomistes qui ont étudié ce groupe de chardons.

Les différents états de ce caractère sont représentés dans les flores par des adjectifs qualifiant la forme de la marge foliaire: pennatiséquée, pennatifide, pennatilobée, lobée, entière, dans l'ordre décroissant de l'importance des découpeures.

Ces termes se sont révélés très insuffisants et trop ambigus pour permettre des comparaisons valables entre les différentes populations.

Nous avons calculé un *Indice de découpeure* des feuilles, qui tient compte de la profondeur des découpeures et qui fait abstraction de la grandeur de la feuille, toujours très variable d'un individu à l'autre.

La figure 4.2 montre que cet indice est le rapport entre la profondeur du sinus entre deux lobes foliaires et la largeur du demi-limbe, mesurée de la nervure principale à la base de l'épine terminale d'un lobe moyen d'une feuille caulinaire.

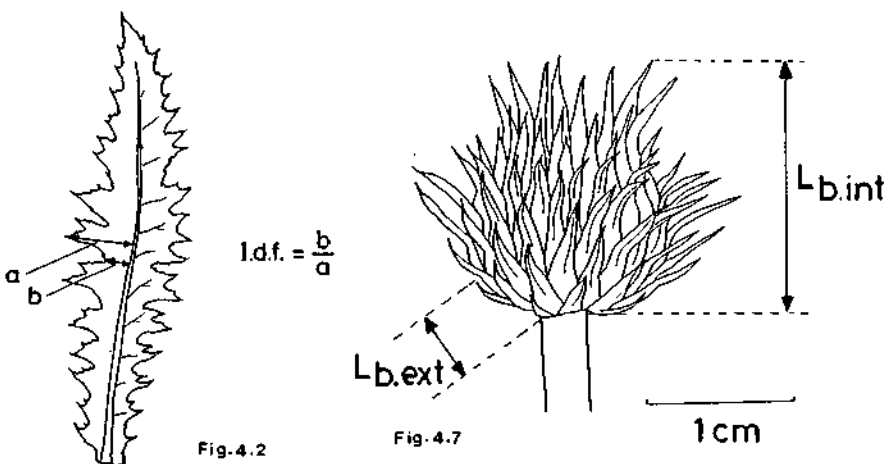


Fig. 4.2. — Mesure de l'indice de découpeure des feuilles (I.d.f.).

Fig. 4.7. — Mesures des bractées involucrales du *C. defloratus* :

L_{b. int.} = longueur des bractées internes ou hauteur de l'involucre. L_{b. ext.} = longueur des bractées externes.

Lorsque l'indice tend vers 1, la feuille est entière, lorsqu'il tend vers 0, elle est pennatiséquée.

Le Tableau 4.3 résume ces mesures. Comme pour la longueur des épines, les coefficients de variation de l'indice de découpeure des feuilles sont particulièrement élevés. On sait que les caractères foliaires ont en général une grande

plasticité et que la variation interindividuelle peut atteindre des proportions importantes.

TABLEAU 4.3
Mesures de l'indice de découpe des feuilles (I.d.f.).

Taxon	Indice de découpe des feuilles				
	$\bar{x} \pm 2,6 \text{ sm}$	s	I.V.	CV	n
ssp. <i>defloratus</i>	0,27 \pm 0,03	0,14	0,13-0,61	51,85	135
ssp. <i>medius</i>	0,13 \pm 0,02	0,02	0,10-0,14	15,38	31
ssp. <i>carlinifolius</i>	0,12 \pm 0,01	0,03	0,07-0,21	25,00	118
ssp. <i>rhaeticus</i>	0,28 \pm 0,02	0,07	0,18-0,42	25,00	65
ssp. <i>crassifolius</i>	0,86 \pm 0,05	0,14	0,55-0,97	16,28	52
ssp. <i>glaucus</i>	0,93 \pm 0,01	0,03	0,89-0,97	3,23	42

La méthode de calcul de l'indice, exposée ci-dessus, tend à accentuer l'amplitude de variation pour les découpes profondes.

Inversement, pour les feuilles entières ou sub-entières, cette amplitude est diminuée, ce qui explique le coefficient de variation très bas chez *glaucus*.

Un caractère beaucoup plus difficile à représenter mathématiquement est la forme des lobes foliaires. Les feuilles pennatiséquées ont en général des lobes également très découpés, mais la longueur de ces segments varie d'une population à l'autre.

Les lobes sont particulièrement découpés et les segments très allongés chez *medius* et *carlinifolius*; on remarque sur la figure 4.3 (p. 124) que les lobes se recouvrent les uns les autres.

Chez *defloratus* et *rhaeticus*, les lobes sont plus espacés et les segments moins longs, si bien qu'il n'y a pas de recouvrement.

Les figures 4.3 (p. 124) et 4.4 (p. 125) donnent un aperçu sur la variation de la forme des feuilles dans le groupe du *C. defloratus*.

L'examen de ces figures suggère les remarques suivantes:

a) Les feuilles de la sous-espèce *medius* sont plus fortement découpées que celles de *defloratus*. Dans cette dernière sous-espèce, lorsque les découpes sont profondes, comme dans la population du Reulet (4, Fig. 4.4), les lobes sont très espacés et ne se recouvrent jamais comme chez *medius*.

b) On observe cette même différence entre *carlinifolius* et *rhaeticus*, deux

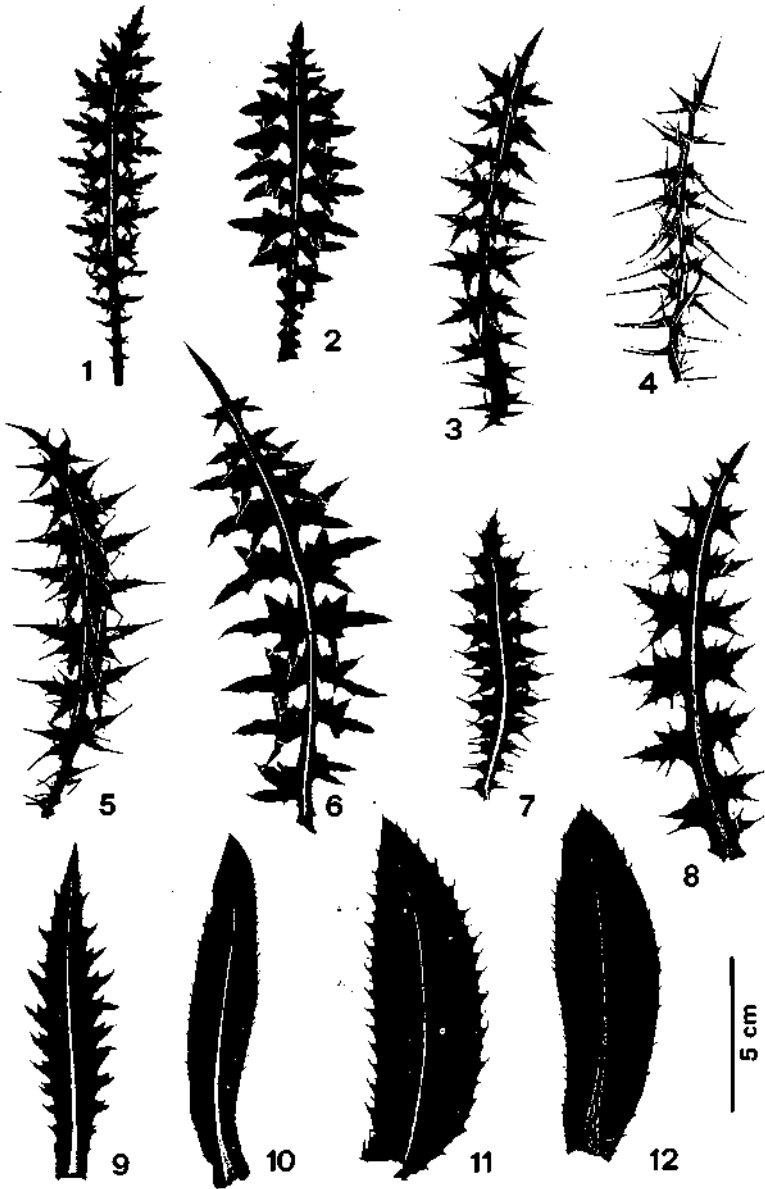


Fig. 4.3. — Forme des feuilles du *Carduus defloratus* L. s.l.

1 - 76-1613 - ssp. *medius*, Les Eaux Chaudes ; 2 - 76-1589 - ssp. *medius*, Portet d'Aspet ; 3 - 76-1614 - ssp. *carlinifolius*, Pourtalet ; 4 - 76-1622 - ssp. *carlinifolius*, Peña de Oroel ; 5 - 78-30 - ssp. *carlinifolius*, Col de Tende ; 6 - 77-308 - intermédiaire ssp. *medius* - *carlinifolius*, Lac de Fabrèges ; 7 - 78-222 - ssp. *rhaeticus*, Göthard ; 8 - 71-115 - ssp. *rhaeticus*, Barbellino ; 9 - 78-221 - ssp. *crassifolius*, Grigna ; 10 - 78-1704 - ssp. *crassifolius*, Val Vestino ; 11 - 77-883 - ssp. *glaucus*, Dolina Bialego ; 12 - 76-606 - ssp. *glaucus*, Klastorisko.

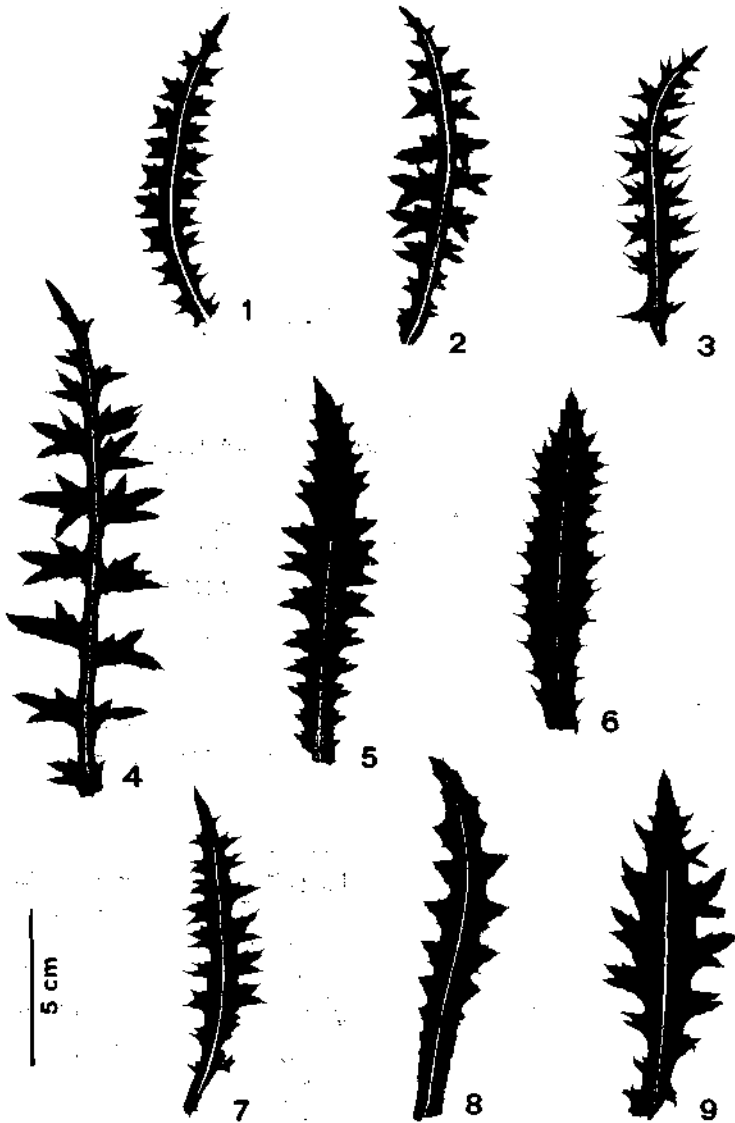


Fig. 4.4. — Forme des feuilles du *C. defloratus* ssp. *defloratus*.

1 - 78-229 - Colle della Maddalena, Alpes occidentales méridionales; 2 - 76-1188 - Pointe de Nyon; Alpes occidentales septentrionales; 3 - 76-1393 - Valgrisanche, Alpes occidentales septentrionales; 4 - 78-1614 - Reculet, Jura occidental méridional; 5 - 78-237 - Chaumont, Jura oriental central; 6 - 77-340 - Stockhorn, Préalpes centrales; 7 - 77-337 - Davos, Alpes centrales orientales; 8 - 75-593 - Vordernberg, Alpes orientales; 9 - 76-260 - Raxalpe, Alpes orientales.

taxons qui possèdent des feuilles très épineuses : les feuilles de *carlinifolius* sont plus découpées et les lobes se recouvrent.

c) Les feuilles de la sous-espèce *crassifolius* sont plus étroitement lancéolées que celles de *glaucus* : ce sont les seuls taxons de ce groupe qui aient des feuilles entières.

d) Dans la sous-espèce *defloratus* (Fig. 4.4), la profondeur des découpures diminue des populations occidentales vers les populations orientales.

e) Il faut noter que toutes ces feuilles proviennent de plantes cultivées au jardin botanique expérimental, ce qui montre que la forme des feuilles est contrôlée génétiquement et que ce caractère peut être utilisé avec une certaine confiance pour la délimitation des taxons infraspécifiques.

La corrélation entre l'indice de découpe foliaire et la longueur des épines est assez mauvaise (0,47). Un graphique établi sur la base de ces deux mesures permet par contre de visualiser la variation de ces caractères entre les populations.

Sur un premier graphique (Fig. 4.5), nous avons fait figurer la provenance géographique au moyen de signes différents pour 6 régions. On voit alors apparaître des groupes de populations avec une répartition géographique propre. Sur un deuxième graphique (Fig. 4.6), ce sont les 6 taxons retenus qui sont figurés par des signes.

L'examen de ces deux graphiques permet de tirer les enseignements suivants :

1) Les populations pyrénéennes forment 2 groupes sur le graphique 4.5, ce qui indique la présence de deux taxons dans cette région : les sous-espèces *medius* et *carlinifolius*, comme le montre le graphique 4.6.

2) Les populations jurassiennes sont bien groupées dans l'angle inférieur gauche du graphique 4.5 ; elles appartiennent toutes à la sous-espèce *defloratus*.

3) Les Tatras sont représentés par des populations à feuilles entières, groupées en haut du graphique 4.5 ; elles se rapportent à la sous-espèce *glaucus*.

4) Le problème des populations alpines est plus complexe ; ces populations se situent au centre du graphique 4.5, où elles sont placées sur une courbe plus ou moins hyperbolique. Une partie des populations des Alpes occidentales ont des épines un peu plus longues et des feuilles plus découpées que les populations des Alpes centrales et orientales.

5) La comparaison entre les figures 4.5 et 4.6 montre que dans les Alpes occidentales on rencontre 2 taxons : les sous-espèces *carlinifolius* et *defloratus*, tandis qu'on en trouve 4 dans les Alpes centrales et orientales : les sous-espèces *defloratus*, *rhaeticus*, *crassifolius* et *glaucus*.

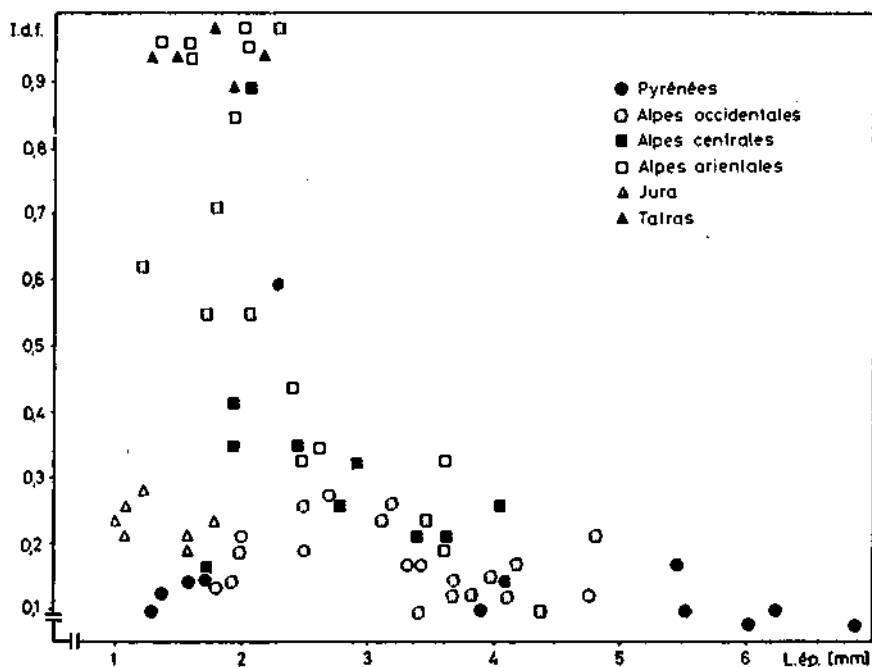


Fig. 4.5. — Corrélation entre la longueur des épines (L. ép.), l'indice de découpe des feuilles (I.d.f.) et la provenance géographique. Chaque signe représente une population du *C. defloratus*.

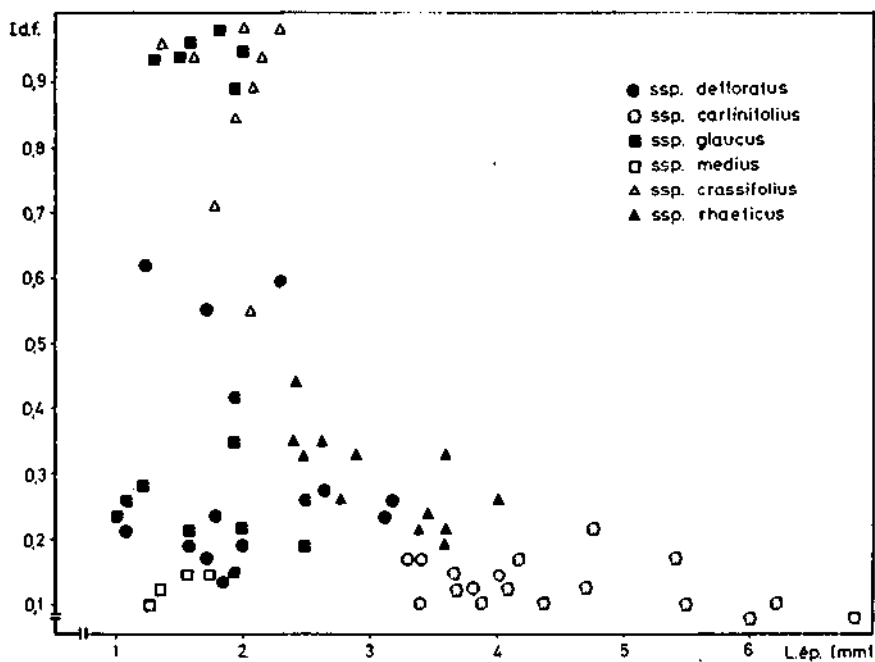
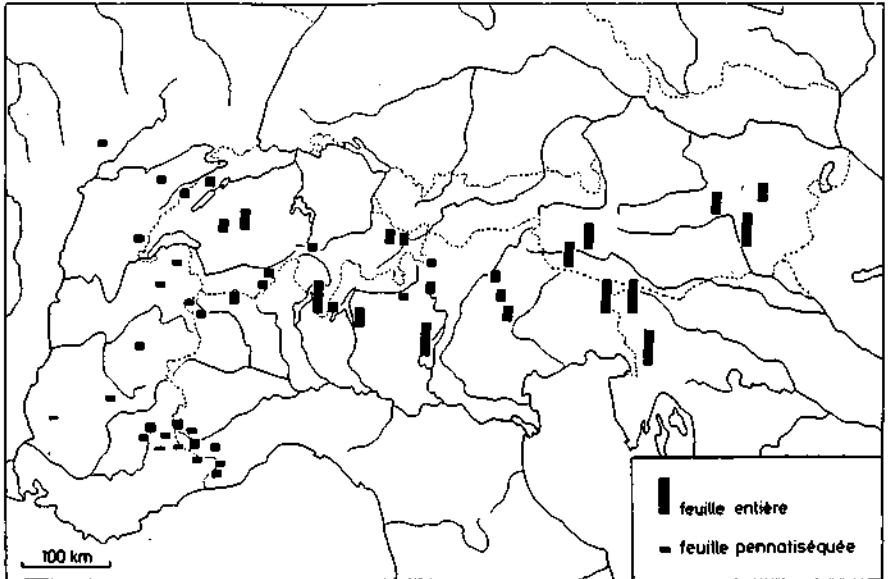


Fig. 4.6. — Corrélation entre la longueur des épines (L. ép.), l'indice de découpe des feuilles (I.d.f.) et les taxons étudiés. Chaque signe représente une population du *C. defloratus*.

6) Cette application sommaire de la méthode géographico-morphologique permet de délimiter des taxons dans le groupe du *C. defloratus*, taxons qui correspondent à des groupes de populations qui ont une répartition propre.



CARTE 4.3. — Répartition de la forme des feuilles dans des populations du *C. defloratus* des Alpes et du Jura.

La Longueur du symbole est proportionnelle à l'indice de découpe des feuilles (I.d.f.).

7) Le choix de 2 caractères est insuffisant pour une délimitation objective des taxons, aussi les analyses numériques nous permettront-elles de comparer un plus grand nombre de caractères et d'éliminer un peu de la subjectivité du choix de caractères privilégiés (voir chapitre 5).

8) La carte 4.3 montre la répartition de l'indice de découpe des feuilles dans les populations alpines. La comparaison de cette carte avec la carte 4.1 (p. 121) est très utile pour observer la corrélation entre la forme des feuilles et la longueur des épines foliaires.

a5) La pilosité des feuilles

La pilosité des plantes du groupe du *C. defloratus* varie d'une population à l'autre, passant d'une glabrescence totale à un indument assez dense qui peut recouvrir la face inférieure et parfois même la face supérieure des feuilles. Cet indument est composé de poils multicellulaires crépus et de longs poils aranéeux, ces derniers particulièrement abondants sur les nervures saillantes à la face inférieure du limbe.

Il y a une bonne corrélation entre la glabrescence et la couleur glauque des feuilles. Les plantes des sous-espèces *glaucus* et *crassifolius* sont entièrement glabres.

Chez les plantes à feuilles vertes, le trichome est plus ou moins important, la variation paraissant géographique. En effet, dans les populations du Jura et des Alpes centrales et orientales de la sous-espèce *defloratus*, la plupart des plantes que nous avons examinées sont glabres ou subglabres. Dans les Alpes occidentales, particulièrement au Val d'Aoste, et dans les Hautes-Alpes françaises, la pilosité des plantes de *defloratus* est abondante.

Chez la sous-espèce *carlinifolius* des Alpes occidentales, la répartition de la pilosité semble plus ou moins aléatoire, en ce sens qu'on peut rencontrer des populations à plantes glabres et d'autres à plantes poilues dans une même région, par exemple la crête des Alpes ligures à l'Est du Col de Tende: les plantes de la population du Colla Melosa sont glabres, tandis que celles du Collardente, voisines, ont un trichome assez abondant. On retrouve cette variabilité du trichome chez la sous-espèce *rhaeticus*, sans que l'on puisse toutefois trouver une corrélation avec la répartition géographique.

Le trichome foliaire, lorsqu'il est présent, s'étend aux ailes et à la tige, au niveau des feuilles caulinaires; le pédoncule floral présente un autre type d'indument qui sera étudié plus loin.

a6) Couleur des feuilles

Suivant la couleur des feuilles, on peut diviser les populations du groupe du *C. defloratus* en deux catégories: celles à feuilles vertes, les plus nombreuses, et celles à feuilles glauques. La couleur vert-glaque, souvent renforcée par un enduit pruineux, caractérise 2 taxons: la sous-espèce *glaucus*, qui lui doit son nom, et la sous-espèce *crassifolius*.

Il existe une bonne corrélation entre la couleur glauque et les feuilles entières ou peu découpées. Ce caractère de couleur n'est cependant pas propre aux deux taxons indiqués ci-dessus: il peut transgresser dans la sous-espèce *rhaeticus* par l'intermédiaire d'une zone d'intergradation avec *crassifolius*. Les plantes épineuses, à feuilles découpées et glauques des Alpes orientales, par exemple de la bordure Sud des Dolomites, sont typiques de cette zone d'intergradation.

On retrouve aussi cette couleur glauque chez des populations à feuilles très découpées des Alpes occidentales, par exemple au Colle Melosa (N° 76) et dans le Dévoluy (N° 6 et 81); on peut se demander quelle est l'origine de ce caractère dans ces populations?

Une hypothèse que nous envisageons, mais qu'il faudrait vérifier sur le terrain, est la présence d'un groupe de populations, appartenant à la sous-espèce *crassifolius*, dans l'Apennin ligure et la partie orientale des Alpes ligures. L'indice le plus sérieux de la présence de ce taxon dans cette région est

constitué par les récoltes de BRIQUET que nous avons pu voir dans l'Herbier BURNAT à Genève (G-BU), et dont la description figure dans la Flore des Alpes-Maritimes (vol. 7, 1931) sous les noms de var. *summanus* et var. *tenuifolius*. Il faudrait encore vérifier si ces individus à feuilles subentières et glauques constituent bien des populations et ne sont pas des mutants isolés.

Il y a aussi une bonne corrélation entre la glabrescence et la couleur glauque des feuilles. Comme on l'a vu ci-dessus, les sous-espèces *glaucus* et *crassifolius* sont glabres. Cette glabrescence se retrouve aussi chez les individus à feuillage glauque des populations des Alpes occidentales (N° 6, 76 et 81) et de la zone d'intergradation entre *rhaeticus* et *crassifolius* dans les Alpes orientales.

b) *Caractères de l'inflorescence*

Nous avons observé 3 types de caractères au niveau de l'inflorescence :

- 1) la longueur du pédoncule non feuillé sous le capitule
- 2) la position du capitule à maturité
- 3) la morphologie des bractées involucrales.

Les mesures biométriques concernant les bractées involucrales sont résumées sur le tableau 4.1.b, p. 116.

b1) *Le pédoncule*

Le pédoncule portant le capitule peut être plus ou moins allongé; en général, lorsqu'il est long, il est nu, c'est-à-dire non feuillé, ou seulement avec quelques bractées.

Lorsque le pédoncule est court, il est en général feuillé presque jusque sous le capitule. Il faut noter qu'il existe tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes.

La longueur du pédoncule est très difficile à mesurer, car les feuilles caulinaires supérieures se transforment insensiblement en bractées, et la limite à partir de laquelle le pédoncule peut être considéré comme non feuillé dépend de la valeur qu'on attribue à ces bractées foliacées. Nous avons arbitrairement choisi une taille limite de 2 cm de long pour la dernière feuille caulinaire, puis nous avons estimé la longueur du pédoncule nu par rapport à la hauteur de la plante. On peut distribuer ces mesures en trois catégories : 1) pédoncule nu inférieur à 1/4 de la hauteur de la plante; 2) pédoncule compris entre 1/4 et 1/2 de la hauteur; 3) pédoncule supérieure à 1/2 hauteur.

Les sous-espèces *glaucus* et *defloratus* présentent des pédoncules allongés, elles rentrent dans la catégorie 3). Chez *carlinifolius*, les pédoncules sont beaucoup plus courts (cat. 1), tandis que les sous-espèces *rhaeticus medius* et *crassifolius* sont plutôt intermédiaires (cat. 2).

Le pédoncule présente toujours un tomentum grisâtre formé de poils aranéux, quelle que soit la pilosité de la partie caulinaire de la plante.

b2) *La position du capitule*

Nous avons choisi un stade de référence pour l'observation de la position du capitule; les différences nous ont semblé les plus frappantes après la floraison, pendant la maturation des akènes.

La position du capitule avant et pendant la floraison présente tous les intermédiaires de dressé à réfléchi. En revanche, à maturité, le capitule prend soit une position penchée ou réfléchi (photos 1, 4, 5 et 6, pl. VI, p. 168), soit dressée (photos 2 et 3, pl. VI,). Les positions intermédiaires, par exemple seulement inclinées, sont beaucoup plus rares (photo 4, pl. IX, p. 171).

Ce caractère se conserve malheureusement très mal en herbier, ce qui explique le peu d'intérêt que lui ont manifesté les taxonomistes travaillant sur du matériel séché.

Ce caractère de position se répartit comme suit dans les divers taxons du groupe du *C. defloratus*:

	<i>position du capitule à maturité</i>		
	<i>penchée</i>	<i>intermédiaire</i>	<i>dressée</i>
<i>ssp. defloratus</i> , Alpes occidentales	+	+	+
<i>ssp. defloratus</i> , Jura	+	-	-
<i>ssp. defloratus</i> , Alpes centrales et orientales	+	-	-
<i>ssp. medius</i>	+	+	+
<i>ssp. carlinifolius</i> , Alpes	-	-	+
<i>ssp. carlinifolius</i> , Pyrénées	-	-	+
<i>ssp. glaucus</i>	+	-	-
<i>ssp. rhaeticus</i>	+	-	-
<i>ssp. crassifolius</i>	+	-	-

L'examen de ce tableau suggère les remarques suivantes:

1) Seule la sous-espèce *carlinifolius* présente toujours des capitules dressés à maturité, aussi bien dans les Alpes qu'aux Pyrénées.

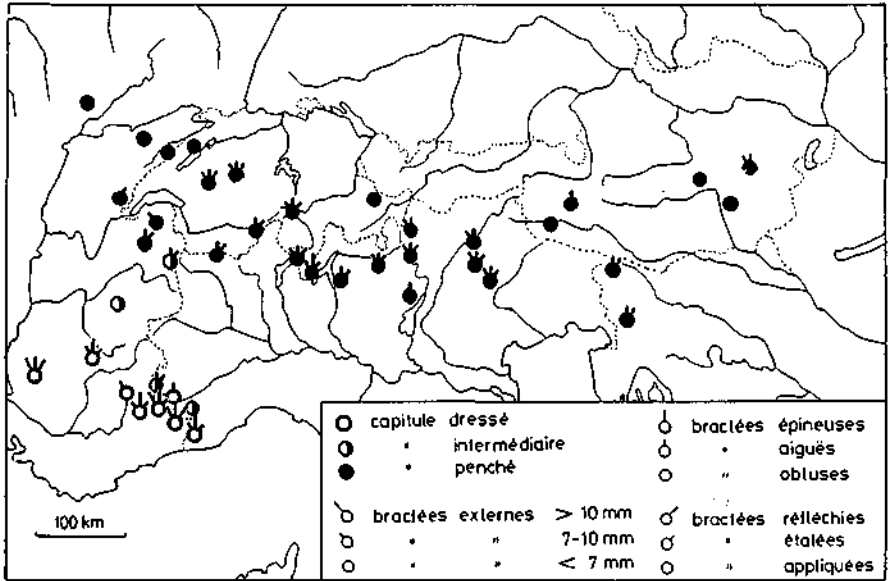
2) Deux taxons, les sous-espèces *medius* des Pyrénées et *defloratus* des Alpes occidentales montrent des états intermédiaires. Les populations de *medius* sont très hétérogènes pour ce caractère. On trouve en effet des plantes à capitule dressé, penché ou seulement incliné, surtout dans la zone d'intergradation avec *carlinifolius*.

On retrouve cette hétérogénéité chez quelques populations de la zone d'intergradation entre *carlinifolius* et *defloratus* dans les Alpes occidentales.

Les populations méridionales de la sous-espèce *defloratus* des Alpes occidentales, par exemple celles de Valdieri ou de Vinadio, ont des capitules dressés. Lorsqu'on se dirige vers le Nord, les plantes de cette sous-espèce ont des capitules de plus en plus penchés, en passant par tous les intermédiaires.

3) Les plantes des sous-espèces *glaucus*, *rhaeticus* et *crassifolius*, ainsi que les populations de *defloratus* du Jura et des Alpes centrales et orientales, sont homogènes pour ce caractère : tous les individus examinés ont des capitules penchés ou réfléchis à maturité.

4) La carte N° 4.4 montre la répartition de ce caractère dans les populations alpines.



CARTE 4.4. — Répartition des caractères de l'inflorescence dans des populations du *C. defloratus* des Alpes et du Jura.

b3) Les bractées involucreales

La morphologie des bractées involucreales joue un grand rôle dans la systématique du genre *Carduus*.

Chez le *Carduus defloratus*, plusieurs observations peuvent être faites au niveau de l'involucre :

- la taille absolue et relative des bractées involucreales
- la position des bractées par rapport à l'axe vertical de la plante
- la forme de l'apex des bractées involucreales.

L'involucre du *C. defloratus* est formé de bractées qui se succèdent de l'extérieur à l'intérieur, et s'arrangent souvent comme les tuiles d'un toit.

Nous avons mesuré les bractées externes et internes, ces dernières représentant la hauteur de l'involucre, ainsi que le rapport entre ces deux mesures (cf. Fig. 4.7, p. 122).

Le Tableau 4.4 donne un aperçu de la variation des bractées dans le groupe du *C. defloratus*.

La taille des bractées internes varie peu d'une population à l'autre (coefficient de variation inf. à 10), beaucoup moins que la grandeur des bractées externes.

Le rapport entre ces deux mesures varie également beaucoup, en fonction de la grande variation de la longueur des bractées externes.

TABLEAU 4.4
Mesures des bractées involucreales du *C. defloratus*.

Taxon	Longueur des bractées internes				
	$\bar{x} \pm 2,6 \text{ sm}$	s	I.V.	CV	n
ssp. defloratus	17,67 \pm 0,19	0,83	16,2-19,6	4,70	135
ssp. medius	18,90 \pm 0,57	1,23	16,9-20,0	6,51	31
ssp. carlinifolius	19,47 \pm 0,36	1,51	16,3-22,0	7,76	118
ssp. rhaeticus	17,58 \pm 0,37	1,14	15,2-19,0	6,48	65
ssp. crassifolius	16,61 \pm 0,54	1,50	14,8-18,9	9,03	52
ssp. glaucus	18,08 \pm 0,44	1,10	16,7-19,6	6,08	42
	Longueur des bractées externes				
ssp. defloratus	6,49 \pm 0,26	1,15	4,7-8,8	17,72	135
ssp. medius	8,74 \pm 1,10	2,35	6,9-12,0	26,89	31
ssp. carlinifolius	10,26 \pm 0,64	2,67	5,0-14,3	26,02	118
ssp. rhaeticus	7,47 \pm 0,43	1,32	5,0-9,4	17,67	65
ssp. crassifolius	5,51 \pm 0,59	1,63	3,8-9,4	29,58	52
ssp. glaucus	5,30 \pm 0,26	0,66	4,4-6,1	12,45	42

On peut constater sur le tableau 4.4 que les taxons orientaux (*crassifolius* et *glaucus*) ont des bractées externes plus courtes que les autres taxons du groupe. Du point de vue morphologique, cela se traduit par un involucre formé des bractées dont la taille croît de l'extérieur à l'intérieur. On retrouve cette morphologie chez les populations jurassiennes et ouest-alpines de *defloratus*, et chez quelques populations alpines de *carlinifolius*.

Les populations pyrénéennes de *carlinifolius*, et dans une moindre mesure la sous-espèce *rhaeticus*, possèdent des bractées externes atteignant ou

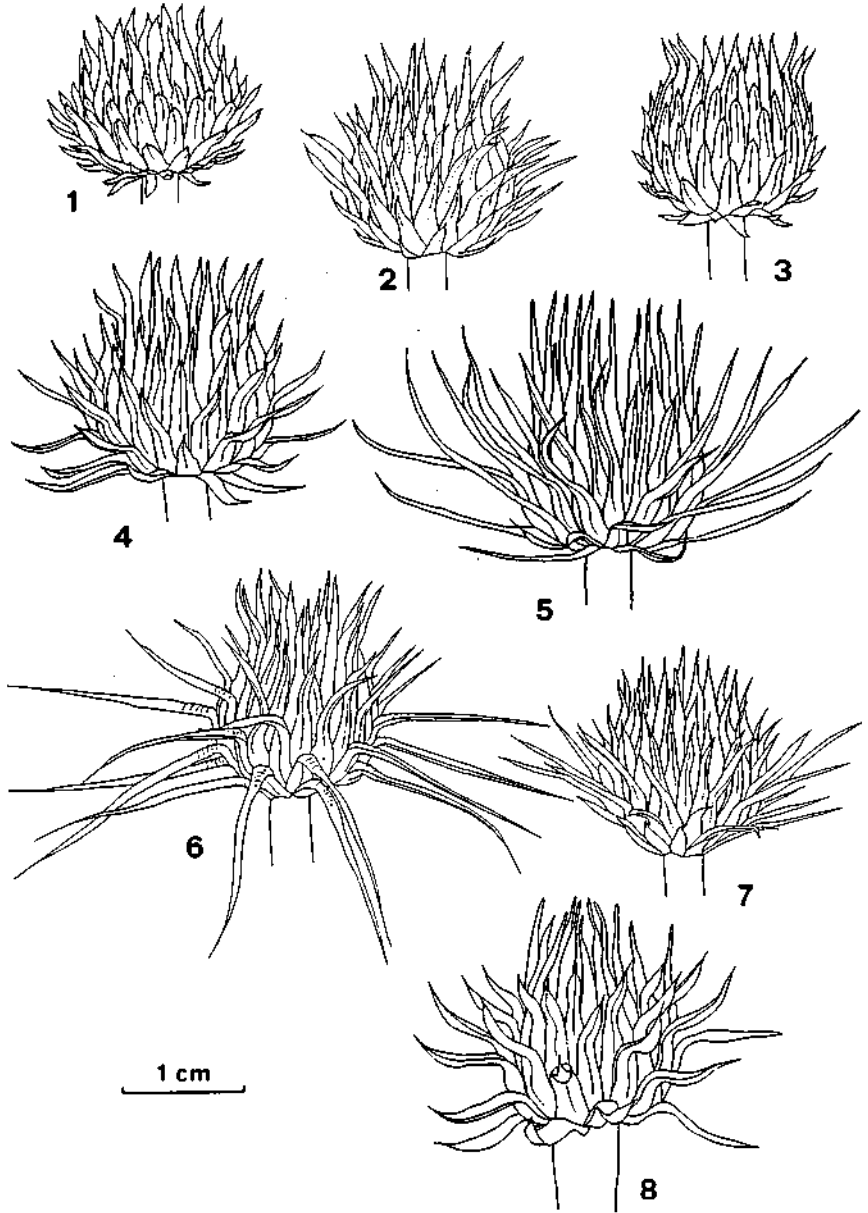


Fig. 4.8. — Forme de l'involucre du *Carduus defloratus* L. s.l. 1 - 78-1614 - ssp. *defloratus*, Reculet; 2 - 78-221 - ssp. *crassifolius*, Grigna; 3 - 78-925 - ssp. *glaucus*, Zapadné Tatry; 4 - 76-1589 - ssp. *medius*, Portet d'Aspet; 5 - 77-309 - ssp. *medius*, Pont de Sebers; 6 - 76-1622 - ssp. *carlinifolius*, Peña de Oroel; 7 - 78-36 - ssp. *carlinifolius*, Collardente; 8 - 79-44 - ssp. *rhaeticus*, Passi di Pordoi.

dépassant la moitié de la hauteur de l'involucre (cf. Fig. 4.8 et pl. VII, (p. 169).

L'aspect morphologique de l'involucre de ces plantes est très différent, plus hérissé, avec parfois les bractées externes plus ou moins réfléchies.

La forme de la pointe des bractées involucreales est en général bien corrélée avec la longueur des bractées externes, c'est-à-dire que les bractées courtes sont plutôt obtuses, les longues, épineuses.

De même, la position des bractées varie suivant la longueur des bractées externes: les bractées courtes sont en général appliquées, les longues, étalées ou parfois réfléchies (pl. VII).

La carte 4.4 montre la variation géographique des caractères de l'inflorescence dans les populations alpines du *C. defloratus*.

On remarque, dans la partie méridionale des Alpes occidentales, un groupe de populations chez lequel la plupart des caractères observés divergent par rapport aux autres populations alpines.

Ce groupe correspond approximativement à la sous-espèce *carlinifolius*.

On retrouve, dans les Alpes centrales et orientales, du Gotthard aux Dolomites, un groupe de populations avec des caractères involucreaux originaux, en particulier des bractées plus longues. Ces populations correspondent à peu près à la sous-espèce *rhaeticus*.

c) *Les caractères floraux*

Les parties suivantes de l'appareil floral de *C. defloratus* ont été observées:

- la corolle
- les étamines
- le style
- le pappus
- l'akène.

Le Tableau 4.5 donne une vue d'ensemble de la biométrie de 75 populations du *C. defloratus* pour ces organes.

On remarque que le coefficient de variation est très inférieur à celui des caractères végétatifs et inflorescentiels.

L'étalement des mesures est aussi beaucoup plus restreint, ce qui indique une plus grande stabilité des caractères floraux.

c1) *La corolle*

La corolle est formée de deux parties: un tube, étroit, et une partie évasée, terminée par 5 lobes, dont un plus grand que les autres (Fig. 4.9, p. 137).

Les différences de longueur de la corolle sont surtout dues à la différence de longueur du tube, les lobes restant de taille assez constante. Ces mesures sont résumées sur le tableau 4.6.

TABLEAU 4.5

Biométrie des fleurs et des fruits du *C. defloratus*.

	Longueur de la corolle	Longueur du tube de la corolle	Longueur des anthères	Longueur du stigmate	Longueur de l'akène	Longueur du pappus
	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)
Intervalle de variation	15,2-20,1	5,9-8,4	6,5-8,3	2,1-3,4	3,6-4,9	10,7-15,5
moyenne \bar{x}	17,30	6,92	7,31	2,67	4,13	12,77
écart-type s	1,10	0,59	0,41	0,23	0,30	1,04
$\bar{x} \pm s$	16,2-18,4	6,3-7,5	6,9-7,7	2,4-3,0	3,8-4,4	11,7-13,8
erreur-type sm	0,05	0,03	0,02	0,01	0,02	0,05
$\bar{x} \pm 2,6 sm$	17,2-17,4	6,84-7,00	7,26-7,36	2,64-2,70	4,09-4,17	12,6-12,9
coefficient de variation	6,36 %	8,53 %	5,61 %	8,61 %	7,26 %	8,14 %
nombre d'individus mesurés	417	417	417	417	394	417

TABLEAU 4.6

Mesures de la corolle du *C. defloratus*.

Taxon	Longueur de la corolle (mm)				
	$\bar{x} \pm 2,6 sm$	s	I.V.	CV	n
ssp. defloratus	16,70 \pm 0,14	0,60	15,5-17,9	3,59	131
ssp. medius	17,64 \pm 0,30	0,63	16,6-18,3	3,57	30
ssp. carlinifolius	18,15 \pm 0,32	1,24	15,7-20,1	6,83	103
ssp. rhaeticus	17,43 \pm 0,19	0,58	16,5-18,5	3,33	63
ssp. crassifolius	16,56 \pm 0,49	1,28	15,2-18,5	7,73	47
ssp. glaucus	17,10 \pm 0,36	0,92	15,8-18,6	5,38	43
	Longueur du tube de la corolle (mm)				
ssp. defloratus	6,69 \pm 0,10	0,46	5,9-7,9	6,88	131
ssp. medius	7,06 \pm 0,18	0,38	6,7-7,6	5,38	30
ssp. carlinifolius	7,37 \pm 0,17	0,66	6,0-8,4	8,96	103
ssp. rhaeticus	6,83 \pm 0,10	0,31	6,1-7,4	4,54	63
ssp. crassifollus	6,46 \pm 0,17	0,45	6,0-7,2	6,97	47
ssp. glaucus	6,90 \pm 0,24	0,60	6,0-7,6	8,70	43

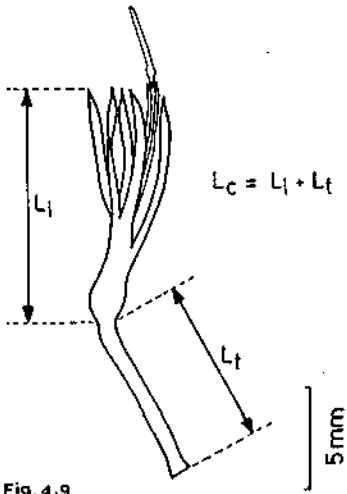


Fig. 4.9

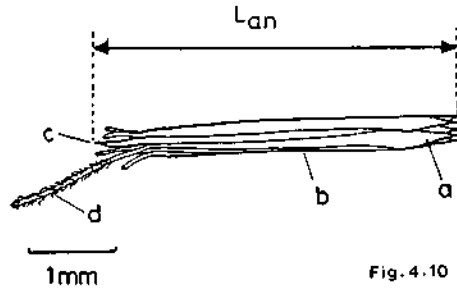


Fig. 4.10

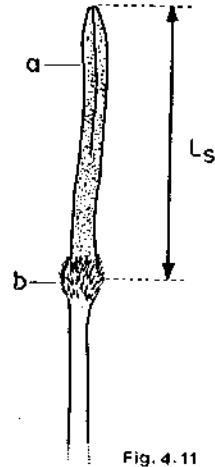


Fig. 4.11

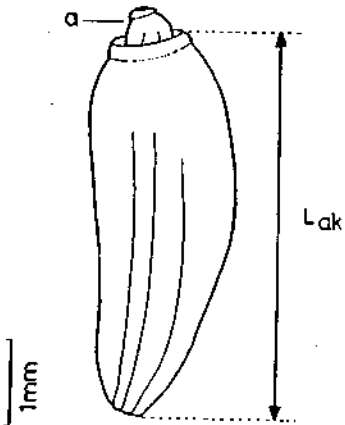


Fig. 4.13

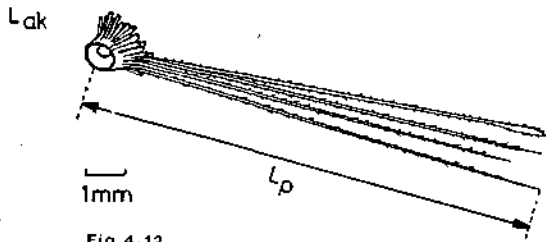


Fig. 4.12

Fig. 4.9. — Mesures de la corolle du *C. defloratus*:

L_l = longueur du limbe, L_t = longueur du tube, L_c = longueur totale de la corolle.

Fig. 4.10. — Étamine du *C. defloratus*:

a: languette scarieuse prolongeant le connectif, b: sacs polliniques, c: appendice basal, d: filet (1 seul des 5 a été dessiné), L_{an} = mesure de la longueur des anthères.

Fig. 4.11. — Partie apicale (= «stigmates») du style du *C. defloratus*:

a: lobes hémisphériques, b: articulation renflée munie de soies. L_s = mesure de la longueur des stigmates.

Fig. 4.12. — Mesure de la longueur du pappus L_p du *C. defloratus*.

Fig. 4.13. — Akène du *C. defloratus*: a: proéminence apicale. L_{ak} = mesure de la longueur de l'akène.

On remarque qu'il y a une nette corrélation entre la longueur du tube et celle de la corolle.

Les différences entre les taxons sont peu significatives et ne permettent pas de donner des limites aussi nettes que celles de KAZMI (1964) qui indique une longueur de 14-16 mm pour la corolle du *C. defloratus* L. sstr. et 16-18 mm pour *C. carlinifolius* Lam.

La carte 4.5 montre que les corolles sont particulièrement longues chez les populations des Alpes sud-occidentales et celles du Tessin aux Dolomites.

c2) Les étamines

Comme dans toute la famille des Composées (= Synanthérées), les cinq étamines sont soudées au niveau des anthères. Les filets restent libres et sont fixés à l'extrémité proximale du tube de la corolle, à l'endroit où il s'évase en cloche. Les anthères, de couleur violette, sont prolongées à la base par des appendices laciniés blanchâtres; la partie distale du connectif est prolongée par une languette scariuse de couleur violette (Fig. 4.10).

Nous avons mesuré la longueur des anthères, y compris les appendices basaux; ces mesures sont résumées sur le tableau 4.7.

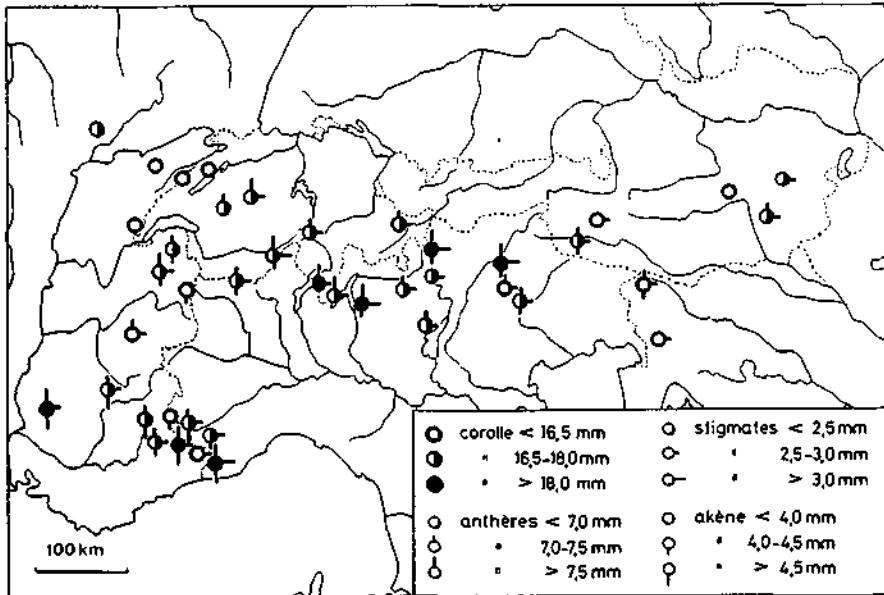
TABLEAU 4.7
Mesures des anthères du *C. defloratus*.

Taxon	Longueur des anthères (mm)				
	$\bar{x} \pm 2,6 \text{ sm}$	s	I.V.	CV	n
ssp. <i>defloratus</i>	7,02 \pm 0,07	0,30	6,5-7,7	4,27	131
ssp. <i>medius</i>	7,40 \pm 0,19	0,41	6,7-7,7	5,54	30
ssp. <i>carlinifolius</i>	7,48 \pm 0,11	0,44	6,8-8,3	5,88	103
ssp. <i>rhaeticus</i>	7,48 \pm 0,09	0,28	7,1-8,0	3,74	63
ssp. <i>crassifolius</i>	7,24 \pm 0,19	0,50	6,7-8,1	6,91	47
ssp. <i>glaucus</i>	7,40 \pm 0,12	0,30	7,1-7,9	4,05	43

Il y a une bonne corrélation entre la longueur des anthères et celle de la corolle (coefficient 0,77), ce que montre la carte 4.5.

c3) Le style

DITTRICH (in HEYWOOD *et al.*, 1977) a montré l'importance de la morphologie du style pour la classification des *Cynareae*.



CARTE 4.5. — Répartition géographique des caractères floraux dans des populations du *C. defloratus* des Alpes et du Jura.

La partie apicale (= «stigmates») est séparée du reste du style par une zone renflée, munie de soies raides. Cette partie apicale est divisée en deux lobes hémicylindriques dans sa partie distale; ces lobes sont finement papilleux à l'extérieur et portent, dans leur partie distale, des papilles stigmatiques sur la face interne (plate). Les détails du fonctionnement de cet organe seront examinés dans le chapitre 7 (3ème article).

Nous avons mesuré la partie située au-dessus de l'articulation renflée, partie que nous nommerons «stigmates» pour simplifier (Fig. 4.11).

Le tableau 4.8 résume ces mesures pour les taxons examinés.

TABLEAU 4.8
Mesures des stigmates du *C. defloratus*.

Taxon	Longueur du "stigmate" (mm)				
	$\bar{x} \pm 2,6 \text{ sm}$	s	I.V.	CV	n
ssp. <i>defloratus</i>	2,52 \pm 0,03	0,14	2,3-2,8	5,56	131
ssp. <i>medius</i>	2,62 \pm 0,10	0,22	2,3-2,8	8,40	30
ssp. <i>carlinifolius</i>	2,70 \pm 0,06	0,25	2,1-3,4	9,26	103
ssp. <i>rhaeticus</i>	2,82 \pm 0,07	0,21	2,5-3,2	7,45	63
ssp. <i>crassifolius</i>	2,77 \pm 0,12	0,31	2,4-3,3	11,19	47
ssp. <i>glaucus</i>	2,68 \pm 0,05	0,13	2,5-2,9	4,85	43

La corrélation entre la longueur de cet organe et celle des autres parties florales est assez mauvaise. La carte 4.5 montre que les populations qui présentent des individus à longs «stigmates» n'ont pas une répartition bien définie.

c4) *Le pappus*

Le calice des Composées est réduit à des soies accrescentes formant une aigrette qui surmonte l'akène et que l'on nomme pappus.

Chez *Carduus*, le pappus est composé de plusieurs rangs de soies raides, blanchâtres, liées à la base en un anneau lâchement fixé au péricarpe de la partie apicale de l'akène (Fig. 4.12, p. 137).

Le tableau 4.9 résume les mesures de longueur du pappus.

TABLEAU 4.9
Mesures du pappus du *C. defloratus*.

Taxon	Longueur du pappus (mm)				
	$\bar{x} \pm 2,6 \text{ sm}$	s	I, V.	CV	n
ssp. <i>defloratus</i>	12,24 \pm 0,14	0,60	11,1-13,8	4,90	131
ssp. <i>medius</i>	13,04 \pm 0,28	0,59	12,4-13,8	4,52	30
ssp. <i>carlinifolius</i>	13,71 \pm 0,29	1,12	11,5-15,5	8,17	103
ssp. <i>rhaeticus</i>	12,78 \pm 0,16	0,50	12,0-13,5	3,91	63
ssp. <i>crassifolius</i>	11,98 \pm 0,40	1,06	10,7-13,5	8,85	47
ssp. <i>glauca</i>	12,42 \pm 0,29	0,72	11,5-13,5	5,80	43

Le pappus est rapidement caduc; il se sépare de l'akène dès que celui-ci touche le sol, après un transport aérien plus ou moins long. Comme le remarque MANGENOT (1973), p. 206), l'akène surmonté du pappus est un fruit anémochore et que «dans cette famille (les Composées), et dans d'autres (p. ex. Valerianacées), très évoluées aussi, le fruit a complètement pris le relais de la graine, qui n'existe plus en tant qu'organe indépendant».

On peut penser que l'efficacité de la dispersion des akènes de *Carduus* dépend de deux facteurs: le poids de l'akène et la longueur des soies du pappus. Nous n'avons pas mesuré systématiquement le poids de l'akène, mais sa longueur représente certainement une bonne composante de son poids.

La corrélation entre la longueur du pappus et celle de l'akène n'est pas très bonne (coefficient 0,59); si l'on compare la longueur du pappus à celle de la corolle, le coefficient de corrélation est nettement meilleur (0,91).

L'hypothèse de l'efficacité du transport par le vent doit être écartée, puisqu'il semble que la longueur du pappus varie avec celle de la corolle et non avec celle de l'akène (ces deux dernières longueurs sont également mal corrélées : 0,46).

c5) *L'akène*

La morphologie de l'akène de *Carduus defloratus* donne lieu à plusieurs observations. FRANCO (1976) a retenu la forme de la proéminence apicale comme critère distinctif entre les taxons de ce groupe. L'examen de cette partie apicale nous a montré une structure assez uniforme d'une population à l'autre, mais une forme qui pouvait varier selon l'état de dessiccation de l'akène. Il faudrait donc examiner cette partie sur des akènes ayant un même état de dessiccation, ce qui est difficile à estimer. Une solution consiste à réhydrater les akènes pendant 24 h avant l'observation. Dans ce cas, on remarque que la proéminence apicale est cylindro-conique, lisse, et peut varier quelque peu de longueur d'une population à l'autre.

La longueur des akènes nous est apparue comme un critère plus intéressant. Nous avons mesuré cet organe sans tenir compte de la proéminence apicale (Fig. 4.13).

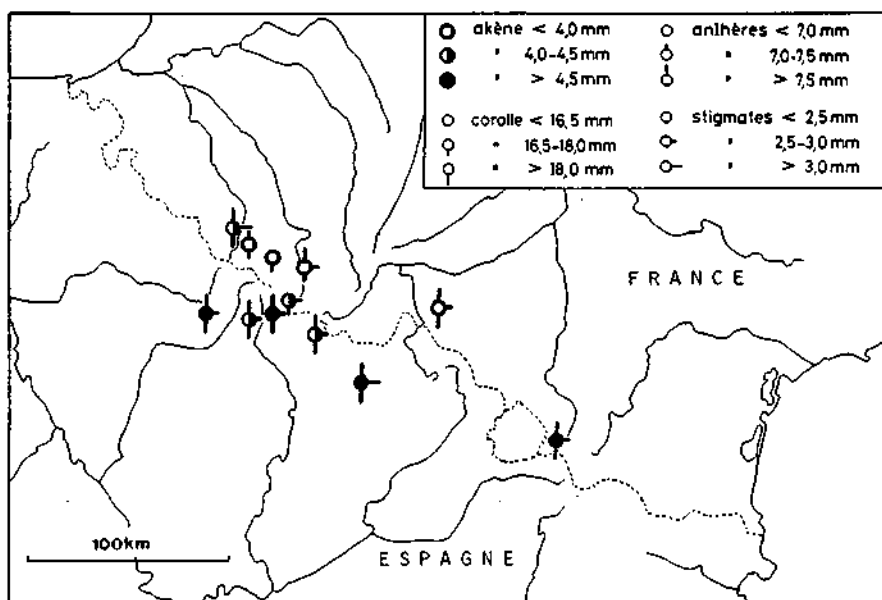
Les mesures figurent sur le tableau 4.10.

TABLEAU 4.10
Mesures des akènes du *C. defloratus*.

Taxon	Longueur de l'akène (mm)				
	$\bar{x} \pm 2,6 \text{ sm}$	s	I.V.	CV	n
ssp. <i>defloratus</i>	3,99 \pm 0,06	0,27	3,6-4,8	6,77	118
ssp. <i>medius</i>	3,94 \pm 0,07	0,15	3,8-4,1	3,81	28
ssp. <i>carlinifolius</i>	4,46 \pm 0,05	0,22	3,9-4,9	4,93	124
ssp. <i>rhaeticus</i>	4,04 \pm 0,08	0,23	3,6-4,4	5,69	50
ssp. <i>crassifolius</i>	4,00 \pm 0,08	0,21	3,7-4,3	5,25	47
ssp. <i>glaucus</i>	4,05 \pm 0,09	0,18	3,9-4,3	4,44	27

L'amplitude de variation est assez semblable d'un taxon à l'autre, bien qu'elle soit plus grande chez *defloratus* et *carlinifolius*.

Aux Pyrénées, la longueur de l'akène est très différente pour les deux taxons en présence : 3, 8-4, 1 mm pour *medius*, 4, 1-5, 0 pour *carlinifolius* (voir carte 4.6).



CARTE 4.6 — Répartition des caractères floraux dans des populations pyrénéennes.

Dans les Alpes, on remarquera que les populations de la partie sud-occidentale ont tendance à avoir des akènes plus longs que les autres populations alpines (carte 4.5).

Quelques comparaisons biométriques

Comme on l'a vu au cours de cette étude morphologique, certains taxons diffèrent suffisamment pour qu'il ne soit pas nécessaire d'effectuer de tests statistiques.

Les différences entre *medius* et *carlinifolius* aux Pyrénées, ou entre *defloratus* et *crassifolius* dans les Alpes nous semblent significatives.

Il est cependant difficile, sur la seule base de mesures biométriques, de séparer certains taxons. Les tableaux 4.11 à 4.13 représentent des comparaisons biométriques entre des taxons morphologiquement assez semblables.

1) Il est intéressant de comparer deux groupes de populations, géographiquement éloignées, mais qu'on attribue généralement au même taxon.

C'est le cas des topodèmes pyrénéens et alpiens de la sous-espèce *carlinifolius*.

Le tableau 4.11 montre que trois caractères diffèrent statistiquement : le pappus, la corolle et les bractées internes. Ces trois organes sont plus longs chez les plantes pyrénéennes.

TABLEAU 4.11

Comparaison biométrique entre les topodèmes alpiens et pyrénéens
du *C. defloratus* ssp. *carlinifolius*.

Variables	PYRENEES				ALPES				Test t
	\bar{x}	s	CV	n	\bar{x}	s	CV	n	
Long. akène	4,50	0,14	3,11	47	4,44	0,25	5,63	77	0,5567
Long. pappus	<u>14,86</u>	0,54	3,63	39	<u>13,14</u>	0,86	6,54	64	4,8031
Long. corolle	<u>19,39</u>	0,45	2,32	39	<u>17,53</u>	1,01	5,76	64	4,5929
L. tube corolle	<u>8,04</u>	0,19	2,36	39	<u>7,04</u>	0,54	7,67	64	4,7128
Long. anthères	7,64	0,34	4,45	39	7,40	0,47	6,35	64	1,2194
Long. stigmates	2,74	0,16	5,34	39	2,69	0,29	10,78	64	0,4843
Long. épines	<u>5,40</u>	1,09	20,19	32	<u>3,94</u>	0,51	12,94	72	4,2235
Indice découp. F	0,10	0,03	27,50	48	0,13	0,03	23,08	70	1,9854
L. bractées int.	<u>20,74</u>	1,05	5,06	48	<u>18,84</u>	1,31	6,95	70	3,3388
L. bractées ext.	<u>12,60</u>	1,60	12,71	48	<u>9,09</u>	2,32	25,52	70	3,5587
Rapport bractées	0,61	0,07	11,48	48	0,48	0,12	25,00	70	2,5315

Le test de comparaison des moyennes est encore significatif pour la longueur des bractées externes et des épines, mais le coefficient de variation de ces caractères est très élevé, si bien que nous considérons ces différences comme moins significatives que les précédentes.

Les mesures de longueur sont exprimées en mm.

Le test t de la comparaison des moyennes est significatif si $t > 2,6$.

Les valeurs soulignées en trait continu sont les plus significativement différentes, celles soulignées en trait interrompu sont moins significatives.

2) Dans les Alpes, deux groupes de populations présentent une ressemblance suffisante pour que plusieurs botanistes les aient réunis dans un même taxon: *carlinifolius*. Il s'agit des populations des Alpes centrales et orientales, du Valais aux Dolomites, d'une part, et de celles des Alpes sud-occidentales, d'autre part. Nous avons réuni le premier groupe de populations sous le nom de *rhaeticus*, et gardé *carlinifolius* pour le deuxième groupe.

Un coup d'œil au tableau 4.12 permet de se rendre compte de la faible importance des différences biométriques existant entre ces deux groupes de populations.

Seules les différences de longueur d'akène et d'indice de découpeure des feuilles sont statistiquement significatives, malgré un coefficient de variation assez élevé pour ce dernier caractère.

TABLEAU 4.12

Comparaison biométrique entre les sous-espèces *rhaeticus* et *carlinifolius*.

Variables	<u>ssp. rhaeticus</u>				<u>ssp. carlinifolius</u> (Alpes)				Test t
	\bar{x}	s	CV	n	\bar{x}	s	CV	n	
Long. akène	4,04	0,23	5,69	50	4,44	0,25	5,63	77	4,2476
Long. pappus	12,78	0,50	3,91	63	13,14	0,86	6,54	64	1,2457
Long. corolle	17,43	0,58	3,33	63	17,53	1,01	5,76	64	0,3131
L. tube corolle	6,83	0,31	4,51	63	7,04	0,54	7,67	64	1,1885
Long. anthères	7,48	0,28	3,74	63	7,40	0,47	6,35	64	0,5383
Long. stigmates	2,82	0,21	7,45	63	2,69	0,29	10,78	64	1,3082
Long. épines	3,10	0,57	18,39	83	3,94	0,51	12,94	72	3,9745
Indice découp. F	0,28	0,07	25,00	65	0,13	0,03	23,08	70	6,7900
L. bractées int.	17,58	1,14	6,48	65	18,84	1,31	6,95	70	2,5981
L. bractées ext.	7,47	1,32	17,67	65	9,09	2,32	25,52	70	2,1445
Rapport bractées	0,42	0,06	14,29	65	0,48	0,12	25,00	70	1,5112

Les épines semblent plus longues chez *carlinifolius*, mais là encore, le coefficient de variation est particulièrement élevé.

Si les caractères quantitatifs ne permettent pas de séparer nettement ces deux groupes de populations, on a vu plus haut que certains caractères qualitatifs, tels que la position du capitule à maturité ou le port, permettent de faire une distinction.

3) La comparaison entre les sous-espèces *glaucus* des Tatras et *crassifolius* des Alpes montre que les caractères quantitatifs considérés ne suffisent pas à différencier ces deux taxons à l'aspect très semblable (tableau 4.13).

Là également, ce sont des caractères qualitatifs qui permettent une distinction (port, importance de la partie nue du pédoncule...).

Remarques générales sur la variation morphologique

Comme on l'a vu au cours de ce chapitre, le fait le plus intéressant est constitué par la variation géographique des caractères morphologiques. Cette variation permet de regrouper les populations de façon géographique et morphologique. A ces groupes de populations, qui ont valeur de races géographiques, nous avons assigné le rang de sous-espèce.

Une comparaison entre la plupart des caractères observés et les populations étudiées, grâce à l'analyse numérique (voir chap. 5), nous permettra de vérifier l'homogénéité des taxons retenus et la valeur des caractères morphologiques.

TABLEAU 4.13

Comparaison biométrique entre les sous-espèces *glaucus* et *crassifolius*.

Variables	<i>ssp. glaucus</i>				<i>ssp. crassifolius</i>				Test t
	\bar{x}	s	CV	n	\bar{x}	s	CV	n	
Long. akène	4,05	0,18	4,44	27	4,00	0,21	5,25	47	0,4862
Long. pappus	12,42	0,72	5,80	43	11,98	1,06	8,85	47	0,8806
Long. corolle	17,10	0,92	5,38	43	16,56	1,28	7,73	47	0,8918
L. tube corolle	6,90	0,60	8,70	43	6,46	0,45	6,97	47	1,6484
Long. anthères	7,40	0,30	4,05	43	7,24	0,50	6,91	47	0,6838
Long. stigmates	2,68	0,13	4,85	43	2,77	0,31	11,19	47	0,6190
Long. épines	1,70	0,29	17,06	55	1,92	0,28	14,58	38	1,4797
Indice découp. F	0,93	0,03	3,23	42	0,86	0,14	16,28	52	1,2707
L. bractées int.	18,08	1,10	6,08	42	16,61	1,50	9,03	52	2,0534
L. bractées ext.	5,30	0,66	12,45	42	5,51	1,63	29,58	52	0,2982
Rapport bractées	0,29	0,04	13,79	42	0,33	0,07	21,21	52	1,1021

TABLEAU 4.14

Coefficients de corrélation entre les mesures biométriques du *C. defloratus*.

Les valeurs supérieures à 0,50 sont hautement significatives.

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
1. Longueur de l'akène										
2. Longueur des épines	0,64									
3. Longueur de la corolle	0,46	0,62								
4. Longueur du pappus	0,59	0,69	0,91							
5. Longueur des stigmates	0,12	0,32	0,47	0,37						
6. Longueur des anthères	0,32	0,43	0,77	0,68	0,65					
7. Indice de découp. des f.	-0,34	-0,47	-0,36	-0,42	-0,11	-0,10				
8. Longueur des bractées int.	0,52	0,55	0,73	0,76	0,22	0,51	0,39			
9. Longueur des bractées ext.	0,45	0,68	0,60	0,68	0,10	0,33	0,52	0,73		
10. Bractées ext./Bractées int.	0,37	0,63	0,49	0,57	0,06	0,24	0,52	0,57	0,97	

L'examen des caractères floraux et végétatifs nous montre que ces derniers sont plus variables, mais aussi plus discriminants. La comparaison entre les figures 4.14 et 4.15 prouve bien ce résultat. Il s'établit donc immanquablement une hiérarchie des caractères, hiérarchie que tous les auteurs qui ont étudié ce groupe de plantes avaient constatée. Ce sont en effet les caractères

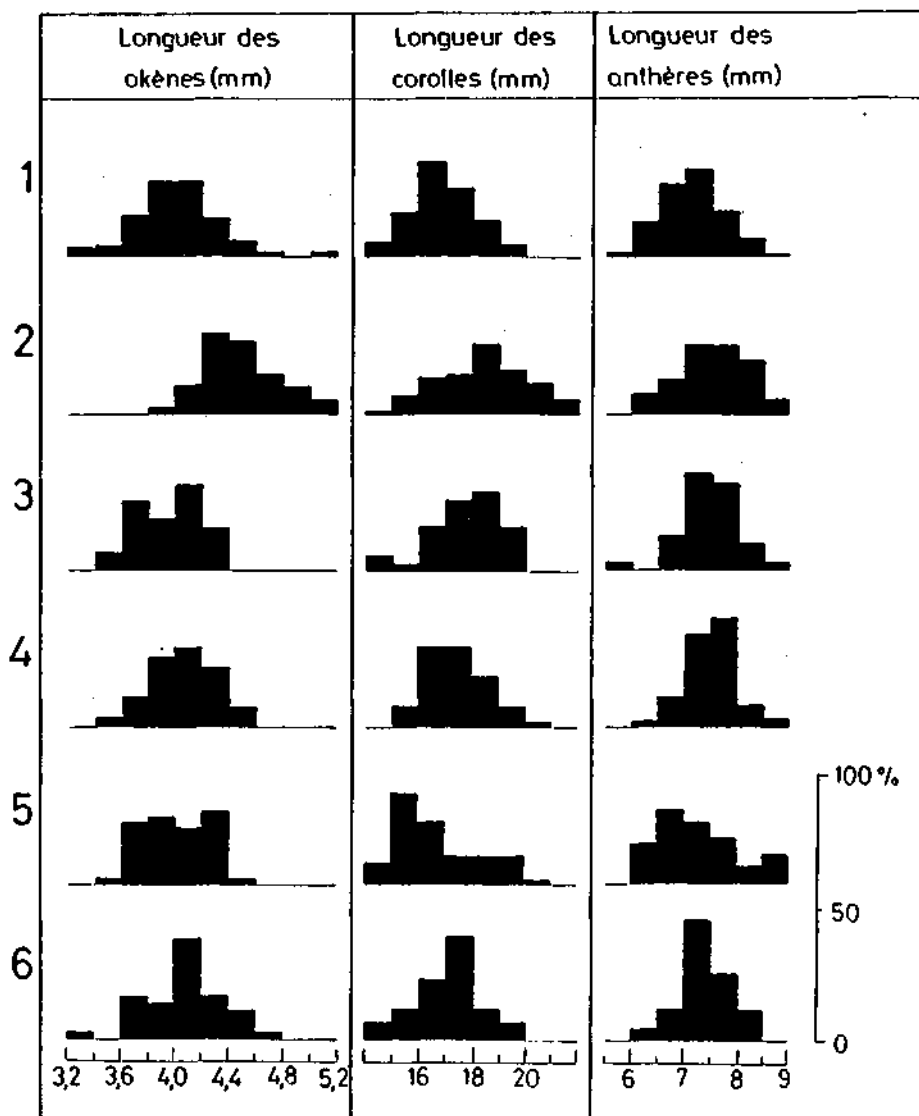


Fig. 4.14. — Histogrammes de 3 caractères floraux du *C. defloratus*:

1: ssp. *defloratus*; 2: ssp. *carlinifolius*; 3: ssp. *medius*; 4: ssp. *rhaeticus*; 5: ssp. *crassifolius*; 6: ssp. *glaucus*.

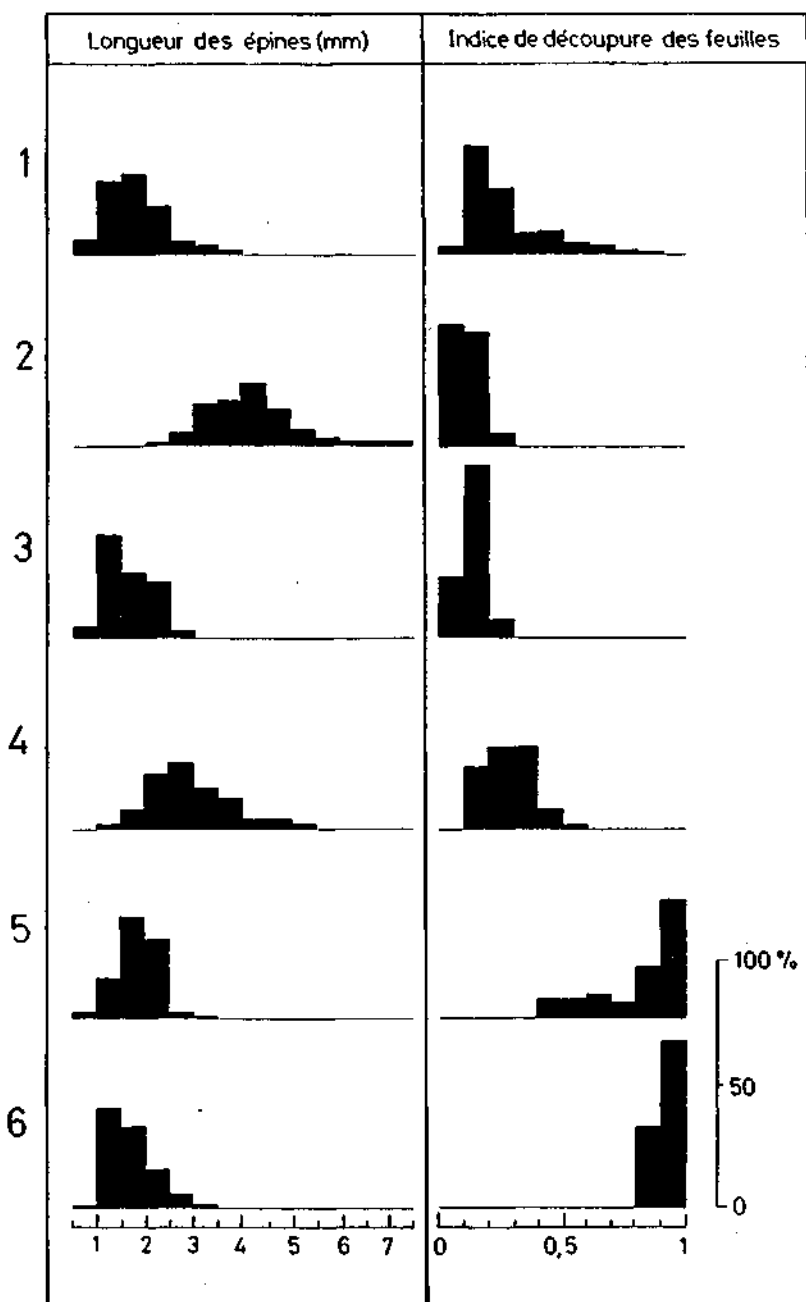


Fig. 4.15. — Histogrammes de 2 caractères végétatifs du *C. defloratus*:
 1: ssp. *defloratus*; 2: ssp. *carlinifolius*; 3: ssp. *medius*; 4: ssp. *rhaeticus*; 5: ssp. *crassifolius*; 6: ssp. *glaucus*.

foliaires qui jouent le rôle le plus important dans la taxonomie du groupe du *C. defloratus*. Mais on a vu que les caractères de l'inflorescence ne sont pas à négliger.

L'analyse numérique nous fournira des renseignements supplémentaires sur les caractères les plus déterminants pour la délimitation des taxons de ce groupe.

III. Bref aperçu sur la morphologie de quelques autres taxons de la sous-section *deflorati* Kazmi

Faute de temps et de matériel en culture, nous n'avons pas analysé la variation morphologique des taxons des séries *candicans* et *nigrescentes*, séries classées par KAZMI (1964), avec le groupe du *C. defloratus*, dans la sous-section *deflorati*.

La plupart des espèces de ces deux séries sont différenciées du *C. defloratus* par les caractères des feuilles, des fleurs ou des capitules.

Dans la série *nigrescentes*, le *C. nigrescens* (photos 3 et 4, planche VIII) (p. 170) est caractérisé par des bractées involucreales toujours recourbées vers leur milieu et à pointe épineuse. Le capitule de cette espèce est plus grand que celui du *C. defloratus* et il paraît être toujours dressé à maturité. La corolle est plus longue (20-26mm), de même que les bractées internes.

Le *C. vivariensis*, voisin du *C. nigrescens*, possède des bractées involucreales peu ou pas recourbées et des fleurs un peu moins longues. Ces deux taxons, assez voisins et difficiles à distinguer, dont l'aire de répartition s'étend des Alpes occidentales à l'Espagne, mériteraient d'être étudiés plus attentivement pour savoir s'il s'agit d'une espèce variable ou de deux espèces distinctes.

La série *candicans* regroupe des espèces plutôt orientales, telles que les *C. candicans*, *C. kernerii* ou *C. carduelis*. Dans cette série, pour autant que nous puissions en juger, le hiatus morphologique entre les espèces semble assez net; de même, nous avons montré (voir tableau 3.11, chap. 3, p. 70) que les nombres chromosomiques sont différents pour chacune de ces espèces et plus ou moins fixés.

Chez le *C. candicans* (photo 1, planche VIII), les capitules sont de taille assez petite, avec des bractées involucreales courtes, excepté les bractées internes, plus longues et filiformes, qui dépassent assez longuement les fleurs du capitule au stade précédant l'anthèse.

Le *C. kernerii* (photo 5, pl. VIII) et le *C. carduelis* (photo 6, pl. VIII) sont les espèces de cette série qui se rapprochent le plus du *C. defloratus*.

Les bractées involucreales semblent un peu plus étroites et jamais épineuses. Les différences sont plus nettes au niveau des feuilles, qui sont, chez ces deux espèces, en général profondément pennatilobées ou pennatifides, peu épineuses, avec des segments allongés et arrondis aux extrémités, alors que ces segments sont triangulaires chez le *C. defloratus*.

CHAPITRE 5

APPLICATION DES MÉTHODES DE TAXONOMIE NUMÉRIQUE À L'ÉTUDE DU *CARDUUS DEFLORATUS* L. s.l.

I. Introduction

Nous avons vu, au chapitre 4, ce que l'étude morphologique pouvait apporter à la systématique de ce groupe de plantes et à la validité de certains des taxons retenus. Mais, seule l'intégration de tous les caractères observés est en mesure de confirmer nos vues taxonomiques.

Le botaniste qui a travaillé longuement sur un groupe taxonomique acquiert une certaine habitude qui lui fait intégrer les caractères de façon intuitive. De plus, il établit une hiérarchie entre ces caractères, ce qui implique un choix subjectif.

Pour éliminer cette part de subjectivité, des méthodes numériques ont été mises au point. Ces méthodes ont pris un essor important avec le perfectionnement des ordinateurs, qui sont capables de traiter une grande masse de données en un temps très court.

Parmi plusieurs méthodes de taxonomie numérique, nous avons choisi l'analyse en composantes principales et l'analyse factorielle des correspondances. Cette dernière méthode semble la mieux adaptée aux problèmes taxonomiques. Les principaux travaux où cette méthode a été utilisée avec succès sont ceux de BLAISE (1969), BRUNERYE *et al.* (1969), LEFÈVRE *et al.* (1972), GARDOU (1972), COUDERC (1975), BILDE *et al.* (1977), GEORGIADIS (1980), etc.

Pour réaliser ces analyses, nous avons bénéficié de la précieuse collaboration de Mme J. MORET, assistante au Centre de Calcul de l'Université de Neuchâtel, qui a travaillé sur des programmes d'analyses mis au point par le Professeur A. STROHMEIER, de l'Université de Neuchâtel.

II. Méthodes

1) Analyse en composantes principales

Cette méthode d'analyse s'applique avant tout à des données continues, par exemple à des mesures de longueurs ou à des rapports. Pour que les données soient comparables, on utilise des variables réduites: on soustrait à chaque donnée la valeur moyenne de la variable et on divise par l'écart-type de cette variable. Ainsi, l'écart-type entre les variables est ramené à une unité.

Sur la base de la matrice des données réduites, on mesure la ressemblance entre 2 observations par la distance euclidienne (somme des carrés des différences entre ces deux observations).

Dans notre cas, nous avons 75 observations (les populations) et 10 variables (les caractères). Si l'on veut représenter, dans l'espace, les popu-

lations en fonction des caractères, on obtient un nuage de 75 points dans un espace à 10 dimensions. Cette représentation spatiale n'est pas directement observable, il faut donc la ramener dans un espace à 2 dimensions, c'est-à-dire dans un plan.

À partir de ce nuage de points, l'ordinateur détermine la droite la plus longue sur laquelle les projections des points sont les plus étalées: c'est l'axe principal N° 1, ou la première composante principale. Les axes suivants, orthogonaux entre eux, sont déterminés de la même façon.

Chacun de ces axes représente un peu moins d'information que le précédent; en général, les axes N° 1 et N° 2 représentent environ le 60% de l'information globale, ce qui est suffisant pour une bonne représentation plane du nuage spatial de points. On fait parfois intervenir l'axe N° 3, qui peut représenter environ le 10% de l'information.

Les caractères peuvent être projetés sur les mêmes plans, ce qui permet de voir quels caractères jouent le plus grand rôle dans la répartition des populations. Ces caractères se trouvent sur une sphère de rayon 1, centrée sur l'origine des axes principaux. Plus la projection des caractères est proche de ce cercle (projection de la sphère dans le plan), plus ces caractères sont significatifs dans le plan considéré.

Au contraire, plus ils sont projetés à l'intérieur du cercle, plus ils se trouvent sur une partie de la sphère éloignée de ce plan; ils sont donc moins importants dans le plan considéré, mais jouent un rôle sur d'autres axes.

2) Analyse factorielle des correspondances

Cette méthode, dérivée de la précédente, en diffère sur deux points: elle s'applique à un tableau de fréquences et elle utilise la distance du χ^2 (somme des carrés des différences des rapports entre les valeurs observées et les valeurs calculées).

La détermination des axes se fait comme pour l'analyse en composantes principales, mais dans ce cas, l'espace des populations et l'espace des caractères peuvent être représentés selon les mêmes coordonnées.

Pour la clarté des diagrammes d'analyses, nous avons séparé ces deux projections (le nombre de caractères utilisés est en général plus élevé que pour l'analyse en composantes principales). Puisque les coordonnées sont les mêmes, il est clair que le diagramme des caractères est superposable à celui des populations.

Dans cette analyse factorielle des correspondances, en plus des caractères quantitatifs utilisés précédemment, nous avons fait intervenir des caractères qualitatifs (voir liste ci-dessous).

Pour que ces deux types de caractères soient comparables, nous avons dû utiliser le même codage des données. Cela nous a contraint à distribuer les

mesures biométriques en 3 classes, ce qui revient à considérer 3 états pour chaque caractère. On verra plus loin que la perte d'information n'est pas très importante.

La première classe ou le premier état est codé 2.0, la deuxième classe est codée 1.1 et la troisième, 0.2 (mise sous forme disjonctive des données). Cette méthode de codage permet d'attribuer autant de poids à l'état 1 qu'à l'état 3; elle permet également de mettre les populations sur un pied d'égalité, puisque la somme de chaque ligne de la matrice des données est identique.

Les classes, ou états, 1 et 3 sont reportées sur les diagrammes des caractères sous forme qualitative (grand, petit, long, court, etc.). L'état 2, ou classe intermédiaire, n'est pas représenté sur les diagrammes.

La comparaison des diagrammes des populations et des caractères nous renseigne sur les contributions des caractères à la répartition des populations dans le plan considéré. De plus, la proximité de deux caractères sur la projection peut indiquer une corrélation entre ces caractères.

LISTE DES CARACTÈRES RETENUS POUR L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

1. Longueur de l'akène, codée 2.0 pour $< 4,0$ mm (akènes petits) et 0.2 pour $> 4,5$ mm (akènes grands).
2. Longueur des épines, codée 2.0 pour $< 2,5$ mm (épines courtes) et 0.2 pour $> 3,5$ mm (épines longues).
3. Longueur de la corolle, codée 2.0 pour $< 16,5$ mm (corolles courtes) et 0.2 pour $> 18,0$ mm (corolles longues).
4. Longueur du pappus, codée 2.0 pour < 12 mm (pappus court) et 0.2 pour > 14 mm (pappus long).
5. Longueur des stigmates, codée 2.0 pour $< 2,5$ mm (stigmates courts) et 0.2 pour $> 3,0$ mm (stigmates longs).
6. Longueur des anthères, codée 2.0 pour $< 7,0$ mm (anthères courtes) et 0.2 pour $> 7,5$ mm (anthères longues).
7. Indice de découpeure des feuilles, codé 2.0 pour $< 0,20$ (feuilles pennatiséquées) et 0.2 pour $> 0,80$ (feuilles entières).
8. Hauteur de l'involucre, codée 2.0 pour $< 17,0$ mm (involucre petit) et 0.2 pour $> 19,5$ mm (involucre grand).
9. Longueur des bractées externes, codée 2.0 pour $< 7,0$ mm (bractées ext. courtes) et 0.2 pour $> 10,5$ mm (bractées ext. longues).
10. Longueur du pédoncule non feuillé, codée 2.0 pour $< 1/4$ de la hauteur de la plante (pédoncule feuillé) et 0.2 pour $> 1/2$ hauteur (pédoncule nu).
11. Port de la plante, codé 2.0 pour port ascendant et 0.2 pour port dressé.
12. Couleur des feuilles, codée 2.0 pour feuilles glauques et 0.2 pour feuilles vertes.

13. Pilosité de la face supérieure des feuilles, codée 2.0 pour feuilles poilues sup. et 0.2 pour feuilles glabres sup.

14. Pilosité de la face inférieure des feuilles, codée 2.0 pour feuilles poilues inf. et 0.2 pour feuilles glabres inf.

15. Couleur des épines foliaires, codée 2.0 pour épines rougeâtres et 0.2 pour épines jaunâtres.

16. Position du capitule à maturité, codée 2.0 pour capitules penchés et 0.2 pour capitules dressés.

17. Position des bractées involucales, codée 2.0 pour bractées appliquées et 0.2 pour bractées réfléchies.

18. Forme de la pointe des bractées involucales, codée 2.0 pour bractées épineuses et 0.2 pour bractées obtuses.

19-22. Nombres chromosomiques :

19. $2n = 18$, codé 2 si c'est le seul nombre dans la population, 1 lorsqu'il existe un autre nombre pair dans la population et 0 en cas d'absence.

20. $2n = 20$, *idem*,

21. $2n = 22$, *idem*,

22. $2n = 24$, *idem*.

23. Nombres chromosomiques impairs, codés 2.0 pour la présence d'individus à $2n = 19, 21, 23$ ou 25 dans la population, 0.2 pour l'absence de tels individus.

24. Chromosomes B, codés 2.0 pour la présence et 0.2 pour l'absence.

III. Résultats

1) Analyse en composantes principales concernant 75 populations et 10 caractères

Cette analyse est basée sur les caractères suivants :

1. Longueur des akènes,
2. Longueur des épines,
3. Longueur des corolles,
4. Longueur du pappus,
5. Longueur des stigmates,
6. Longueur des anthères,
7. Indice de découpe des feuilles,
8. Longueur des bractées internes,
9. Rapport longueur bractées ext. / longueur bractées int.,
10. Longueur des bractées externes.

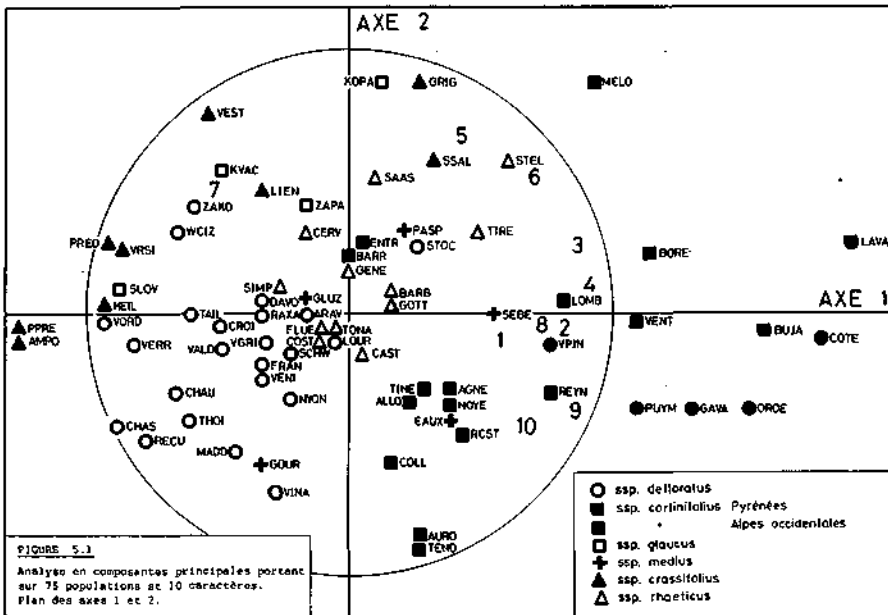
Le tableau 5.1 montre que les trois premiers axes principaux absorbent 80,8% de la variation globale, ce qui constitue le pourcentage le plus élevé de toutes nos analyses. En raison de ce fort pourcentage, nous n'avons représenté que le plan factoriel des axes 1 et 2 qui explicite 73,3% de l'information.

TABLEAU 5.1

Pourcentage de variation absorbée par les 5 premiers axes.

AXES	1	2	3	4	5
Pourcentage de variation absorbée	56,1	17,1	7,6	5,9	5,7
Pourcentage cumulé	56,1	73,3	80,8	86,8	92,5

La projection dans le plan des axes 1 et 2 donne une bonne représentation du nuage de points (Fig. 5.1).



La répartition des populations selon les taxons infraspécifiques est assez confuse au centre du diagramme (origine des axes), tandis que vers les extrémités des axes, on peut observer des nuages de points qui se détachent plus ou moins nettement.

Les populations de la sous-espèce *carlinifolius* des Pyrénées sont bien séparées sur l'axe 1 positif, où elles font suite aux populations alpines du même taxon.

Sur la partie négative de cet axe, se différencient les sous-espèces *glaucus* et *crassifolius*, dont les populations ne se séparent pas nettement et se répartissent dans le quadrant supérieur gauche du diagramme.

Les populations réparties au centre du diagramme se divisent en 3 groupes : la sous-espèce *defloratus* dans le quadrant inférieur gauche, *carlinifolius* des Alpes dans le quadrant inférieur droit et *rhaeticus* près de l'origine des axes et dans le quadrant supérieur droit. On notera que les populations de la sous-espèce *medius* sont dispersées autour de l'origine et ne forment pas un groupe bien défini.

On a vu que les caractères proches du cercle centré sur l'origine ont les contributions les plus élevées dans le plan considéré. La figure 5.1 montre que la plupart des caractères ont une forte contribution dans le plan des axes 1 et 2. On remarque que les caractères se répartissent en deux groupes, le premier formé du caractère 7 (découpage des feuilles) et le deuxième des 9 autres caractères. Les populations projetées en direction du caractère 7 ont de fortes valeurs pour ce caractère, c'est-à-dire des feuilles entières ou subentières (indice de découpage élevé) : ce sont les sous-espèces *glaucus* et *crassifolius*. Les populations projetées en direction des autres caractères ont de grandes valeurs pour ceux-ci, c'est-à-dire des organes plus grands que dans les populations projetées à l'opposé de ces caractères.

On constate ainsi que les populations de la sous-espèce *carlinifolius* ont des organes végétatifs et floraux plus grands que ceux de la sous-espèce *defloratus*, et des feuilles très découpées, surtout chez les populations pyrénéennes.

Pour tenter de mieux séparer les populations projetées près du centre du diagramme, nous avons effectué une analyse partielle en ôtant les populations des sous-espèces *glaucus*, *crassifolius* et *carlinifolius* (Pyrénées).

2) Analyse en composantes principales concernant 53 populations et 10 caractères

Grâce à cette analyse partielle, le centre du diagramme précédent (Fig. 5.1) a été dilaté, si bien que l'on peut mieux distinguer les rapports entre les populations.

Le tableau 5.2 montre que les axes 1 à 3 absorbent 74,2% de la variation globale, ce qui est légèrement inférieur au pourcentage de l'analyse précédente. Pour obtenir une bonne représentation des nuages de points, nous utiliserons les plans factoriels des axes 1 et 2, et des axes 1 et 3 (figures 5.2 et 5.3).

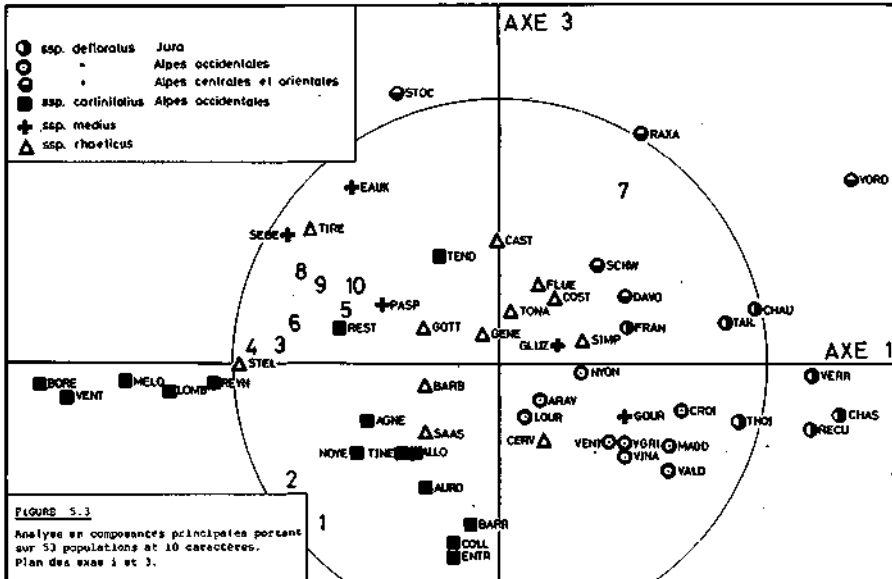
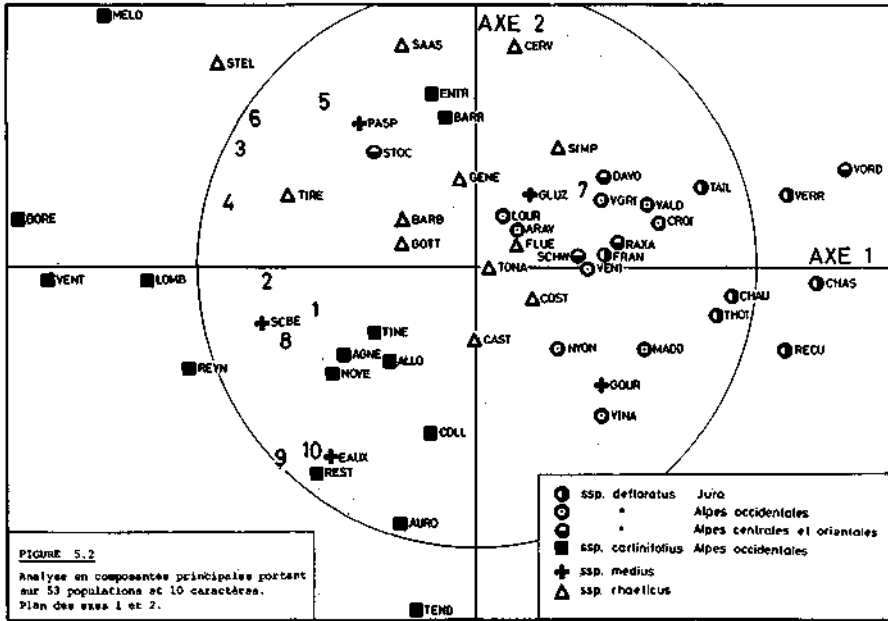


TABLEAU 5.2.

Pourcentage de variation absorbée par les 5 premiers axes.

AXES	1	2	3	4	5
Pourcentage de variation absorbée	43,2	19,1	11,9	8,5	7,3
Pourcentage cumulé	43,2	62,3	74,2	82,7	90,0

L'axe 1 intervenant dans les deux diagrammes, on obtient des images assez semblables qui permettent de séparer plus ou moins nettement deux taxons: les sous-espèces *carlinifolius* (topodème alpien) dans le quadrant inférieur gauche, et *defloratus* sur la partie positive de l'axe 1.

Le centre du diagramme est occupé par un mélange de populations appartenant aux sous-espèces *rhaeticus*, *medius*, *defloratus* et *carlinifolius* (topodème alpien).

La comparaison de ces deux figures montre l'utilité de prendre en considération plus de 2 axes: les populations d'Entraunes et de Barricaté, qui sont très éloignées du nuage de *carlinifolius* dans le diagramme des axes 1 et 2 (Fig. 5.2), se trouvent incluses au groupe des populations de ce taxon dans la projection selon les axes 1 et 3 (Fig. 5.3). Le même phénomène se produit pour les populations de Tende et de Restefond.

Cette analyse partielle ne permet pas de séparer les populations de la sous-espèce *medius* des Pyrénées de celles des sous-espèces *defloratus* et *rhaeticus* des Alpes; il semble que les caractères de ces taxons soient assez voisins et que, chez *medius*, la dispersion des populations soit due à une certaine hétérogénéité biométrique.

Cette analyse montre que la proximité des populations de la sous-espèce *defloratus*, due à des ressemblances biométriques, reflète la proximité géographique. Les populations de ce taxon ont été représentées sur ces diagrammes d'analyse (Fig. 5.2 et 5.3) par des signes différents selon leur provenance. On remarque que les populations jurassiennes sont groupées à l'extrémité droite de l'axe 1, tandis que les populations des Alpes sont plus proches de l'origine. Les populations des Alpes occidentales se séparent de celles des Alpes orientales et centrales surtout en fonction de l'indice de découpage des feuilles (caractère n° 7); comme on l'a vu au chapitre 4, les populations orientales de la sous-espèce *defloratus* ont des feuilles moins découpées que les populations occidentales.

En conclusion, ces analyses en composantes principales, basées sur des mesures biométriques (exposées au chap. 4), permettent de constater que la

ressemblance morphologique correspond souvent à la proximité géographique. C'est une confirmation apportée à l'étude de la géographie des caractères effectuée au chapitre 4.

3) Analyse factorielle des correspondances portant sur 70 populations et 9 caractères

Nous avons utilisé, pour cette analyse, les mêmes caractères que pour les analyses en composantes principales (à l'exception du rapport bractées ext./bractées int.), mais les mesures ont été distribuées en 3 classes.

Le tableau 5.3 montre qu'il y a une légère perte d'information par rapport à l'analyse utilisant les données continues. En effet, l'axe 1 ne représente plus que 47,4% de l'information; en combinant cet axe avec l'axe 2, on obtient tout de même 63,9%, ce qui est très satisfaisant.

TABLEAU 5.3
Pourcentage de variation absorbée par les 5 premiers axes.

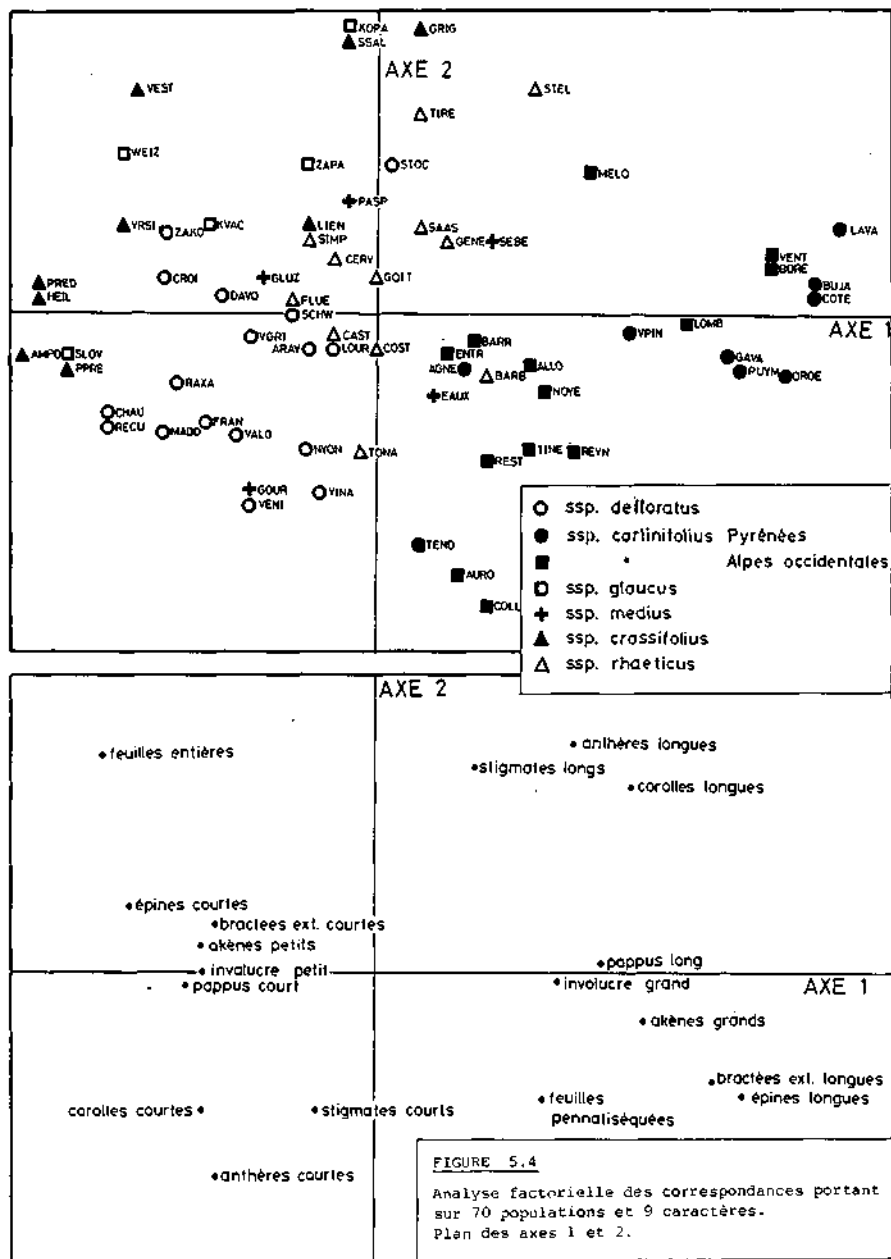
AXES	1	2	3	4	5
Pourcentage de variation absorbée	47,4	16,5	9,0	8,1	6,2
Pourcentage cumulé	47,4	63,9	72,9	81,0	87,2

La comparaison du résultat de cette analyse (Fig. 5.4), avec celui de l'analyse en composantes principales (Fig. 5.1) utilisant les mêmes caractères, permet de constater une grande similitude dans la répartition des populations. Cela prouve que le choix de la méthode mathématique n'influence que peu le résultat de l'analyse, ce qui est assez rassurant.

La projection des caractères (Fig. 5.4) se fait en 4 groupes, opposés 2 à 2: un petit groupe de caractères floraux et un grand groupe comprenant des caractères du fruit, de l'inflorescence et des feuilles.

En comparant le diagramme des caractères avec celui des populations, on découvre que les feuilles entières caractérisent les populations des sous-espèces *glaucus* et *crassifolius*, mais que ces populations ont aussi des épines et des bractées courtes et des fruits petits. De l'autre côté du diagramme, les populations de la sous-espèce *carlinifolius* ont pour caractères discriminants des feuilles pennatiséquées, des épines longues, de grandes bractées et de grands akènes.

Les populations projetées vers le centre du diagramme ont des caractères intermédiaires et cette analyse ne permet pas de tirer de conclusions sur ce groupe.



4) Analyse factorielle des correspondances portant 70 populations et 19 caractères

Nous avons ajouté, aux caractères quantitatifs utilisés dans l'analyse précédente, des caractères qualitatifs à 3 états concernant la partie végétative et l'inflorescence.

Le tableau 5.4 résume le pourcentage de variation absorbée par les 5 premiers axes. On remarque qu'il faut prendre en considération les trois premiers axes pour obtenir un pourcentage d'information dépassant 60%.

TABLEAU 5.4
Pourcentage de variation absorbée par les 5 premiers axes.

AXES	1	2	3	4	5
Pourcentage de variation absorbée	38,9	13,3	9,6	7,5	5,2
Pourcentage cumulé	38,9	52,2	61,8	69,3	74,5

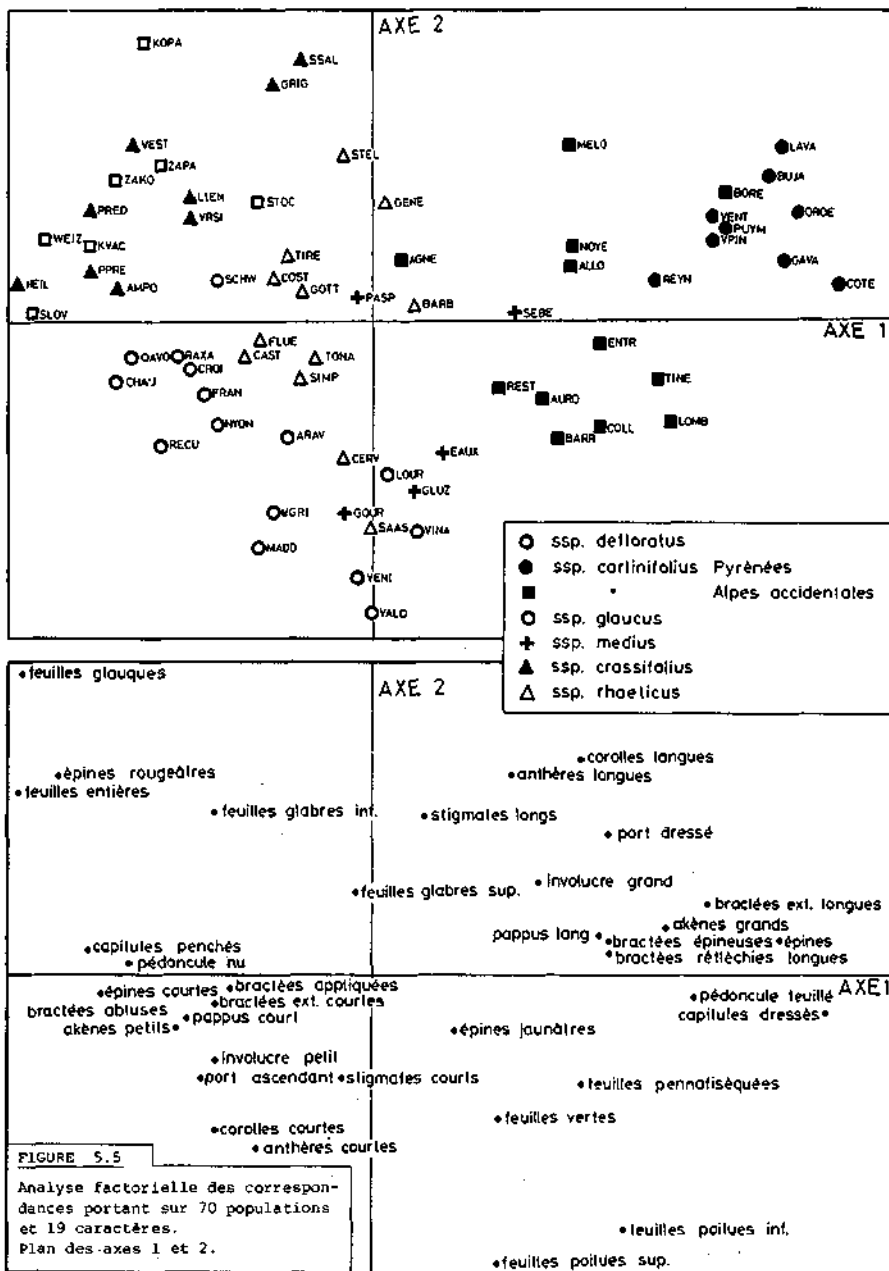
Le plan factoriel des axes 1 et 2 (Fig. 5.5) sépare mieux les groupes extrêmes que le même plan dans l'analyse précédente (fig. 5.4). Le groupe de *carlinifolius* se distingue bien dans la moitié droite du diagramme, tandis que celui de *glaucus* et *crassifolius* est mieux séparé dans le quadrant supérieur gauche. Toutefois, cette analyse ne permet pas de faire une distinction entre ces deux taxons très voisins.

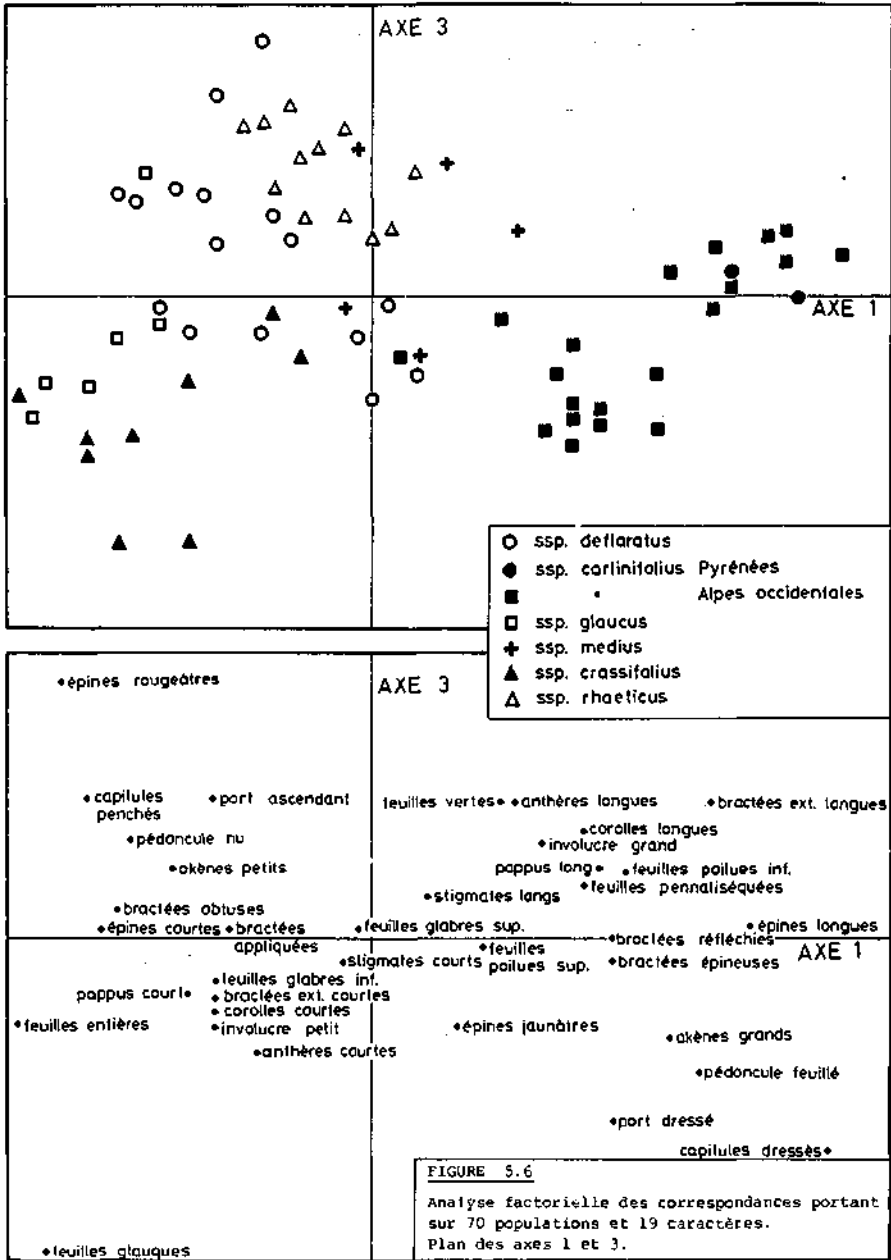
Quant aux populations des sous-espèces *defloratus*, *rhaeticus* et *medius*, réparties près de l'origine des axes et dans le quadrant inférieur gauche, elles forment un groupe très embrouillé en raison de leurs caractères intermédiaires.

La projection dans le plan des axes 1 et 3 (Fig. 5.6) montre que le groupe de *carlinifolius*, qui se distingue sur la partie positive de l'axe 1, est plus homogène que sur le diagramme des axes 1 et 2. Les caractères qualitatifs qui contribuent le mieux à déterminer ce groupe sont les bractées réfléchies et épineuses, le port dressé, le pédoncule feuillé et le capitule dressé à maturité.

Le seul caractère qualitatif discriminant pour les sous-espèces *glaucus* et *crassifolius* est la couleur glauque des feuilles.

L'apport des caractères qualitatifs n'est donc pas négligeable; ces caractères confirment les rapports entre les populations, rapports établis uniquement sur la base de mesures biométriques dans les analyses en composantes principales; ils apportent également plus de précision dans la délimitation des





groupes de populations auxquels nous assignons le rang de sous-espèce. Ils ne sont cependant pas d'un grand secours pour séparer les populations de *defloratus*, *rhaeticus* et *medius* qui ont une morphologie assez voisine.

5) Analyse factorielle des correspondances portant sur 70 populations et 18 caractères, dont 6 chromosomiques

Dans une étude expérimentale telle que nous la concevons, nous avons jugé bon d'inclure les données cytologiques dans nos analyses factorielles.

Ce choix s'est révélé judicieux, puisque cette analyse, grâce à la contribution des nombres chromosomiques surtout, a permis de mieux séparer certains groupes de populations.

Le pourcentage de variation globale absorbée par les axes est un peu plus faible que dans les analyses précédentes (tableau 5.5); il faudrait tenir compte des 4 premiers axes pour dépasser 60%, mais on s'approche de ce nombre en prenant les axes 1 à 3 (54,6%) (voir Fig. 5.7 et 5.8).

TABLEAU 5.5
Pourcentage de variation absorbée par les 5 premiers axes.

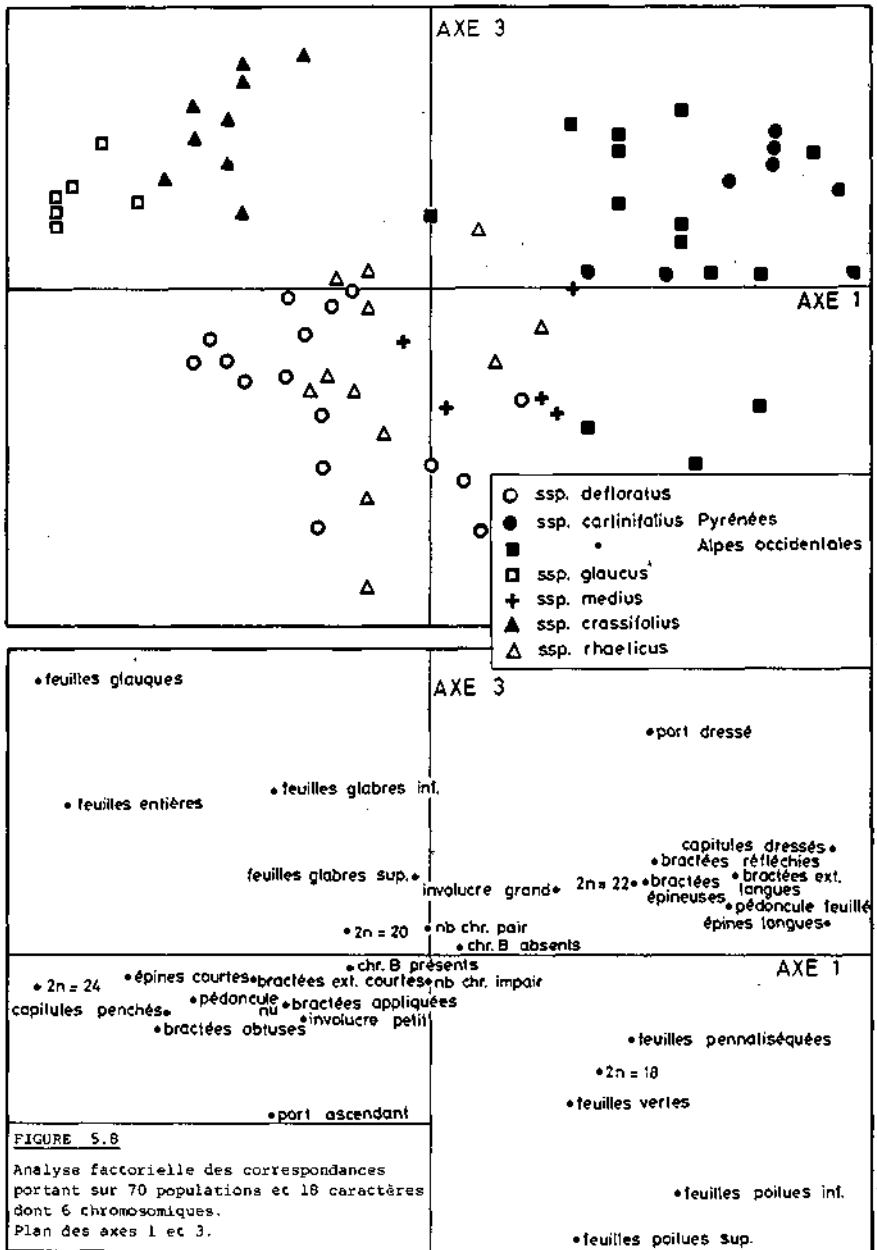
AXES	1	2	3	4	5
Pourcentage de variation absorbée	31,8	12,3	10,5	8,8	7,4
Pourcentage cumulé	31,8	44,1	54,6	63,4	70,8

La figure 5.7 montre que les nombres chromosomiques sont projetés très loin sur les axes et qu'ils jouent donc un rôle important dans la répartition des populations.

Ces différences de nombres chromosomiques contribuent à séparer assez nettement les sous-espèces *glaucus* et *crassifolius*, ce qui n'était pas possible sur la seule base des caractères morphologiques. On peut également observer une bonne séparation entre les topodèmes alpiens et pyrénéens de la sous-espèce *carlinifolius*.

Ce diagramme montre aussi que les populations de *medius* forment un groupe homogène et distinct du groupe *defloratus-rhaeticus*, ce que les caractères morphologiques ne parvenaient pas à démontrer. La sous-espèce *medius*, qui a une répartition géographique exclusivement pyrénéenne et cantabrique (voir chap. 10, 4ème article), trouve dans cette analyse sa justification grâce à la combinaison des caractères morphologiques et cytologiques.

Cette analyse, comme les précédentes, ne permet pas de séparer les sous-



espèces *defloratus* et *rhaeticus*; les caractères intermédiaires de ces populations les projettent près de l'origine des axes du diagramme, si bien qu'il est difficile d'interpréter ces figures. La séparation entre ces taxons très voisins est surtout d'ordre quantitatif (voir chap. 4 et analyses en composantes principales ci-dessus) et géographique (voir chap. 10, 4ème article).

6) Remarques finales

Ces analyses numériques reflètent bien la complexité de ce groupe de plantes, mais aussi son homogénéité. En effet, aucune population n'est projetée à une grande distance de l'origine et aucun groupe de populations n'est séparé des autres par une grande solution de continuité. On observe donc un continuum où l'on passe insensiblement d'un groupe de populations à l'autre, tous les groupes étant reliés entre eux par des intermédiaires.

Ce qui nous paraît le plus intéressant, c'est que la proximité géographique entre les populations se retrouve sur ces diagrammes d'analyses basées sur des caractères morphologiques et cytologiques.

D'autre part, les populations qui sont morphologiquement les plus différentes sont projetées aux deux extrémités de l'axe 1; or ces populations, appartenant aux sous-espèces *carlinifolius* des Pyrénées et *glaucus* des Tatras, sont également celles qui se trouvent aux deux extrémités de l'aire de répartition du groupe du *C. defloratus* (voir chap. 10, 4ème article).

Le centre du nuage de points, près de l'origine des axes, renferme les populations jurassiennes et alpiennes de ce groupe, c'est-à-dire les populations qui occupent le centre de l'aire de répartition du groupe du *C. defloratus*.

Ces analyses confirment donc la plupart des sous-espèces du *C. defloratus* que nous avons définies de façon géographico-morphologique au chapitre 4.

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE V

Rosettes de même âge du *Carduus defloratus*

- 1 - 76-1589 - ssp. *medius*, Portet d'Aspet; 2 - 77-311 - ssp. *carlinifolius*, Bujaruelo; 3 - 77-325 - ssp. *defloratus*, Col Croix-de-Fer; 4 - 76-1159 - ssp. *defloratus*, Schweinsberg; 5 - 79-62 - ssp. *crassifolius*, Passo di Predil; 6 - 79-58 - ssp. *rhaeticus*, Passo del Tonale.

PLANCHE VI

Position du capitule à maturité chez le *C. defloratus*.

- 1 - 76-1643 - ssp. *medius*, Gourette; à gauche, capitule à maturité. 2 - 76-1583 - ssp. *carlinifolius*, Tourmalet. 3 - 78-248 - ssp. *carlinifolius*, Col de Toutes-Aures; à gauche, capitule à maturité. 4 - 77-328 - ssp. *rhaeticus*, Tires. 5 - 77-340 - ssp. *defloratus*, Stockhorn. 6 - 78-925 - ssp. *glaucus*, Zapadné Tatry; à gauche, capitule à maturité.

PLANCHE VII

Forme de l'involucre du capitule du *C. defloratus*.

- 1 - 78-925 - ssp. *glaucus*, Zapadné Tatry; 2 - 76-1393 - ssp. *defloratus*, Valgrisanche; 3 - 78-31 - ssp. *defloratus*, S. Anna di Vinadio; 4 - 78-221 - ssp. *crassifolius*, Grigna; 5 - 78-36 - ssp. *carlinifolius*, Collardente; 6 - 76-1642 - ssp. *carlinifolius*, Gavarnie; 7 - 71-115 - ssp. *rhaeticus*, Barbellino; 8 - 76-1613 - ssp. *medius*, Les Eaux-Chaudes; 9 - 76-1622 - ssp. *carlinifolius*, Peña de Oroel.

PLANCHE VIII

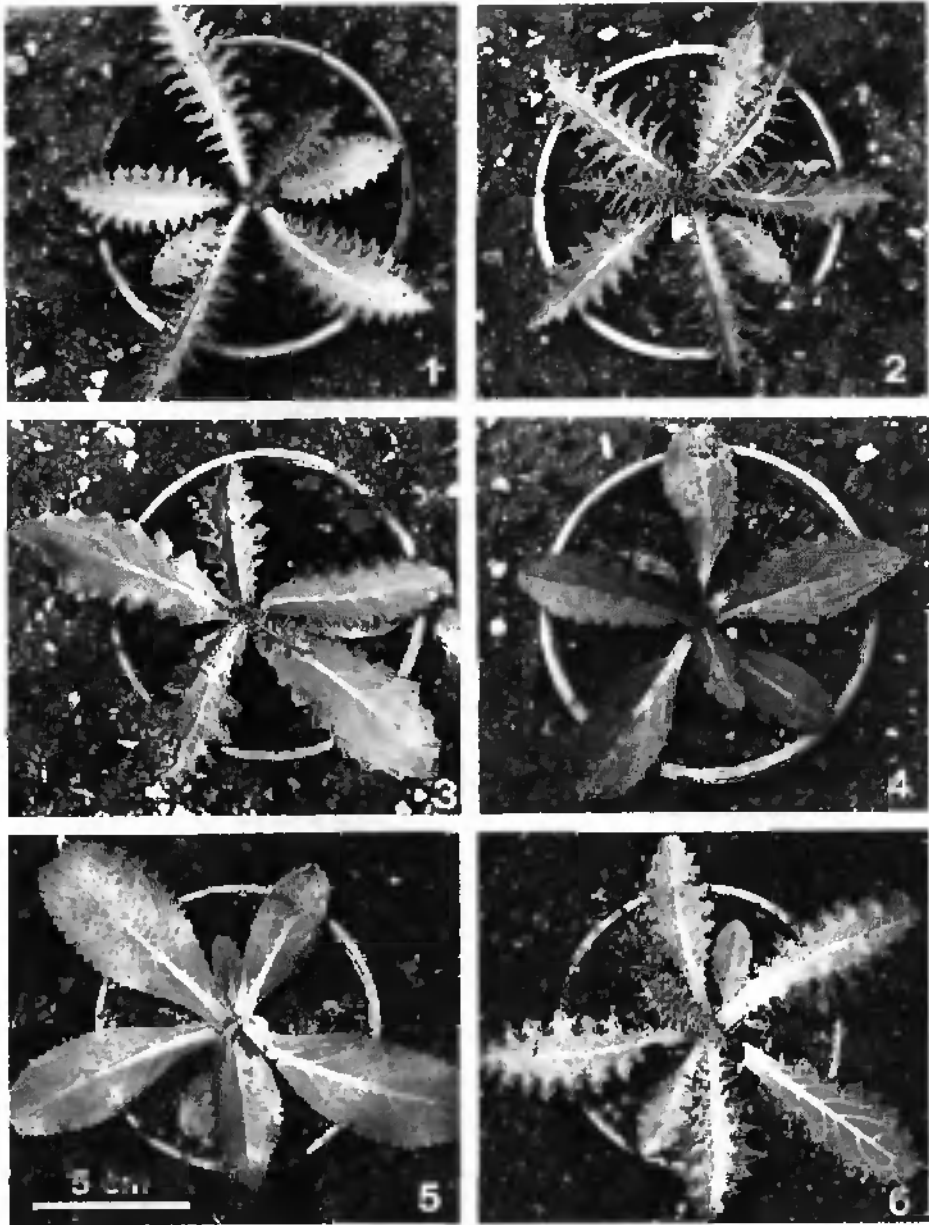
Forme du capitule de quelques espèces de *Carduus* de la sous-section *deflorati* Kazmi et d'un hybride interspécifique.

- 1 - 78-1489 - *C. candicans* W. & K., Cheira Turzi (reg. Cluj, Roumanie); 2 - 78-34 - *C. defloratus* ssp. *carlinifolius* × *C. litigiosus*, Colle Melosa (prov. Imperia, Italie); 3 - 78-232 - *C. nigrescens* Vill., Col de Vence (Alpes-Maritimes, France); 4 - 77-318 - *C. nigrescens* Vill., Mt de Lure (Alpes de Ht-Provence, France), capitule à maturité; 5 - 78-1505 - *C. kerneri* Simk., Stanulete (reg. Hunedoara, Roumanie); 6 - 78-1723 - *C. carduelis* (L.) Gren., Plöckenpass (Kärnten, Autriche).

PLANCHE IX

Hybrides expérimentaux entre taxons infraspécifiques du *C. defloratus*.

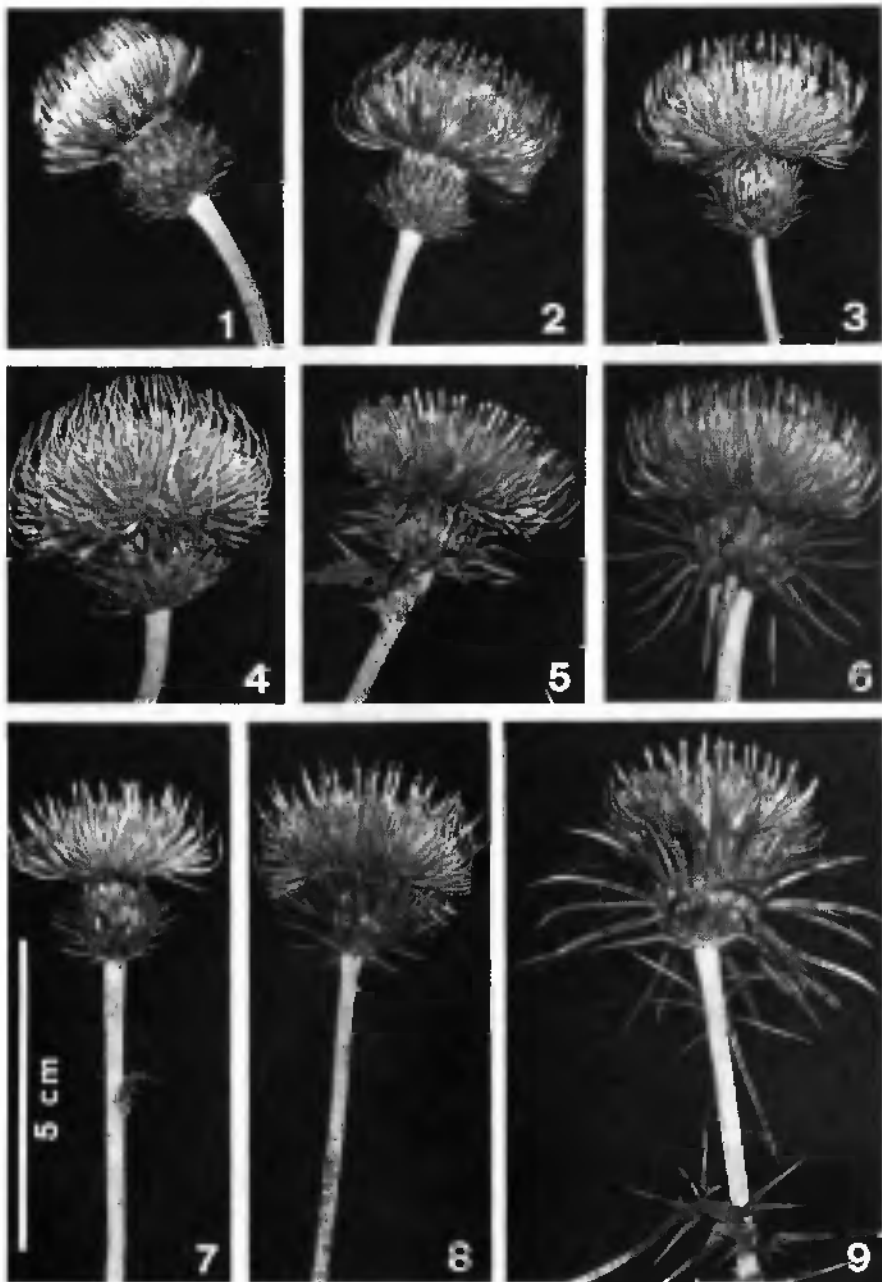
- 1 - à gauche: ssp. *carlinifolius*, Cotefablo (76-1623); au milieu: Hybride 76-1623 X 76-606 (78-12); à droite: ssp. *glaucus*, Klastoriska (76-606).
2 - à gauche: ssp. *carlinifolius*, Peña de Oroel (76-1622); au milieu: Hybride 76-1622 X 76-1613 (78-13); à droite: ssp. *medius*, Eaux-Chaudes (76-1613).
3 - Isolement d'un capitule du parent femelle pour les croisements expérimentaux.
4 - Position intermédiaire du capitule à maturité chez l'hybride *medius* (Gourette) × *carlinifolius* (Gavarnie). 78-15.



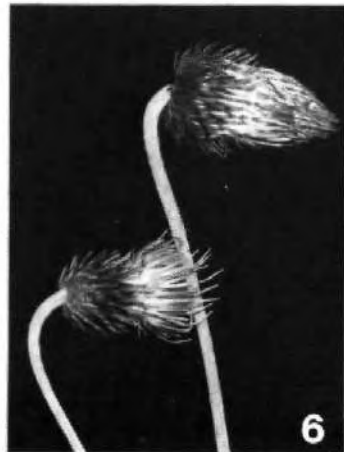
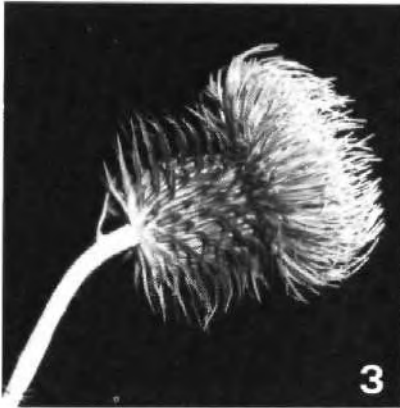
Pl. V



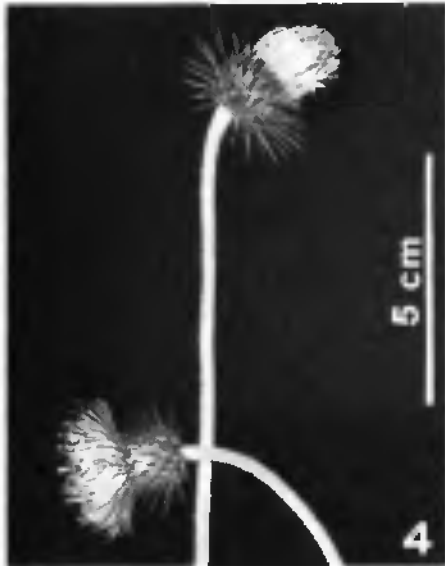
Pl. VI



Pl. VII



Pl. VIII



Pl. IX

**Recherches de taxonomie
expérimentale sur le *Carduus
defloratus* L. s.l. (Compositae).
III. Hybridation expérimentale,
cytologie des hybrides F₁;
données carpologiques et palynologiques**

par

Michel GREMAUD,

Institut de Botanique, Université de Neuchâtel
22, Chemin de Chantemerle, CH-2000 NEUCHÂTEL.

SOMMAIRE

Résumé des chapitres 1 à 5	208
Chapitre 6: CROISEMENTS EXPÉRIMENTAUX	209
I. Introduction	209
II. Biologie florale	209
III. Techniques de croisement	214
IV. Résultats des croisements	214
V. Cytologie des hybrides expérimentaux	227
VI. Remarques sur l'évolution du caryotype à la lumière de l'observation de la méiose des hybrides expérimentaux	237
VII. Observations sur la méiose d'hybrides interspécifiques de <i>Carduus</i>	242
VIII. Bref aperçu sur la morphologie des hybrides expérimentaux	243
Chapitre 7: CARPOLOGIE	245
I. Introduction	245
II. Méthodes	245
III. Observations générales	245
IV. Structure de la paroi de l'akène dans quelques espèces de <i>Carduus</i>	254
V. Structure de la paroi de l'akène dans le groupe du <i>C. defloratus</i> L. <i>sens. lat.</i> ...	254
VI. Structure de la paroi de l'akène des hybrides expérimentaux	258
VII. Conclusions	259
Chapitre 8: PALYNOLOGIE	260

Résumé. — Le groupe du *Carduus defloratus* L. *sensu lato* (Compositae) a fait l'objet de recherches en biosystématique. Dans un premier article (*Rev. Cytol. Biol. végét. Bot.*, 1981, 4, 1-75), les données taxonomiques et caryologiques ont été examinées. Dans un second article (*Ibid.*, p. 111-171) l'auteur a étudié la variation morphologique et a soumis ses données à une analyse mathématique. Le présent article est consacré aux croisements expérimentaux, à la cytologie des hybrides ainsi qu'aux données carpologiques et palynologiques. Le *Carduus defloratus* est une espèce allogame et entomophile, autofertile et protandre. Des hybrides expérimentaux ont été obtenus entre des individus provenant de presque toutes les parties de l'aire de répartition de l'espèce. La proportion d'akènes obtenus à la suite des croisements n'est que peu ou pas influencée par les différences de nombre chromosomique et d'origine géographique des parents. La fertilité du pollen de la F₁ diminue avec l'augmentation des différences chromosomiques et géographiques des parents. A la méiose des hybrides expérimentaux, on observe un appariement complet des lots de chromosomes, avec formation de trivalents lorsque le nombre chromosomique, ou parfois seulement la provenance géographique, des parents diffère. Un schéma d'évolution du caryotype, basé sur celui de STEBBINS (1950), est proposé. Il suppose un nombre de base de $x = 9$ et une dysploidie ascendante due à des translocations inégales. La structure anatomique de la paroi de l'akène varie d'une espèce de *Carduus* à l'autre; chez le *C. defloratus*, on observe une variation de cette structure selon la provenance des populations. Dans le genre *Carduus*, et chez le *C. defloratus*, deux types principaux de cellules épidermiques du péricarpe ont été trouvés: cellules à contenu lipidique et cellules à épaississements lignifiés. La morphologie du pollen est assez constante chez toutes les espèces du genre *Carduus*: en revanche chez le *C. defloratus*, on observe une variation de la fertilité pollinique suivant les provenances, variation qui semble liée à des phénomènes d'hybridation.

AN ATTEMPT TO EXPERIMENTAL TAXONOMY IN THE DEFLORATUS GROUP OF THE GENUS CARDUUS (COMPOSITAE). III. EXPERIMENTAL HYBRIDIZATIONS, CYTOLOGY OF THE F₁ PLANTS; CARPOLOGICAL AND POLYNOLOGICAL DATA.

Summary. — The *defloratus* group of the genus *Carduus*, a collective and extremely variable species has been the subject of a study in biosystematics. In a first paper (*Rev. Cytol. Biol. végét.-Bot.*, 1981, 4, p. 1 à 75), the taxonomical and cytological data have been examined. In a second one (*Ibid.*, p. 111 to 171), the morphological variation was treated. The variation of the morphological characters is chiefly correlated with the geographical position. Several morphological races can be recognized thanks to a factor analysis and a principal component analysis. The present paper deals with the experimental hybridization, the cytology of the hybrids and the carpological and palynological data. *Carduus defloratus* is an allogamous and entomophilous species. It is self-fertilizer and protandrous. Artificial hybrids were obtained in the experimental garden between individuals belonging to almost all parts of the area of the species. The amount of seeds was not or was weakly influenced by the difference between the chromosome number or the geographical position. The pollen fertility of the artificial F₁ hybrids lessens with the increase of chromosomal and geographical differences of the parents. At the meiosis of the artificial F₁ hybrids, the pairing is complete between the two chromosome sets with a formation of trivalents when the chromosome number, or sometimes only the geographical origin of the parents, is different. A scheme of caryotype evolution based on STEBBINS'S (1950) has been proposed. This implies a basic number of $x = 9$ and an ascending dysploidy brought about by unequal translocations. The anatomical structure of the fruit-wall is varying from one species of *Carduus* to another; in *C. defloratus*, the variation observed is correlated with the geographical position. In the genus *Carduus* and in the species *C. defloratus*, two chief types of epidermal cells of the fruit have been detected: cells with a lipidic content and cells with lignified thicknesses. The pollen morphology is rather constant by all the species of the genus *Carduus*, however, in the species *Carduus defloratus*, a variation of the pollen fertility was observed which seems induced by hybridizations.

RÉSUMÉ DES CHAPITRES I À 5

Le groupe du *Carduus defloratus* L. *sens. lat.* est très variable et il est considéré par *Flora europaea* (1976) comme «extrêmement difficile» au point de vue taxonomique. L'auteur commence par rappeler de quelle manière ce groupe a été compris et divisé en taxons infraspécifiques par les auteurs du XX^e siècle, et il précise la nomenclature qu'il a adoptée à la suite de ses recher-

ches. Celle-ci sera justifiée par les résultats présentés dans les articles I à IV publiés dans ce volume (voir en particulier les conclusions générales, article IV). L'étude caryologique a porté sur 150 populations (dont les coordonnées géographiques sont indiquées au tableau 2.1 p. 12-14, GREMAUD 1981a) et sur un certain nombre d'individus isolés. Méiose et mitose ont été étudiées. Le groupe du *C. defloratus* montre une dysploïdie très remarquable, tous les nombres chromosomiques entre $2n = 18$ et $2n = 26$ étant représentés. Le nombre chromosomique peut varier à l'intérieur d'une population, mais à cette variation interindividuelle se superpose une variation géographique. Dans les régions périphériques de l'aire (Pyrénées, Talra, Apennins), le nombre chromosomique est à peu près stable et il n'y a pas de chromosomes B. En revanche, dans les populations alpines et jurassiennes, la variation caryologique est grande et l'on rencontre fréquemment des chromosomes B. Le caryotype est en général symétrique et sa longueur n'augmente pas proportionnellement à l'augmentation du nombre de chromosomes entre $2n = 18$ et $2n = 24$.

La variation des caractères morphologiques est principalement géographique. Les caractères de l'appareil végétatif et ceux de l'inflorescence sont plus variables que ceux de la fleur elle-même. Diverses races géographiques peuvent être reconnues grâce à l'analyse factorielle des correspondances et à l'analyse en composantes principales. Ces analyses ont été basées principalement sur les caractères morphologiques, en partie aussi sur les données caryologiques.

CHAPITRE 6

CROISEMENTS EXPÉRIMENTAUX

I. Introduction

Dans le but, d'une part, de tester l'isolement génétique des différentes races géographiques du groupe du *Carduus defloratus*, et, d'autre part, d'essayer de comprendre les mécanismes d'évolution du caryotype, nous avons effectué une série de croisements entre des individus de provenances et de nombres chromosomiques aussi divers que possible.

Le polygone de croisement (Fig. 6.1), basé sur les nombres chromosomiques, montre les hybridations expérimentales effectuées et les lacunes qui restent à combler.

La liste des parents d'hybrides figure sur le tableau 6.1. Le code utilisé permet de retrouver la localité exacte des populations d'où proviennent les individus employés dans les essais de croisement [voir liste chap. 2 (GREMAUD, 1981a, p. 12 (1))]. Pour exposer les résultats des croisements, nous avons tenu compte de la provenance et de la morphologie des souches parentales. Dans la partie consacrée à l'étude de la méiose de ces hybrides, nous ne prendrons en considération que le nombre chromosomique des parents.

II. Biologie florale

Les fleurs du *Carduus defloratus* s'épanouissent de la périphérie vers le centre du capitule, à raison d'un à plusieurs cercles par jour. La floraison complète de toutes les fleurs d'un capitule demande 3 à 6 jours.

1) Les références bibliographiques seront données dans le 4^{ème} article paraissant dans le même tome de cette Revue.

TABLEAU 6.1
Liste des parents d'hybrides.

<u>Code</u>	<u>2n</u>	<u>Taxon</u>	<u>Provenance</u>
BARB	18	rhaeticus	Alpes orientales
BORE	20	carlinifolius	Alpes occidentales
CERV	20	rhaeticus	Alpes centrales
CHAS	22	defloratus	Jura
CHAU	22	defloratus	Jura
COTE	22	carlinifolius	Pyrénées
EAUX	22	medius	Pyrénées
FRAN	22	defloratus	Côte d'Or
GAVA	22	carlinifolius	Pyrénées
GLUZ	22	medius	Pyrénées
GOUR	22	medius	Pyrénées
GRIG	18 et 20	crassifolius	Alpes orientales
KLAS	24	glaucus	Tatras
KOPA	24	glaucus	Tatras
LAVA	22	carlinifolius	Pyrénées
LURE	20	carlinifolius	Alpes occidentales
OROE	22	carlinifolius	Pyrénées
PASP	22	medius	Pyrénées
POUR	22	carlinifolius	Pyrénées
PURA	20	crassifolius	Alpes orientales
RAXA	24	defloratus	Alpes orientales
SAAS	24	rhaeticus	Alpes centrales
STOC	22	defloratus	Alpes centrales
THOI	20	defloratus	Jura
TINE	20	carlinifolius	Alpes occidentales
VENT	20	carlinifolius	Alpes occidentales
VGRI	20	defloratus	Alpes occidentales
ZAKO	24	glaucus	Tatras

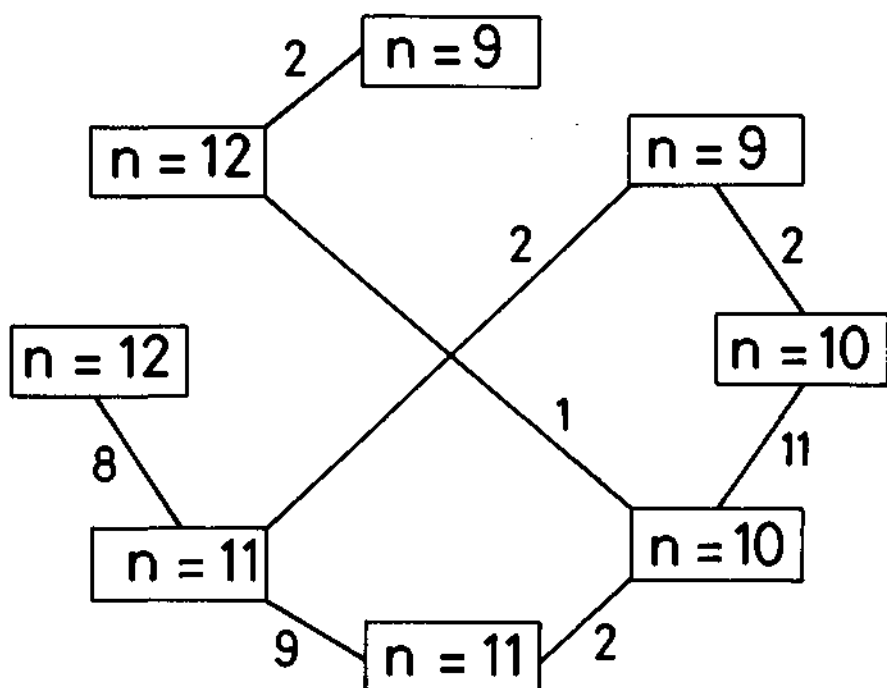


Fig. 6.1. — Polygone de croisement.

Les chiffres sur les traits reliant les nombres gamétiques des parents indiquent le nombre de croisements effectués.

Le nombre de fleurs qui s'ouvrent chaque jour et le nombre de jours jusqu'à la floraison complète du capitule varient d'un individu à l'autre.

Les fleurs commencent à s'ouvrir très tôt le matin : les cinq étamines, soudées au niveau des anthères, pointent au travers des lobes de la corolle (fig. 6.2, 1, p. 212), puis ces lobes s'écartent (fig. 6.2, 2).

La déhiscence des anthères est introrse et longitudinale ; le pollen sort au sommet des anthères, poussé par la croissance du style. Le pollen du *C. defloratus* est visqueux et reste aggloméré au sommet des étamines (fig. 6.2, 3). Ce pollen se colle aux insectes, principalement des hyménoptères qui fréquentent ces capitules.

Le style continue à croître et passe complètement au travers du manchon des anthères (fig. 6.2, 4). Vers le milieu de la journée, le pollen a généralement été emporté par les insectes. On aperçoit alors la partie renflée formant l'articulation du style et munie de soies raides dirigées vers le haut. Ces soies balayent le reste du pollen qui se trouve encore dans les anthères (fig. 6.2, 5).

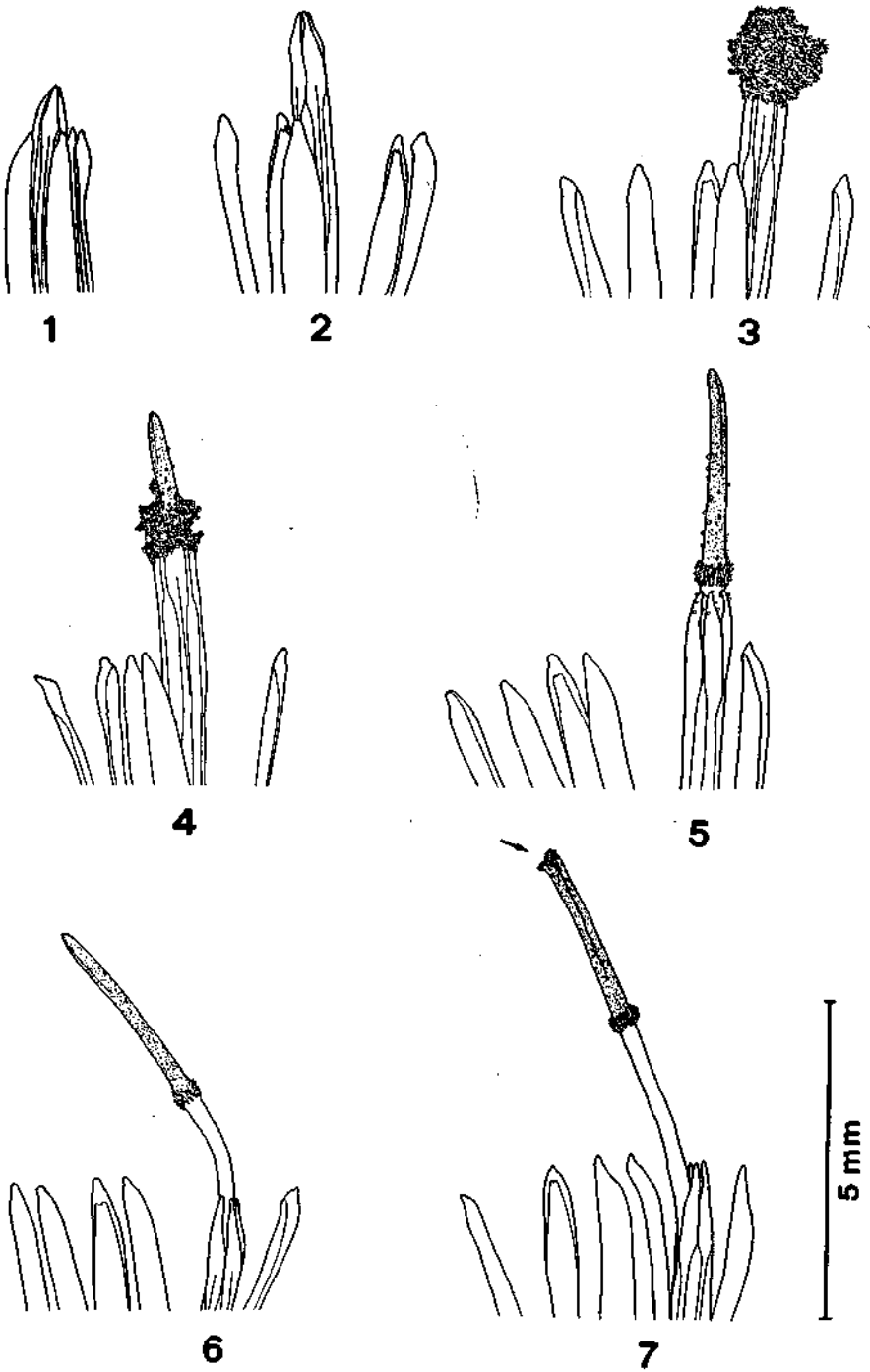


Fig. 6.2. — Stades de l'anthèse chez *Carduus defloratus*.

À la fin de la journée, le style s'est encore allongé de façon à ce que la partie supérieure émerge nettement de la corolle et des anthères (fig. 6.2, 6).

Lorsque le capitule est entièrement fleuri, et que les styles de toutes les fleurs émergent, l'inflorescence a atteint le stade femelle. Mais les styles ne seront réceptifs que 2 à 4 jours plus tard ! A ce moment là, vers le milieu de la matinée, les deux moitiés semi-cylindriques qui forment la partie supérieure du style (= «stigmates») s'écartent de haut en bas dans leur partie distale. Ce phénomène est synchrone chez toutes les fleurs du capitule.

Les papilles stigmatiques, qui se trouvent sur la partie interne (plane) sont alors découvertes et réceptives au pollen apporté par les insectes (fig. 6.2, 7, la flèche indique le pollen déposé sur les papilles stigmatiques).

La période pendant laquelle les stigmates sont réceptifs peut varier en fonction de la réussite de la pollinisation : si du pollen est apporté en grande quantité et germe rapidement, les parties stigmatiques se referment le lendemain de la pollinisation. Mais si le mauvais temps ne permet pas aux insectes d'assurer le transport du pollen, les stigmates peuvent être encore réceptifs pendant plusieurs jours.

Lorsque la fécondation a eu lieu, les fleurs se fanent et se rassemblent vers le centre du capitule qui prend une forme en «pain de sucre» [photos de la planche VI (GREMAUD, 1981b, p. 168)].

La maturation des akènes demande 12 à 15 jours ; une fois la maturité atteinte, les bractées involucreales s'écartent et laissent sortir les akènes suspendus à l'aigrette.

Ces quelques détails de la biologie florale du *Carduus defloratus* appellent les remarques suivantes :

1) Il y a une nette protandrie ; le stade mâle de l'inflorescence est séparé du stade femelle par 2 à 4 jours.

2) La réceptivité tardive des papilles stigmatiques et le balayage du pollen par les soies de l'articulation du style constituent deux mécanismes qui semblent capables d'empêcher l'autofécondation.

Un essai d'isolement des capitules pour empêcher la pollinisation par les insectes a permis de tester l'efficacité de ces mécanismes : sur 10 capitules isolés, nous n'avons récolté qu'un seul akène. Ce test d'isolement permet aussi de constater l'absence d'apomixie.

3) Si l'autofécondation semble peu probable, on peut remarquer qu'il n'existe pas d'autostérilité chez ces plantes, comme tendent à le prouver les essais d'autofécondation qui donnent des résultats semblables à ceux des fécondations croisées (voir plus loin).

4) Il subsiste néanmoins une possibilité d'autogamie : du pollen peut être transporté d'un capitule au stade mâle sur un capitule au stade femelle de la

même plante. Il s'agit alors de ce que ERRERA et GEVAERT (1878) ont appelé «gitonogamie». Nous ne savons pas quel rôle joue cette possibilité d'autogamie dans la reproduction du *C. defloratus*.

5) Tous ces tests tendent à prouver que dans ces plantes l'allogamie est la règle et que le *C. defloratus* est entomophile.

III. Techniques de croisement

L'absence d'autostérilité nous a obligé à prendre certaines précautions avant de procéder aux croisements. C'est ainsi que nous avons dû effectuer une castration du capitule destiné à servir de parent femelle.

Lorsque les étamines commencent à apparaître entre les lobes de la corolle, il est très facile de saisir la pointe stérile des anthères à l'aide d'une pince fine. On arrache alors aisément les cinq anthères soudées, la rupture ayant lieu au niveau des filets.

À ce moment, le matin vers 8 h, le style n'a pas encore entrepris sa croissance, si bien qu'il n'y a aucun risque de l'endommager.

Cette opération doit être répétée chaque matin, jusqu'à castration complète de toutes les fleurs du capitule. Dès le premier jour, le capitule est isolé par un sac en plastique percé de minuscules trous pour l'aération [photo 3, planche IX (GREMAUD, 1981b, p. 171)].

Lorsque les papilles stigmatiques sont réceptives, 2 à 4 jours après la fin de la castration, la pollinisation peut être pratiquée.

A l'aide d'une pince fine, nous prélevons des étamines déhiscents sur le parent mâle et nous déposons le pollen qui sort au sommet des anthères sur les papilles stigmatiques du parent femelle.

Un seul apport de pollen est généralement suffisant; les capitules pollinisés restent enfermés dans leurs sacs protecteurs jusqu'au moment où les fleurs sont fanées. Nous ôtons alors ce sac pour que la maturation des akènes ait lieu à l'air libre. La récolte des capitules a toujours été faite le 12^e jour après la pollinisation. Ces capitules, placés dans des cornets de papier, finissent de mûrir grâce aux réserves accumulées dans le réceptacle charnu. C'est dans ces cornets que les capitules s'ouvrent et libèrent les akènes; ainsi, il n'y a pas de risque que les akènes se dispersent dans le jardin botanique.

IV. Résultats des croisements

Les tableaux 6.2 à 6.9 résument les résultats des croisements entrepris.

On peut constater que tous les croisements ont réussi et que le pourcentage de fécondité varie de 3 à 92%. Ce pourcentage de fécondité est le rapport du nombre d'akènes obtenus au nombre de fleurs pollinisées.

Certaines combinaisons n'ont donné qu'un très petit nombre d'akènes,

mais il est difficile, sur la base d'une seule expérience, de dire si ce manque de réussite est dû à une barrière génétique ou à des causes techniques.

Le pourcentage de germination a été calculé sur la base d'un semis de 20 akènes au jardin botanique. Dans le cas des croisements qui ont produit moins de 20 akènes, tous les akènes obtenus ont été semés. Le pourcentage de germination varie entre 45 et 100%, très peu de croisements donnant un pourcentage inférieur à 70%. On remarque qu'il y a très peu de différences entre les pourcentages de germination des akènes obtenus dans les diverses expériences de croisement.

Nous pensons que les facultés germinatives des akènes issus de croisements entre populations d'origine géographique différente ne constituent pas un facteur limitant les possibilités d'hybridation.

Pour chaque croisement, nous avons gardé 5 plantules, qui, placées dans des pots séparés, constituent les populations d'hybrides F_1 , dont les numéros de culture figurent sur les tableaux 6.2 à 6.7.

La plupart des hybrides F_1 ont fleuri au cours de la 2^e année après le semis, seuls quelques-uns ayant fleuri dès la 1^e année.

Nous avons observé le pollen de la F_1 après coloration au Hrischi-Müntzing. Les grains déformés, non colorés ou avec un cytoplasme contracté sont considérés comme stériles. Un comptage de 300 grains par individu, à raison de 1 à 5 individus par population d'hybrides F_1 , nous fournit un pourcentage moyen de fertilité pollinique. Sur les tableaux 6.2 à 6.7, nous avons encore fait figurer, entre parenthèses, les pourcentages extrêmes.

Des tableaux récapitulatifs (tableaux 6.8-6.10) permettent de comparer la réussite des croisements et la fertilité pollinique de la F_1 avec les différences de nombres chromosomiques des parents et leur éloignement géographique.

Des cartes (6.1 à 6.4) ont été établies sur la base des pourcentages de fertilité du pollen de la F_1 . Les pourcentages indiqués sur les cartes représentent des moyennes de la fertilité pollinique observée dans chaque série de croisements. Ces cartes tiennent compte du nombre chromosomique et de la morphologie des parents de ces hybrides.

Les cartes et les tableaux se correspondent ainsi :

Tableau 6.2 Carte 6.1

Tableau 6.3 Carte 6.2

Tableaux 6.4, 6.5 Carte 6.3

Tableaux 6.6, 6.7 Carte 6.4

Nous discuterons des différentes expériences de croisement en tenant compte de la provenance géographique des souches parentales.

1) *Première expérience*: croisement entre des souches pyrénéennes

Nous avons vu, au chapitre 3, que les plantes du groupe du *C. defloratus* des Pyrénées ont pour la plupart $2n = 22$ et appartiennent à deux taxons,

medius et *carlinifolius*, que l'on peut différencier par plusieurs caractères morphologiques [voir chap. 4, GREMAUD, 1981b, p. 112 et sq.].

Dans la zone de contact entre ces deux taxons, on peut observer des plantes qui présentent des caractères morphologiques intermédiaires, mais une méiose normale.

Il était intéressant d'essayer d'obtenir des hybrides expérimentaux entre ces deux taxons en vue de tester leur isolement génétique. Les résultats de cette expérience figurent sur le tableau 6.2.

Sur les cinq croisements entrepris, un seul n'a pas donné de bons résultats (seulement 7% de fécondité). Ce sont également les hybrides obtenus à partir de ces souches de Gourette et de Gavarnie qui présentent la fertilité pollinique la plus basse (voir carte 6.1).

Les autres croisements, ainsi que les rétrocroisements, ont donné de très bons résultats; la fertilité du pollen de la F_1 est égale à celle des parents.

Cette expérience permet de conclure qu'il n'existe pratiquement pas de barrières génétiques entre les sous-espèces *medius* et *carlinifolius*.

Dans la zone où ces taxons sont sympatriques, on peut trouver tous les intermédiaires morphologiques. Il arrive que certains individus de ces populations hybrides aient une fertilité pollinique un peu moins bonne que celle des populations éloignées des zones de contact (voir chap. 8, p. 260), ce qui laisse penser que des différences géniques existent, mais qu'elle agissent rarement sur la fertilité de ces plantes.

TABLEAU 6.2

Croisements entre des souches pyrénéennes (ssp. *carlinifolius* et *medius*).
(voir carte 6.1).

No hybr.	Parent ♀	2n	Parent ♂	2n	Nb fl. pollin.	Nb ak. obtenus	% fécond.	% germin.	% fertilité pollen F_1
	<u>carlinifolius</u>		<u>medius</u>						
78-13	OROE	22	EAUX	22	63	37	59	90	93
78-14	GAVA	22	EAUX	22	93	69	74	90	98 (96-99)
	<u>medius</u>		<u>carlinifolius</u>						
78-15	GOUR	22	GAVA	22	118	8	7	100	68
78-21	EAUX	22	COTE	22	95	87	92	95	98 (97-99)
79-5	PASP	22	LAVA	22	179	151	84	100	97
<u>RETROCROISEMENTS</u>									
79-4	F_1 (78-14)	22	EAUX	22	110	98	89	95	88 (95-91)
79-7	F_1 (78-14)	22	GAVA	22	143	85	59	80	86

2) *Deuxième expérience*: croisements entre des souches pyrénéennes et jurassiennes

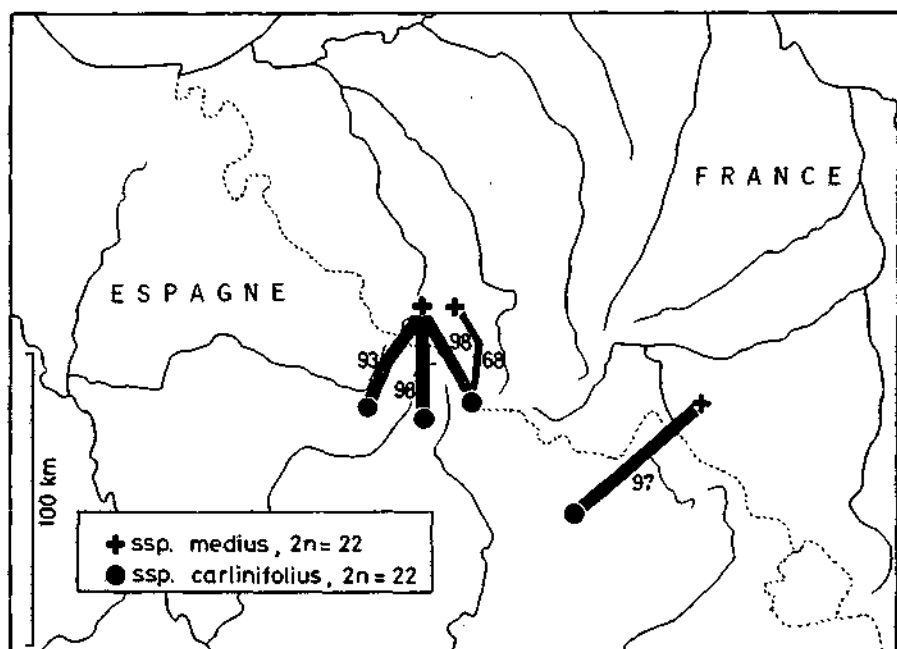
Certaines plantes du Jura et de la Côte d'Or, que nous rattachons à la sous-espèce *defloratus*, ressemblent par certains traits à la sous-espèce *medius* des Pyrénées.

Nous avons entrepris des croisements entre des plantes de la Côte d'Or à $2n = 22$ et des plantes pyrénéennes possédant le même nombre chromosomique. Les résultats de ces croisements figurent sur le tableau 6.3.

Dans deux de ces croisements, où la souche *defloratus* a été utilisée comme parent femelle, nous n'avons obtenu que peu d'akènes, tandis que le croisement inverse donne de meilleurs résultats.

La fertilité pollinique moyenne des hybrides F_1 varie de 59 à 76%, ce qui est légèrement inférieur à la fertilité des parents.

Nous verrons que l'étude de la méiose permet d'expliquer cette baisse de la fertilité.



CARTE 6.1. — Fertilité pollinique des hybrides F_1 entre souches pyrénéennes de deux sous-espèces du *C. defloratus*.

TABLEAU 6.3

Croisements entre des souches pyrénéennes (ssp. *carlinifolius* et *medius*) et des souches alpiennes et jurassiennes (ssp. *defloratus*, *carlinifolius*, *crassifolius* et *rhaeticus*). (voir carte 6.2).

No hybr.	Parent ♀	2n	Parent ♂	2n	Nb fl. pollin. obtenus	Nb ak.	% fécond.	% germin.	% fertilité pollen F ₁
	<u>defloratus</u>		<u>medius</u>						
78-18	FRAN	22	EAUX	22	85	7	8	57	73
78-17	FRAN	22	GOUR	22	133	4	3	100	59
	<u>medius</u>		<u>defloratus</u>						
78-16	GOUR	22	FRAN	22	122	84	69	80	76 (73-80)
	<u>carlinifolius</u>		<u>medius</u>						
78-4	LURE	20	GOUR	22	94	5	5	80	71
			<u>defloratus</u>						
79-6	POUR	22	STOC	22	138	33	24	95	65
			<u>rhaeticus</u>						
79-3	POUR	22	SAAS	24	200	174	87	95	36
	<u>medius</u>		<u>crassifolius</u>						
79-2	GLUZ	22	GRIG	20	159	117	74	70	22 (12-34)

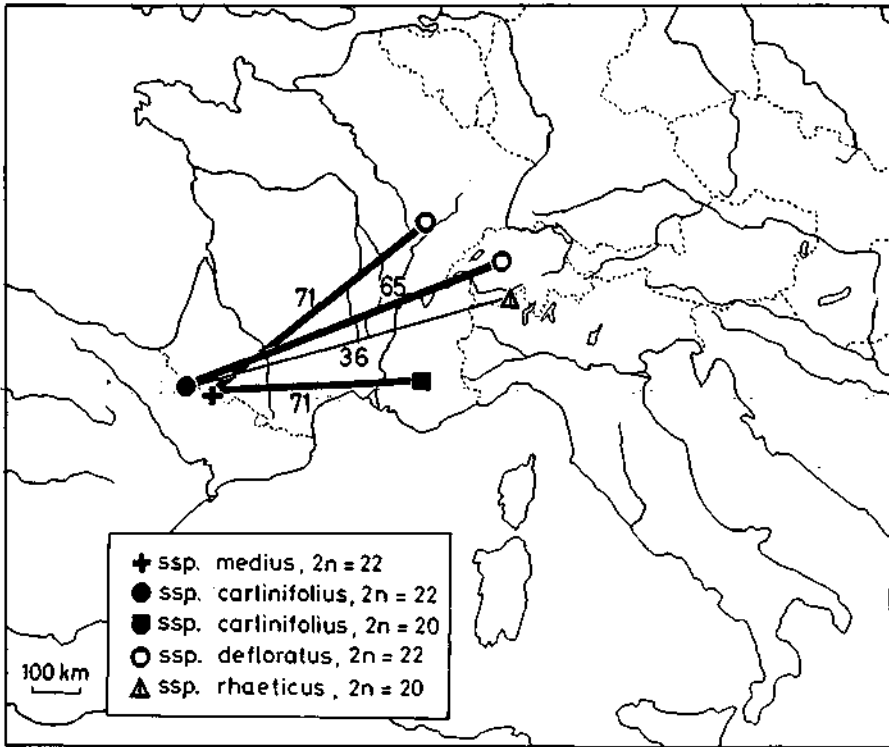
3) Troisième expérience: croisements entre des souches pyrénéennes et alpiennes

Contrairement à ceux de l'expérience précédente, les parents choisis ici n'ont en général pas le même nombre chromosomique. De plus, la morphologie des plantes alpiennes est assez différente de celle des souches pyrénéennes. Les résultats sont résumés dans la deuxième partie du tableau 6.3.

De même que dans l'expérience précédente, il ne semble pas qu'il y ait une corrélation entre le pourcentage de fécondité des croisements et le pourcentage de pollen fertile à la F₁.

Il est également très difficile d'établir une relation entre la réussite du croisement ou la fertilité du pollen de la F₁ et le nombre chromosomique des parents.

On peut toutefois indiquer que les individus de Saas Fee et de la Grigna utilisés dans ces croisements ont des nombres chromosomiques supérieurs au nombre principal de la population (22 pour SAAS et 18 pour GRIG). Le croisement GLUZ × GRIG n'est pas figuré sur la carte 6.2.



CARTE 6.2. — Fertilité pollinique des hybrides F_1 entre souches alpiennes et pyrénéennes de diverses sous-espèces du *C. defloratus*.

4) Quatrième expérience: croisements entre souches pyrénéennes et carpathiques

Cette expérience a débuté à la suite du travail de FAVARGER et KÜPFER (1970) pour vérifier une hypothèse émise par ces auteurs. En 1971, l'un de ces auteurs (Ph. KÜPFER) a entrepris une série de croisements entre deux souches pyrénéennes, l'une appartenant à *medius*, l'autre à *carlinifolius*, et une souche carpathique (ssp. *glaucus*).

Les hybrides obtenus nous ont permis de pratiquer quelques autofécondations et d'observer ainsi la génération F_2 .

Nous avons poursuivi cette expérience en utilisant d'autres souches comme parents d'hybrides. Les résultats figurent sur le tableau 6.4 et la carte 6.3.

Si le pourcentage de fécondité varie beaucoup, la fertilité pollinique de la F_1 est particulièrement constante (62-65%). Cette fertilité se rapproche beau-

TABLEAU 6.4

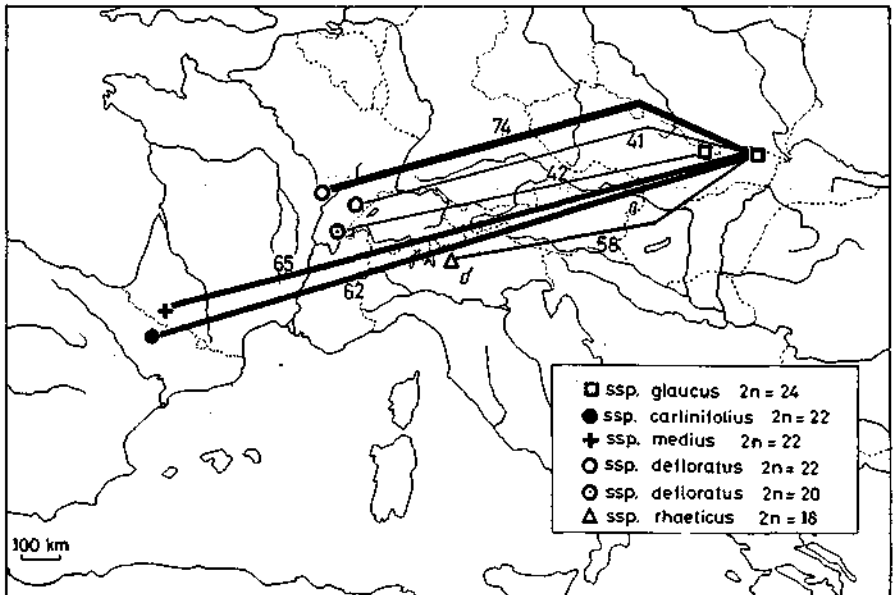
Croisements entre des souches carpathiques (ssp. *glaucus*)
et des souches pyrénéennes (ssp. *carlinifolius* et *medius*).
(voir carte 6.3).

No hybr.	Parent ♀	2n	Parent ♂	2n	Nb fl. pollin. obtenus	Nb ak.	% fécond.	% germin.	% fertilité pollen F ₁
78-9	<u><i>glaucus</i></u> KOPA	24	<u><i>medius</i></u> GOUR	22	97	3	3	100	65 (58-76)
78-12	<u><i>carlinifolius</i></u> COTE	22	<u><i>glaucus</i></u> KLAS	24	72	44	61	90	62 (56-70)

coup de celle observée dans la deuxième expérience entre des souches pyrénéennes et jurassiennes (59-76%).

5) *Cinquième expérience*: croisements entre souches carpathiques et souches alpiennes et jurassiennes

Il nous a paru intéressant, en complément de la 4^e expérience, de croiser des plantes de la sous-espèce *glaucus* des Tatras, à $2n = 24$, avec des plantes alpiennes ou jurassiennes de nombres chromosomiques divers et appartenant aux sous-espèces *defloratus* et *rhaeticus*.



CARTE 6.3. — Fertilité pollinique des hybrides F₁ entre souches carpathiques et souches pyrénéennes, alpiennes et jurassiennes de diverses sous-espèces du *C. defloratus*.

Malgré la grande différence de nombre chromosomique des parents, la fertilité pollinique de la F_1 est encore assez bonne (58%), proche de celle de la 4^e expérience.

Dans le cas des croisements entre souches jurassiennes et carpathiques, les résultats sont plus disparates du point de vue de la fertilité pollinique de la F_1 (35-74%) (voir carte 6.3), mais le pourcentage de fécondité est assez bon et plus régulier (56-90%).

6) Sixième expérience: croisements entre souches alpiennes

Nous avons vu, lors de la première expérience, que les croisements entre des plantes pyrénéennes, possédant le même nombre chromosomique, donnaient de très bons résultats.

Il existe, dans les Alpes, beaucoup de populations à $2n = 20$, qui se différencient par leur morphologie et leur situation géographique.

Nous avons entrepris de croiser entre elles différentes souches à $2n = 20$; un croisement entre une souche à $2n = 18$ et une souche à $2n = 20$ complète cette expérience dont les résultats figurent sur le tableau 6.6.

Les pourcentages de fécondité se sont révélés moyens (24-63%), mais les taux de fertilité pollinique de la F_1 sont bons (82-97%) et comparables à ceux obtenus entre des souches pyrénéennes.

TABLEAU 6.6

Croisements entre des souches alpiennes (ssp. *carlinifolius*, *defloratus*, *rhaeticus* et *crassifolius*).
(voir carte 6.4).

No Hybr.	Parent ♀	2n	Parent ♂	2n	Nb. fl. pollin.	Nb. ak. obtenus	% fécond.	% germin.	% fertilité pollen F_1
	<u>carlinifolius</u>		<u>defloratus</u>						
79-18 79-19	LURE	20	VGRI	20	195	88	45	70	96 (94-97)
			<u>rhaeticus</u>						
79-13	VENT	20	CERV	20	123	29	24	75	97
	<u>rhaeticus</u>		<u>carlinifolius</u>						
79-1 79-10	CERV	20	VENT	20	251	111	44	85	86 (74-99)
	<u>crassifolius</u>		<u>carlinifolius</u>						
80-9	GRIG	18	BORE	20	105	53	50	95	85
	<u>carlinifolius</u>		<u>crassifolius</u>						
80-10	TINE	20	PURA	20	108	68	63	90	82

7) *Septième expérience* : croisements entre souches alpiennes et jurassiennes

Il s'agit d'une extension au Jura et à la Côte d'Or de l'expérience précédente. Mais dans ce cas, nous avons utilisé des différences de nombres chromosomiques dans le choix de certains parents d'hybrides. Les résultats de cette expérience figurent sur le tableau 6.7.

TABLEAU 6.7

Croisements entre des souches jurassiennes (ssp. *defloratus*)
et des souches alpiennes (ssp. *defloratus*, *carlinifolius* et *rhaeticus*).
(voir carte 6.4, p. 221).

No hybr.	Parent ♀	2n	Parent ♂	2n	Nb fl. pollin. obtenus	Nb ak.	% fécond.	% germin.	% fertilité pollen F ₁
	<u>defloratus</u>		<u>defloratus</u>						
	<u>Jura</u>		<u>Alpes</u>						
79-8	THOI	20	VGR1	20	350	240	68	80	93
79-11,12									(78-100)
78-7	FRAN	22	RAXA	24	156	39	25	75	90
									(83-95)
	<u>Alpes</u>		<u>Jura</u>						
78-8	RAXA	24	FRAN	22	90	70	78	65	75
									(50-87)
	<u>carlinifolius</u>		<u>defloratus</u>						
79-17	VENT	20	THOI	20	103	12	12	50	82
	<u>defloratus</u>		<u>carlinifolius</u>						
79-9	THOI	20	VENT	20	117	45	38	95	50
									(44-55)
	<u>rhaeticus</u>		<u>defloratus</u>						
78-1	BARB	18	FRAN	22	56	3	5	100	69
79-16	BARB	18	THOI	20	72	5	7	80	72
									(57-93)
	<u>defloratus</u>		<u>rhaeticus</u>						
78-2	FRAN	22	BARB	18	204	116	57	80	72

Un coup d'œil à ce tableau nous montre que les croisements impliquant des plantes alpiennes et jurassiennes à $2n = 20$ donnent des résultats un peu moins bons que ceux de la 6^e expérience (croisements entre souches alpiennes). La fertilité pollinique de la F₁ varie dans ce cas de 50 à 93%.

Le croisement entre une souche de la Côte d'Or (FRAN) à $2n = 22$ et une souche de la Raxalpe (RAXA) à $2n = 24$, toutes deux appartenant à la sous-espèce *defloratus*, donne d'assez bons résultats du point de vue de la fertilité du pollen des hybrides (75-90%). La fertilité pollinique moyenne est un peu

meilleure si c'est la souche de la Côte d'Or qui constitue le parent femelle. Lorsque cette même souche (FRAN) est croisée avec une souche alpienne à $2n = 18$ (BARB), la fertilité pollinique de la F_1 n'est pas très différente (69-72%), malgré la plus grande différence de nombre chromosomique des parents.

Mais dans ce cas, il y a une nette différence dans le pourcentage de fécondité selon le sens du croisement, le nombre d'akènes obtenus étant très faible lorsque c'est la souche à $2n = 18$ qui est utilisée comme parent femelle. Pour tenter d'expliquer ce phénomène, il faudrait répéter l'expérience avec une autre souche à $2n = 18$. La souche que nous avons utilisée était cultivée depuis quelques années au jardin botanique, ce qui pourrait avoir abaissé sa fertilité.

8) Remarques générales sur les résultats des croisements

Les parents de nos hybrides expérimentaux diffèrent en général sur deux points: leur nombre chromosomique et/ou leur provenance géographique. Il nous a paru intéressant de regrouper les résultats des croisements selon ces deux modes de divergence.

Dans un premier tableau (6.8), les croisements sont classés selon un ordre croissant des différences chromosomiques, en partant des croisements entre cytotypes identiques.

TABLEAU 6.8

Résultats des croisements selon les différences de nombre chromosomique des parents.

Croisements	Nb. fl. pollin.	Nb. ak. obtenus	% fécond.	Nb. de croisements	% fertilité pollen F_1	Nb. ind. observés
20 x 20	1247	593	48	11	83	12
22 x 22	1279	663	52	11	86	19
18 x 20	177	58	33	2	74	4
20 x 22	253	122	48	2	46	5
22 x 24	931	545	59	8	60	19
18 x 22	260	119	46	2	71	4
20 x 24	77	69	90	1	42	2
18 x 24	152	135	89	1	59	2

On constate que, s'il y a une diminution sensible de la fertilité pollinique des hybrides F_1 avec l'augmentation des différences de nombre chromosomique, c'est curieusement le phénomène inverse qui semble se produire au niveau de la réussite des croisements: les meilleurs pourcentages d'akènes sont

obtenus dans les croisements entre cytotypes différant par 2 et 3 paires de chromosomes.

Nous verrons que l'observation de la méiose de ces hybrides permet de comprendre cette diminution de fertilité du pollen de la F_1 , mais la relation entre les pourcentages de fécondité et les différences de nombre chromosomique reste encore pour nous inexpliquée.

Un deuxième tableau (6.9) regroupe les résultats des croisements en fonction de la provenance des parents.

TABLEAU 6.9

Résultats des croisements selon la provenance géographique des parents.

Croisements		Nb fl. pollin.	Nb. ak. obtenus	% fécond.	Nb. de croisements	% fertilité pollen F_1	Nb. ind. observés
Pyrénées	X Pyrénées	801	535	67	7	93	13
Alpes	X Alpes	762	349	45	7	90	7
Alpes	X Jura	1148	530	46	10	77	20
Alpes, Jura	X Tatra	545	419	77	5	47	11
Alpes, Jura	X Pyrénées	931	424	46	7	50	11
Pyrénées	X Tatra	169	47	28	2	64	6

Au niveau de la fertilité du pollen de la F_1 , une certaine corrélation semble exister entre la diminution de cette fertilité et l'augmentation de la distance géographique qui sépare les parents, à l'exception du croisement entre les plantes des Pyrénées et celles des Tatra.

Le pourcentage de fécondité montre une relation moins étroite avec ce facteur spatial, bien qu'il soit plus bas dans les croisements entre les individus les plus éloignés.

Pour compléter cette vue d'ensemble, nous avons regroupé, dans un troisième tableau (6.10), les résultats des croisements entre mêmes cytotypes selon la provenance des parents.

On remarque l'influence du facteur géographique surtout sur la fertilité du pollen de la F_1 , fertilité qui diminue avec l'éloignement des parents. Ce facteur agit moins nettement sur le pourcentage d'akènes obtenus, au moins dans les croisements entre plantes à $2n = 20$.

En résumé, les différences chromosomiques et géographiques semblent agir dans le même sens : plus elles sont importantes, plus la fertilité pollinique des hybrides F_1 diminue. En revanche, l'interprétation de la variation du pourcentage de fécondité selon ces facteurs reste plus délicate.

TABLEAU 6.10

Résultats des croisements entre mêmes cytotypes selon la provenance géographique des parents.

Croisements	Nb. fl. pollin.	Nb. ak. obtenus	% fécond.	Nb. de croisements	% fertilité pollen F_1	Nb. ind. observés
<u>20 x 20</u>						
Alpes occ. x Alpes occ.	195	88	45	2	96	2
Alpes occ. x Alpes centr. et or.	482	208	43	4	86	4
Alpes occ. x Jura	570	297	52	5	81	8
<u>22 x 22</u>						
Pyrénées x Pyrénées	801	535	67	7	93	13
Pyrénées x Côte d'Or	340	95	28	3	72	5

9) Autofécondation des hybrides F_1

En 1976, nous avons tenté quelques autofécondations sur les hybrides expérimentaux obtenus par Ph. KÜPFER dans ce groupe de plantes. La réussite de ces expériences nous avait montré l'absence d'autostérilité chez ces plantes, et nous avait obligé à prendre certaines précautions lors des croisements effectués en 1977, 1978 et 1979 (voir techniques de croisement).

Pendant cette dernière année, nous avons entrepris une série d'autofécondation des hybrides obtenus en 1977; les résultats figurent sur le tableau 6.11 où ils sont classés en fonction des différences croissantes de nombre chromosomique des parents.

Ce tableau montre qu'il y a une certaine diminution de la fécondité des hybrides F_1 avec l'accroissement des différences de nombre chromosomique des parents.

Cette diminution est certainement à mettre sur le compte des irrégularités observées à la méiose de ces hybrides (voir ci-dessous).

En revanche, les akènes obtenus germent dans de bonnes proportions (50-100%), sans qu'il soit possible de trouver un rapport entre ces pourcentages de germination et l'origine des hybrides F_1 .

Nous n'avons malheureusement pas pu observer la croissance et la floraison de cette génération F_2 , mais néanmoins, des hybrides F_2 , obtenus par autofécondation d'hybrides F_1 de Ph. KÜPFER, ont été cultivés au jardin botanique. Cette génération F_2 s'est montrée morphologiquement très variable. Le pollen, observé chez quelques individus seulement, est fertile dans une proportion proche de celle du pollen de la F_1 (50-80%).

Il ne semble donc pas y avoir un affaiblissement marqué au niveau de cette génération F_2 , mais nous n'avons pas étudié la méiose de ces plantes, si bien que nous ne savons pas si des aberrations se produisent au moment de la sporogénèse.

TABLEAU 6.11
Résultats des autofécondations des hybrides F₁.

No	Hybride	Nb. fl. pollin.	Nb. ak. obtenus	% fécondité	Nb. autof.	% germin.
78-13	OROE (22) X EAUX (22)	96	53	54	1	65
78-14	GAVA (22) X EAUX (22)	412	181	44	3	100
78-21	EAUX (22) X COTE (22)	470	254	54	3	65
78-16	GOUR (22) X FRAN (22)	278	146	53	2	100
78-4	LURE (20) X GOUR (22)	129	79	61	1	100
78-7	FRAN (22) X RAKA (24)	183	98	54	2	100
78-11	FRAN (22) X KLAS (24)	349	188	54	3	100
78-12	COTE (22) X KLAS (24)	599	204	34	4	90
78-9	KOPA (24) X GOUR (22)	112	17	15	1	60
78-2	FRAN (22) X BARB (18)	145	64	44	1	50
78-6	THOI (20) X ZAKO (24)	362	128	35	2	90
78-3	KOPA (24) X BARB (18)	144	9	6	1	100

V. Cytologie des hybrides expérimentaux

L'observation des mitoses de méristèmes radiculaires nous a permis de vérifier que le nombre zygotique des hybrides expérimentaux correspondait à l'addition du nombre chromosomique gamétique des deux parents. Ces vérifications n'ont pas révélé de surprises; nous ferons figurer, sans les discuter, ces nombres chromosomiques sur les tableaux 6.12 à 6.19.

C'est surtout à l'étude de la méiose de ces hybrides que nous nous sommes intéressé. Nous exposerons nos observations en groupant les croisements suivant les différences de nombre chromosomique des parents.

1) Croisements entre individus à nombres chromosomiques différents

a) *Différence portant sur une paire de chromosomes*

Ces croisements ont été effectués entre des individus à $2n = 18$ et 20 , $2n = 20$ et 22 , et $2n = 22$ et 24 .

a1) 18×20

Un seul croisement entre ces deux cytotypes a été entrepris, et les résultats des observations méiotiques figurent sur le tableau 6.12.

La méiose de cet hybride présente, à la métaphase I, 8 bivalents et 1 trivalent; à l'anaphase I, on observe 9 chromosomes à un pôle et 10 à l'autre. Le déroulement de la méiose est normal, et en particulier, il n'y a pas formation de pont à l'anaphase.

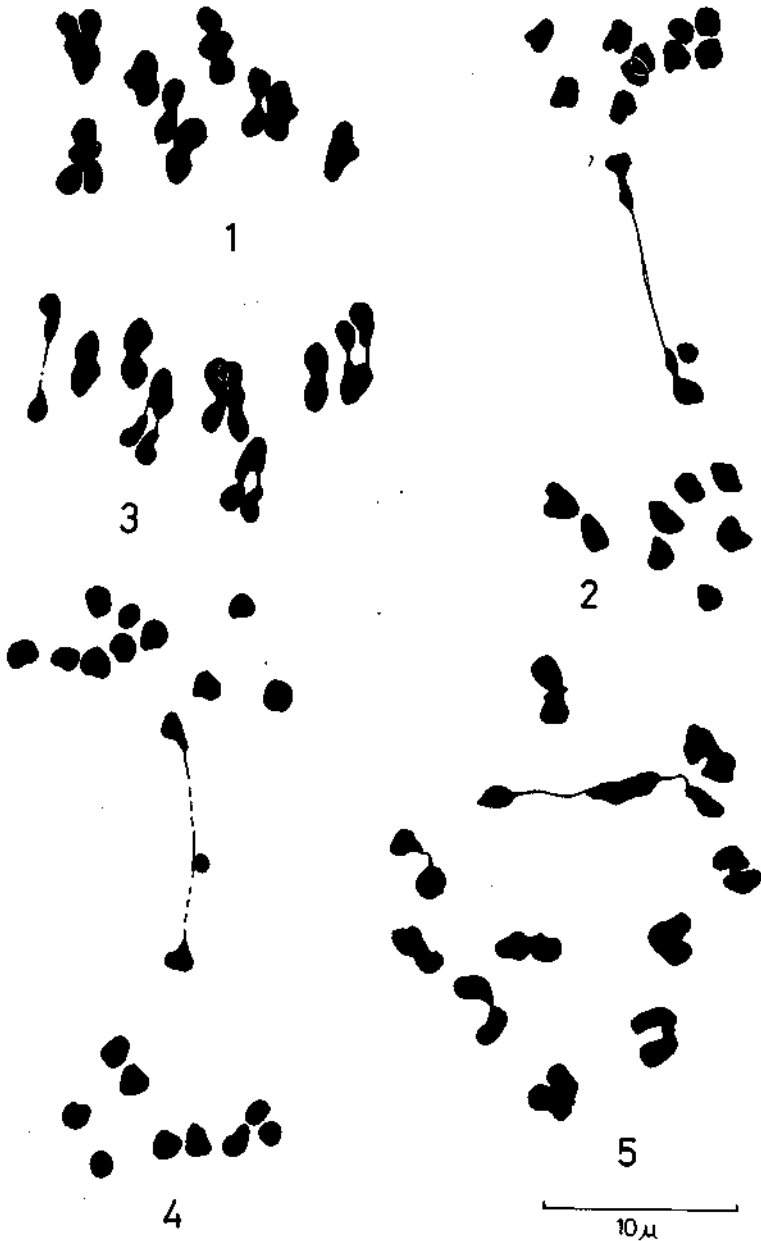


Fig. 6.3. — Méiose de la microsporogénèse des hybrides expérimentaux entre races géographiques du *C. defloratus*.

1 - 78-2 - hybride *defloratus* (Francheville, $n = 11$) \times *rhaeticus* (Barbellino, $n = 9$), métaphase I, 7 H + 2 III. 2 - 78-2 - même hybride, anaphase I, 9-11 avec pont et fragment. 3 - 72-281 - hybride *crassifolius* (Grigna, $n = 9$) \times *glaucus* (Tatras, $n = 12$), métaphase I, 6 H + 3 III. 4 - 72-281 - même hybride, anaphase I, 10 H avec pont et fragment. 5 - 78-12 - hybride *cartinifolius* (Cotefablo, $n = 11$) \times *glaucus* (Slovaquie or., $n = 12$), diacynèse, 10 H + 1 III.

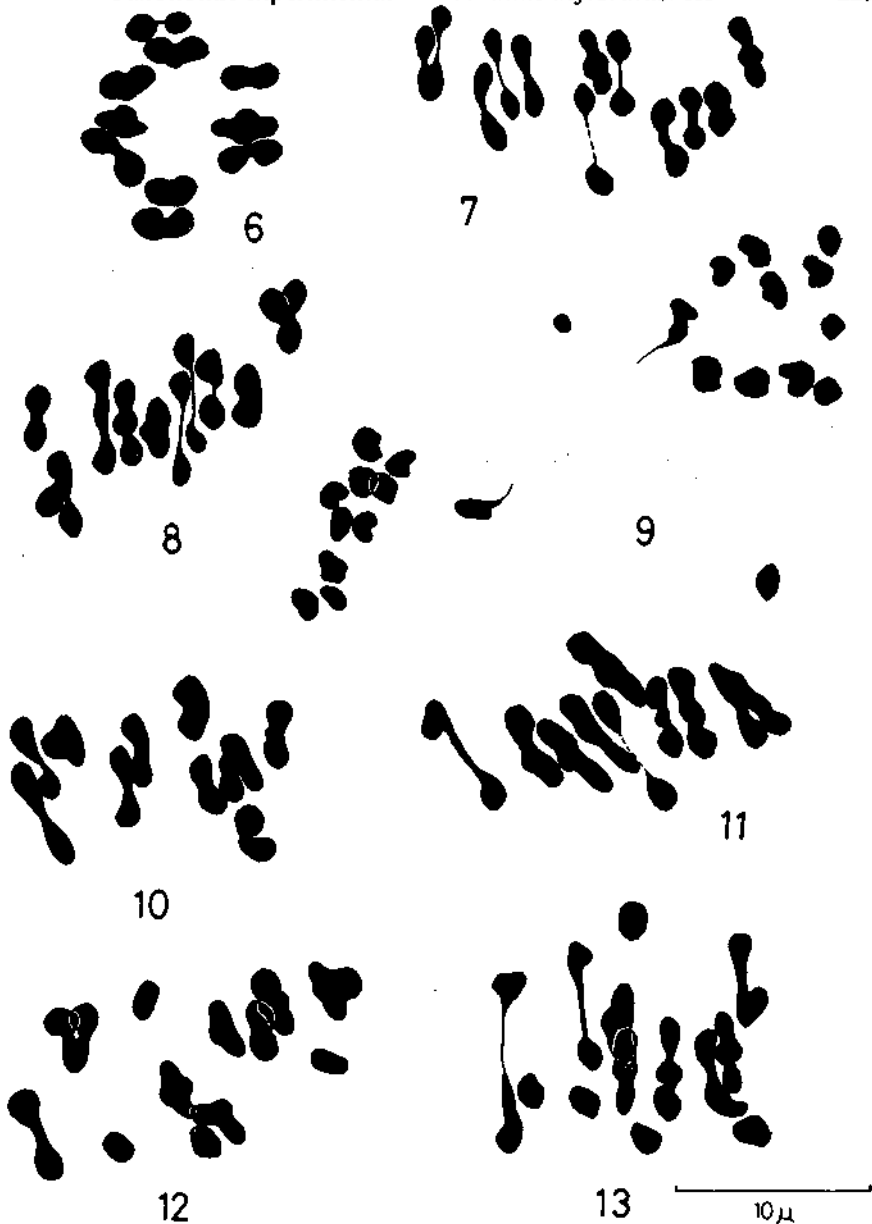


Fig. 6.4. — Méiose de la microsporogénèse des hybrides expérimentaux entre races géographiques du *C. defloratus* et d'un hybride naturel entre les *C. defloratus* et *C. carduelis*. 6 - 79-11 - hybride *defloratus* (Thoiry, $n = 10$) \times *defloratus* (Valgrisanche, $n = 10$), métaphase I, 10 II. 7 - 78-10 - hybride *defloratus* (Chassagne, $n = 11$) \times *glaucus* (Slovaquie or., $n = 12$) métaphase I, 10 II + 1 III. 8 - 78-17 - hybride *defloratus* (Francheville, $n = 11$) \times *medius* (Gourette, $n = 11$), métaphase I, 8 II + 2 III. 9 - 78-17 - même hybride, anaphase I, 11-II avec pont et fragment. 10 - 78-1715 - *C. defloratus* \times *C. carduelis*, Plöckenpass (Au) métaphase I, 9 II + 1 III. 11 - 78-1715 - même hybride, métaphase I, 8 II + 1 III + 1 I. 12 - 78-1715 - même hybride, métaphase I, 7 II + 1 III + 4 I. 13 - 78-1715 - même hybride, métaphase I, 8 II + 5 I.

TABLEAU 6.12

Méiose de l'hybride expérimental entre des cytotypes à 18 et à 20 chromosomes du *C. defloratus*.

No Hybr.	parent ♀	parent ♂	2n hybr.	configuration méiotique (Nb de cellules-mères obs.)			Nb. ind. observés
				Métaphase I	Anaphase I		
				8 II + 1 III	9-10	9-10 + pont	
80-9	GRIG, 18	X BORE, 20	19	13	9	-	1

a2) 20 × 22

Nous avons observé la méiose d'un individu issu du croisement entre une plante à $2n = 20$ des Alpes occidentales et une plante à $2n = 22$ des Pyrénées.

Le tableau 6.13 montre qu'à la métaphase I il se forme toujours 9 bivalents et 1 trivalent. On trouve 10 chromosomes à un pôle et 11 à l'autre à l'anaphase I.

TABLEAU 6.13

Méiose de l'hybride expérimental entre des cytotypes à 20 et à 22 chromosomes du *C. defloratus*.

No Hybr.	parent ♀	parent ♂	2n hybr.	configuration méiotique (nb. de cellules-mères obs.)			Nb. ind. observés
				Métaphase I	Anaphase I		
				9 II + 1 III	10-11	10-11 + pont	
78-4	LURE, 20	X GOUR, 22	21	17	12	-	1

a3) 22 × 24

Les observations du comportement méiotique de 11 individus issus de croisements entre des cytotypes à 22 et à 24 chromosomes sont résumées sur le tableau 6.14.

PLANCHE X

Méiose de la microsporogénèse des hybrides expérimentaux et naturels du *C. defloratus*

- 1 - 78-15 - Hybride *medius* (Gourette, $n = 11$) × *carlinifolius* (Gavarnie, $n = 11$) métaphase I, $n = 11$; 2 - 78-7 - Hybride *defloratus* (Francheville, $n = 11$) × *defloratus* (Raxalpe, $n = 12$) métaphase I, 10 II + 1 III (flèche). 3 - 78-16 - Hybride *medius* (Gourette, $n = 11$) × *defloratus* (Francheville, $n = 11$) métaphase I, 8 II + 2 III (flèches). 4 - 72-278 - Hybride *medius* (Pyrénées, $n = 11$) × *glaucus* (Tatras, $n = 12$) anaphase I, séparation 11 - 12 avec un pont et un fragment (flèche). 5 - 78-36 - *C. defloratus* ssp. *carlinifolius* ($n = 9$) × *C. litigiosus* ($n = 16$), Collardente, métaphase I, univalents et multivalents.

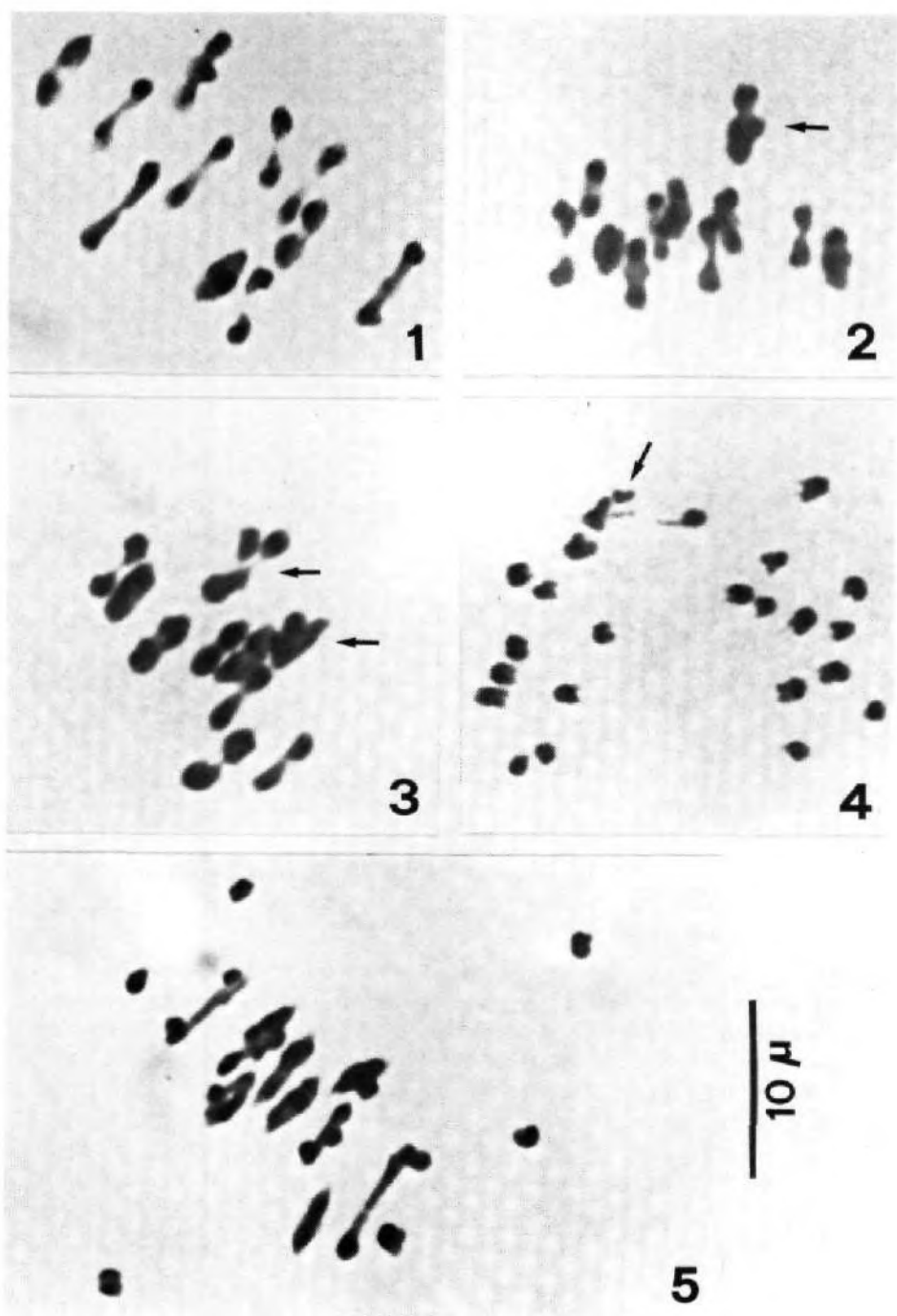


TABLEAU 6.14

Méiose des hybrides expérimentaux entre des cytotypes à 22 et à 24 chromosomes du *C. defloratus*.

No Hybr.	parent ♀	parent ♂	2n hybr.	configuration méiotique (nb. de cellules-mères obs.)			Nb. ind. observés
				Métaphase I		Anaphase I	
				10 II + 1 III	11-12	11-12 + pont	
78-7	FRAN, 22	X RAXA, 24	23	22	15	1	2
78-8	RAXA, 24	X FRAN, 22	23	29	20	-	2
78-9	KOPA, 24	X GOUR, 22	23	8	3	2	1
78-10	CHAS, 22	X KLAS, 24	23	31	26	-	2
78-11	FRAN, 22	X KLAS, 24	23	45	30	-	3
78-12	COTE, 22	X KLAS, 24	23	10	8	3	1

La configuration méiotique est régulièrement de 10 bivalents et 1 trivalent (fig. 6.3, 5 et 6.4, 7 et photo 2, planche X), quel que soit le sens du croisement.

On peut observer, chez quelques hybrides, la formation d'un pont et d'un fragment chromosomiques à l'anaphase I (photo 4, planche X).

Ce phénomène est dû à une inversion paracentrique sur un chromosome d'un des parents; l'hybride est hétérozygote pour cette inversion (voir par exemple RIEGER *et al.*, 1976, p. 310).

Lors de l'appariement méiotique, il peut se former une boucle d'inversion, un appariement hétérologue d'un segment chromosomique, ou un défaut d'appariement d'une partie des chromosomes (Fig. 6.5).

Si un crossing-over se produit au niveau de la boucle d'inversion, on observe, après terminalisation des chiasmas, un pont chromosomique et un fragment acentrique (Fig. 6.6.).

Le nombre de cellules-mères dans lesquelles on observe ce phénomène dépend d'une part du pourcentage d'appariement entièrement homologue avec formation d'une boucle d'inversion, et, d'autre part, de la fréquence d'un crossing-over unique au niveau de cette boucle. Lorsqu'il y a deux crossing-over sur la boucle, ils se compensent et la suite de la division méiotique est normale. Mais un double crossing-over sur une boucle d'inversion est rare, car un premier crossing-over empêche la formation d'un autre à proximité (phénomène d'interférence, voir par ex. RIEGER *et al.*, 1976, p. 301).

Cette formation de pont et de fragment lors de la méiose de ces hybrides entraîne la perte de matériel chromosomique et doit se révéler nuisible pour la

fertilité de ces plantes. C'est peut-être en partie à ce phénomène qu'est due la diminution de la fertilité du pollen des hybrides F_1 que nous avons mentionnée ci-dessus.

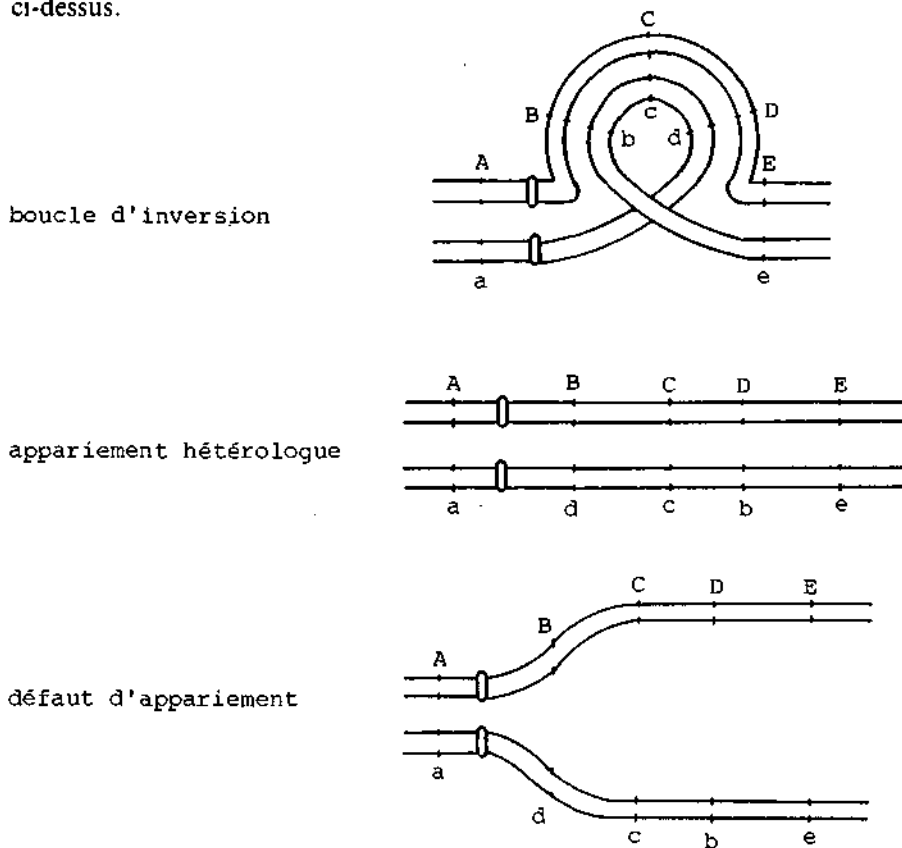


Fig. 6.5. — Types d'appariement méiotique des chromosomes chez un individu hétérozygote pour une inversion paracentrique.

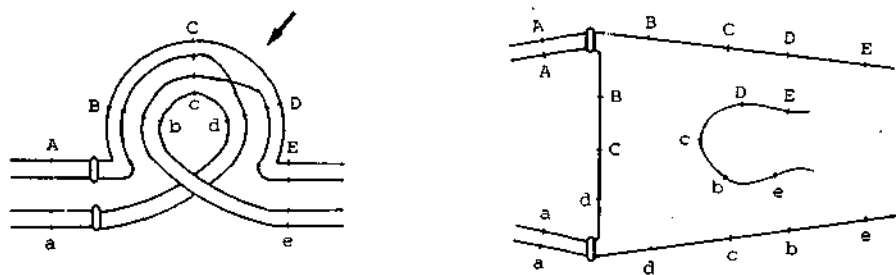


Fig. 6.6. — Formation d'un pont et d'un fragment acentrique à l'anaphase I de la méiose d'un individu hétérozygote pour une inversion paracentrique (le crossing-over est indiqué par la flèche).

b) *Différences portant sur deux paires de chromosomes*

Deux croisements entre des individus ayant un nombre chromosomique différent par 4 unités ont été effectués: $2n = 18 \times 2n = 22$ et $2n = 20 \times 2n = 24$.

b1) 18×22

Un coup d'œil sur le tableau 6.15 permet de constater que ce croisement a régulièrement donné lieu à la formation de 7 bivalents et 2 trivalents à la méiose (fig. 6.3, 1).

Le déroulement de l'anaphase I est plus complexe que dans les cas précédents. Le nombre de chromosomes qui montent à chaque pôle est déterminé par l'orientation des trivalents sur la plaque équatoriale au stade de la métaphase I si les trivalents sont orientés chacun dans un sens, comme sur la figure 6.3, 1, les pôles de l'anaphase I auront chacun 10 chromosomes, tandis que si les trivalents s'orientent dans le même sens, un pôle recevra deux chromosomes de plus que l'autre (séparation 9-11, fig. 6.3, 2). Au stade anaphase I, on peut souvent observer un pont chromosomique et un fragment.

TABLEAU 6.15

Méiose de l'hybride expérimental entre des cytotypes à 18 et à 22 chromosomes du *C. defloratus*.

No Hybr.	parent ♀	parent ♂	2n hybr.	configuration méiotique (nb. de cellules-mères obs.)					Nb. Ind. observés
				Métaphase I		Anaphase I			
				7 II + 2 III		10-10 + pont	9-11	9-11 + pont	
78-2	FRAN, 22	X BARB, 18	20	37	5	7	12	3	2

b2) 20×24

La configuration méiotique de cet hybride est très semblable à celle du précédent, avec un bivalent de plus: 8 II et 2 III (tableau 6.16).

TABLEAU 6.16

Méiose de l'hybride expérimental entre des cytotypes à 20 et à 24 chromosomes du *C. defloratus*.

No Hybr.	parent ♀	parent ♂	2n hybr.	configuration méiotique (nb. de cellules-mères obs.)					Nb. Ind. observés
				Métaphase I		Anaphase I			
				8 II + 2 III		11-11 + pont	10-12	10-12 + pont	
78-6	THOI, 20	X ZAKO, 24	22	26	5	7	8	2	2

La séparation à l'anaphase I est 11-11 ou 10-12, selon l'orientation des trivalents, comme décrit ci-dessus.

c) *Différence portant sur trois paires de chromosomes*

Les croisements entre les cytotypes à $2n = 18$ et à $2n = 24$ impliquent une plante de la région insubrienne ($2n = 18$) et une plante des Tatras ($2n = 24$). La configuration méiotique des 10 hybrides examinés figure sur le tableau 6.17.

TABLEAU 6.17

Méiose des hybrides expérimentaux entre des cytotypes à 18 et à 24 chromosomes du *C. defloratus*.

No Hydr.	parent ♀	parent ♂	2n hydr.	configuration méiotique (nb. de cellules-mères obs.)						Nb. ind. observés
				Métaphase I			Anaphase I			
				6 11 + 3 111	10-11	10-11 + pont	9-12	9-12 + pont	10-10 + chr. isolé	
78-3	KOPA, 24	X BARB, 18	21	10	5 + 1	4	1	-	1	
72-279	GRIG, 18	X glaucus, 24	21	12	6	2	4	-	1	
72-281	glaucus, 24	X GRIG, 18	21	69	45	16	18	15	3	

Les hybrides 72-279 et 72-281 ont été réalisés par Ph. KÜPFER, qui a utilisé, comme parent à 18 chromosomes, une plante de la Grigna appartenant à la sous-espèce *crassifolius*. L'hybride que nous avons obtenu nous-même (78-3) a, comme parent à $2n = 18$, un individu de la sous-espèce *rhaeticus* de Barbellino.

Dans les deux cas, le parent à $2n = 24$ est une plante des Tatras appartenant à la sous-espèce *glaucus*.

Les résultats sont identiques, quelle que soit la morphologie de la plante à $2n = 18$ (tableau 6.17).

À la métaphase I, il se forme 6 bivalents et 3 trivalents (fig. 6.3, 3). L'anaphase I se déroule de façon semblable à celle des croisements entre des plantes différant par deux paires de chromosomes. Si les trois trivalents sont orientés dans le même sens, un pôle aura 9 chromosomes, l'autre 12. On observe la séparation 10-11 dans le cas où un des trivalents est disposé dans le sens inverse des deux autres à la métaphase I (fig. 6.3, 3).

Dans un de ces hybrides, nous avons observé un chromosome à l'écart des pôles à l'anaphase I.

Un certain nombre de cellules-mères présentent un pont et un fragment à l'anaphase I (fig. 6.3, 4).

On remarque donc que même avec des nombres chromosomiques très différents chez les parents, l'appariement méiotique des chromosomes de l'hybride est très bon, et qu'il n'y a pas d'asynédèse, même partielle.

2) Croisements entre individus à nombre chromosomique identique

Le polygone de croisement (Fig. 6.1, p. 211) indique que nous n'avons effectué que deux séries de croisements entre mêmes cytotypes, intéressant les plantes à 20 et à 22 chromosomes.

a) 20 × 20

Ces croisements impliquent des plantes provenant des Alpes et du Jura; les résultats figurent sur le tableau 6.18.

TABLEAU 6.18

Méiose des hybrides expérimentaux entre des cytotypes à 20 chromosomes de *C. defloratus*.

No Hybr.	parent ♀	parent ♂	2n hybr.	configuration méiotique (nb. de cellules-mères obs.)			Nb. ind. observés
				Métaphase I		Anaphase I.	
				10 II	10-10	10-10 + pont	
79-18 79-19	LURE	X VGRI	20	18	15	-	3
79-10	CERV	X VENT	20	21	12	-	2
79-8 79-11	THOI	X VGRI	20	56	48	-	3
80-10	TINE	X PURA	20	12	14	-	1

La configuration méiotique est identique pour tous les hybrides observés, soit 10 bivalents à la métaphase I (fig. 6.4, 6).

Nous n'avons pas observé d'univalents ou de ponts chromosomiques. Il arrive parfois que les chromosomes semblent plus lâchement appariés à la métaphase I de l'hybride qu'à celle des parents, mais ce phénomène paraît peu important et, dans son ensemble, le déroulement de la méiose est normal.

b) 22 × 22

Les croisements entre individus à $2n = 22$ ont été réalisés 1) entre des plantes pyrénéennes de morphologie différente (ssp. *medius* et ssp. *carlinifolius*) et 2) entre des plantes des sous-espèces *medius* des Pyrénées et *defloratus* de la Côte d'Or.

Comme le montre le tableau 6.19, ces deux séries de croisements ont donné des résultats entièrement différents.

b1) *Examinons tout d'abord les croisements entre plantes pyrénéennes. Comme pour les croisements entre plantes alpines à $2n = 20$, la méiose est régulière, avec ici la formation de 11 bivalents (photo 1, planche X).*

Il ne semble pas y avoir d'inversions paracentriques chez un des parents, car nous n'avons jamais observé de ponts, ni de fragments à l'anaphase I.

TABLEAU 6.19

Méiose des hybrides expérimentaux entre des cytotypes à 22 chromosomes du *C. defloratus*.

No Hybr.	parent ♀	parent ♂	2n hybr.	configuration méiotique (nb. de cellules-mères obs.)				Nb. Ind. observés	
				Métaphase I		Anaphase I			
				11 II	8 II + 2 III	11-11	11-11 + pont		10-12
1)									
78-13	OROE	X EAUX	22	36	-	27	-	-	2
78-14	GAVA	X EAUX	22	31	-	14	-	-	1
78-15	GOUR	X GAVA	22	25	-	42	-	-	2
78-21	EAUX	X COTE	22	10	-	12	-	-	1
2)									
78-16	GOUR	X FRAN	22	-	29	6	7	3	4
78-17	FRAN	X GOUR	22	-	24	10	10	12	5
78-18	FRAN	X EAUX	22	-	15	4	5	5	2

b2) *En revanche, les croisements entre des plantes pyrénéennes et des plantes jurassiennes nous ont apporté un résultat plus surprenant.*

Comme on peut le voir sur la photo 3 de la planche X et la figure 6.4, 8, p. 229, il se forme, à la métaphase I, 8 bivalents et 2 trivalents à la place des 11 bivalents attendus.

L'orientation de ces trivalents, qui peut varier d'une cellule-mère à l'autre, comme le prouvent les deux images indiquées ci-dessus, détermine le nombre de chromosomes qui migrent à chaque pôle: 10, 11 ou 12.

Ces hybrides sont hétérozygotes pour une inversion paracentrique; le nombre de cellules-mères avec un pont chromosomique et un fragment est important (fig. 6.4, 9). La fréquence d'un crossing-over au niveau de la boucle d'inversion doit être assez élevée (41% de cellules-mères avec un pont).

Nous pensons que la formation de trivalents dans ces hybrides entre cytotypes à 22 chromosomes provient d'une homologie entre une paire de chromosomes d'un des parents et deux paires de l'autre, et réciproquement. La garniture haploïde des parents peut être représentée ainsi:

gamète du parent ♀ : A B B' C D E F G H I J

gamète du parent ♂ : A A' B C D E F G H I J

A la méiose de l'hybride, on obtiendra 2 trivalents: AAA' et BBB' et 8 bivalents: CC, DD, EE, FF, GG, HH, II, et JJ.

VI. Remarques sur l'évolution du caryotype à la lumière de l'observation de la méiose des hybrides expérimentaux

Deux phénomènes peuvent être mis en évidence grâce à l'étude de la méiose des hybrides expérimentaux: 1) on est frappé par la haute fréquence des appariements (bivalents et trivalents) et l'absence d'univalents, et 2) il semble que plusieurs cytodèmes possèdent une inversion paracentrique sur une paire de chromosomes.

1) Le problème des trivalents et l'évolution du caryotype

On peut essayer d'expliquer la formation de trivalents, observée à la méiose des hybrides expérimentaux, mais aussi dans les populations naturelles, de plusieurs manières.

Il peut s'agir d'un phénomène de polysomie, comme cela a été observé chez *Datura* par BLAKESLEE (travaux passés en revue par MANGENOT dans le traité de cytologie de GUILLIERMOND *et al.* (1933), p. 903-918). Il s'agit, chez le *Datura stramonium*, de mutants polysomiques dus à une non-disjonction lors de la division méiotique, phénomène compliqué parfois par la formation d'isochromosomes (mutants secondaires) ou par des translocations multiples (mutants tertiaires). Chez ces mutants polysomiques de *Datura*, qu'ils soient primaires, secondaires ou tertiaires, on observe toujours une augmentation de la masse totale de chromatine.

Chez *Carduus*, nous ne pensons pas que de tels comportements anormaux des chromosomes lors de la division réductionnelle puissent jouer un rôle important dans l'évolution du caryotype, mais nous n'écartons pas la possibilité de polysomie plus ou moins accidentelle chez l'une ou l'autre espèce de ce genre, au moins localement. Si ce phénomène jouait un rôle important, la longueur du caryotype devrait être proportionnelle à l'addition d'un ou de plusieurs chromosomes à un stock de base. Or nous avons montré, par des mesures de longueur des chromosomes, que ce n'était pas le cas et qu'il fallait plutôt imaginer des remaniements structuraux sans polysomie pour rendre compte du passage d'un cytotype à l'autre.

FAVARGER et KÜPFER (1970) font intervenir ces remaniements pour expliquer les différents nombres chromosomiques qu'ils trouvent dans le groupe du *Carduus defloratus*. Ces auteurs s'inspirent de MATTHEY (1949) et de STEBBINS (1950) pour établir un schéma permettant de comprendre le passage d'un cytotype à l'autre. Ce schéma est basé sur un phénomène de translocation inégale entre deux paires de chromosomes.

FAVARGER et KÜPFER (*op. cit.*) pensent que le nombre de base primitif du *C. defloratus* est $n = 11$, en raison de la grande fréquence de ce nombre chromosomique dans ce groupe et de sa présence chez d'autres taxons du genre *Carduus*. A partir de ce nombre, leur schéma permet d'expliquer la naissance de cytotypes à $n = 10$, puis à $n = 9$. Selon ces auteurs, la naissance du cytotype à $n = 12$ serait probablement due à une deuxième translocation inégale sur une paire de chromosomes de cytotype à $n = 11$, selon le schéma de STEBBINS (*op. cit.*).

Si $n = 11$ est effectivement le nombre chromosomique le plus fréquent dans le groupe du *C. defloratus* [voir figure 3.10, chap. 3 (GREMAUD, 1981a, p. 59)], nous avons montré ci-dessus que le caryotype à $n = 11$ des Pyrénées est différent de celui du Jura ; il y a en effet formation de trivalents à la méiose de l'hybride entre ces deux cytotypes de provenances différentes. Ceci impli-

que une évolution divergente de ce cytotype, évolution qui peut être intervenue soit après la séparation de populations primitivement à $n = 11$ avec caryotype semblable, soit lors de la naissance de ce cytotype dans deux régions différentes.

D'autre part, FAVARGER et KÜPPER (*op. cit.*) se fondaient sur les comptages à $n = 11$ de KAZUBOWSKA (1955) sur les plantes de la sous-espèce *glau-cus* des Tatras et supposaient que la variabilité cytologique de ce groupe dans les Alpes était due à une hybridation entre des populations à $n = 11$ des deux extrémités de l'aire, c'est-à-dire des Tatras et des Pyrénées.

Le fait que les plantes des Tatras aient $n = 12$ ne change pas beaucoup les fondements de cette hypothèse, mais nous pensons que si l'hybridation peut intervenir entre des populations voisines, il est difficile d'imaginer la rencontre de populations aussi éloignées que celles des Tatras et des Pyrénées, même en invoquant le phénomène des glaciations.

Il faudrait, d'après nous, rechercher le nombre de base de ce groupe au centre de l'aire de répartition, c'est-à-dire dans les Alpes, et imaginer un mode d'évolution centrifuge, avec fixation de certains cytotypes à la périphérie.

Le schéma de STEBBINS (*op. cit.*) reproduit sur la Fig. 6.7 [tiré de STEBBINS (1971), p. 87] montre le passage d'un nombre chromosomique à un nombre supérieur ou inférieur au moyen de translocations inégales.

En se basant sur ce schéma, il est possible d'expliquer la présence de trivalents à la méiose des hybrides expérimentaux (voir Fig. 6.8).

Sur cette figure, nous n'avons représenté schématiquement qu'une partie du nombre gamétique des divers cytotypes du *C. defloratus* (pour chaque cytotype, 6 chromosomes n'ont pas été figurés).

Nous supposons le passage d'un nombre de base égal à 9 (nombre présent dans les populations des Alpes ligures, maritimes et insubriennes) à des nombres supérieurs ($n = 10, 11, 12$), ce qui fait intervenir une seconde translocation inégale selon le schéma de STEBBINS (Fig. 6.7).

Dans notre schéma (Fig. 6.8), le chromosome «blanc» du cytotype à $n = 9$ a pu donner naissance à deux chromosomes plus petits du cytotype à $n = 10$, qui sont chacun homologues d'une partie du grand chromosome du cytotype à $n = 9$. Cette homologie permet d'expliquer la formation d'un trivalent à la méiose de l'hybride entre le cytotype à $n = 9$ et celui à $n = 10$. Si une des paires intactes de ce cytotype à $n = 10$ subit des translocations inégales, on peut aboutir à la formation de deux cytotypes différents à $n = 11$, selon la paire touchée par les mutations chromosomiques. Enfin, à partir de ces cytotypes à $n = 11$, on obtient un cytotype à $n = 12$ suivant le même schéma.

Sur la figure 6.8, nous avons indiqué les trivalents observés à la méiose des hybrides entre ces divers cytotypes. On constate que le nombre de triva-

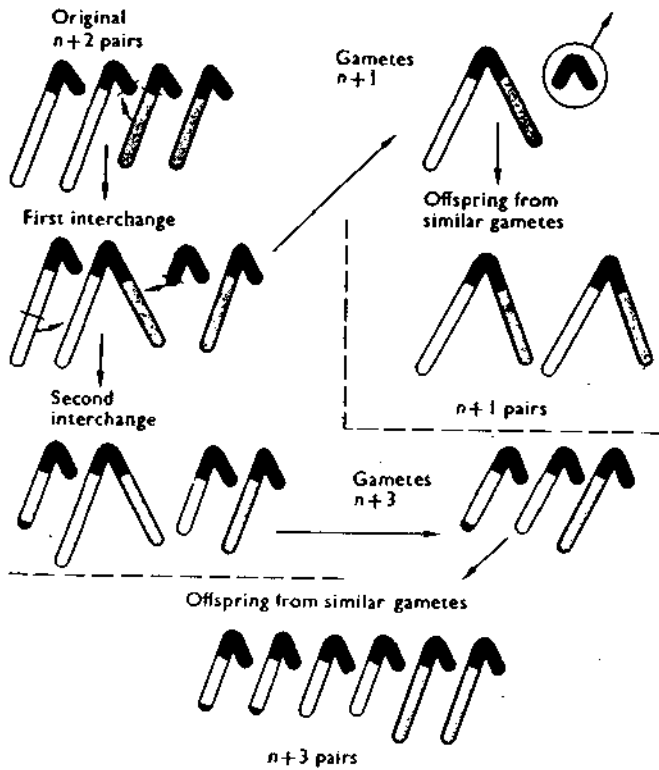


Fig. 6.7. — Schéma tiré de STEBBINS (1971), p. 87.

Diagram showing how, by means of reciprocal translocation of unequal chromosomal segments, the basic chromosome number can be decreased or increased. The parts of the chromosomes coloured black are assumed to contain no genes essential for the survival of the organism.

lents observés correspond bien aux possibilités de formation de telles associations chromosomiques.

Selon ce schéma, ces trivalents comprennent un grand chromosome et deux plus petits (Fig. 6.9); or, dans les trivalents observés à la méiose (par ex. photo 3, planche III (premier article) et photo 3, planche X), le chromosome qui se trouve à la pointe du trivalent en forme de V est en général plus grand que ceux des bras de ce V. Il faut noter que ce phénomène de trivalents inégaux avait déjà été observé par FAVARGER et KÜPFER (1970) à la méiose d'une plante à $2n = 21$ du Col des Estroques (Hautes-Alpes).

On rencontre certaines difficultés si l'on tente d'appliquer ce schéma aux phénomènes observés à la méiose des divers cytotypes trouvés dans la nature.

En particulier, il est difficile de comprendre pourquoi l'on observe, chez les plantes à nombre chromosomique impair, tantôt un univalent, tantôt un trivalent à la méiose. De même, la présence de chromosomes B dans notre

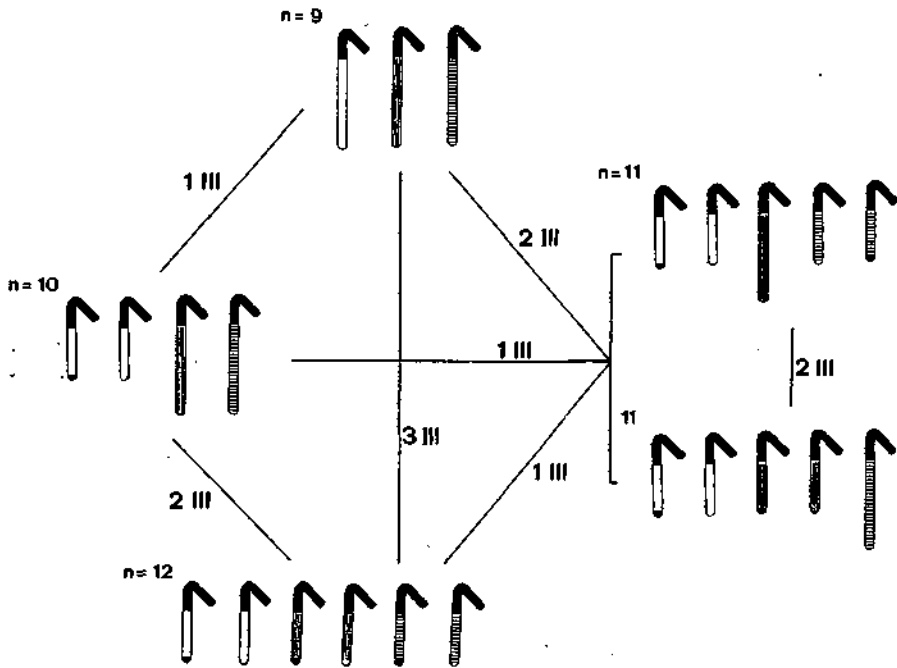


Fig. 6.8. — Schéma de l'évolution du caryotype dans le groupe du *Carduus defloratus*. Voir explications dans le texte ci-dessus.

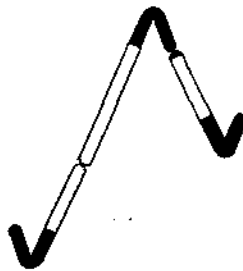


Fig. 6.9. — Mode de formation d'un trivalent à la méiose d'un hybride entre deux cytotypes représentés schématiquement sur la figure 6.8.

matériel n'est pas explicable au moyen de notre schéma. FAVARGER et KUPFER (*op. cit.*) ont émis l'hypothèse d'une hétérochromatisation de petits chromosomes pour rendre compte des observations de chromosomes B qu'ils ont faites dans ce groupe de plantes. Nous n'avons aucune preuve pour confirmer ou infirmer cette hypothèse, car l'étude des hybrides expérimentaux ne nous a guère renseigné sur le phénomène des chromosomes B.

La présence d'univalents chez les plantes à nombre chromosomique impair pourrait être expliquée, soit par un nombre insuffisant de chiasmata,

soit de la façon suivante. D'après notre schéma, une plante à $2n = 19$ aurait une constitution chromosomique qui peut être représentée ainsi :

A B C D E F G H I

A' A'' B C D E F G H I

où A' et A'' sont chacun homologue d'une partie de A.

À la méiose de cette plante, il pourrait arriver que la constitution des gamètes diffère suivant la séparation du trivalent et qu'en plus des gamètes identiques à ceux des parents, on obtienne des gamètes de ce type :

A' B C D E F G H I et A A'' B C D E F G H I

Si le gamète à 10 chromosomes avec la constitution indiquée ci-dessus rencontre un gamète à 9 avec la constitution décrite pour la plante à $2n = 19$ de départ, on aura la formule chromosomique suivante :

A B C D E F G H I

A A'' B C D E F G H I

À la méiose d'une telle plante, l'appariement se ferait mieux entre les chromosomes A entièrement homologues qu'entre ceux-ci et le chromosome A'', partiellement homologue avec A (homéologue), et possédant une force d'appariement trop faible ou neutralisée par la force d'appariement de ces chromosomes homologues ; on observerait donc un univalent (A'').

Le même phénomène est envisageable avec les cytotypes à nombre chromosomique impair plus élevé, c'est-à-dire chez les plantes à $2n = 21, 23$ ou 25.

Sur notre schéma (Fig. 6.8), nous n'avons pas indiqué la possibilité d'un cytotype à $n = 13$, car nous n'avons observé qu'une seule plante possédant ce nombre (à Hirschwang, au pied de la Raxalpe), mais rien ne permet de penser que la naissance d'un tel cytotype suive une autre voie que celle proposée par notre schéma.

D'autre part, ce schéma permet de comprendre pourquoi le caryotype des plantes à $2n = 24$ n'est pas beaucoup plus long que celui des plantes à 22, 20 ou 18 chromosomes. En effet, il n'y a entre ces cytotypes que la différence formée par les parties centromériques et plus ou moins hétérochromatiques ou sensées ne pas porter de gènes vitaux pour la survie de ces organismes (représentées en noir sur notre schéma), et non une différence de chromosomes entiers ou de bras de chromosomes.

VII. Observations sur la méiose d'hybrides interspécifiques de *Carduus*

La fréquence des appariements méiotiques des chromosomes des hybrides expérimentaux à l'intérieur du groupe du *C. defloratus* est très élevée, si on la compare à celle des hybrides interspécifiques de *Carduus*.

La méiose de deux de ces hybrides a pu être observée. Dans un premier, *C. defloratus* ssp. *carlinifolius* ($n = 9$) \times *C. litigosus* ($n = 16$), trouvé à Col-lardente (Alpes ligures), dans une région où les deux taxons parentaux crois-

sent côte à côte (aspect morphologique de cet hybride : 2ème article, photo 2, planche VIII), on peut observer une méiose irrégulière (photo 5, planche X), avec des univalents et des multivalents ou des bivalents inégaux. Il faut noter que le nombre chromosomique ($n = 16$) et la position systématique (sous-section *acanthoides* Kazmi) du *C. litigiosus* éloignent considérablement ce taxon du groupe du *C. defloratus*; le pollen de cet hybride est presque entièrement stérile (voir chap. 8).

Un deuxième hybride, *C. defloratus* ssp. *crassifolius* ($n = 10$) \times *C. carduelis* ($n = 11$), trouvé au Plöckenpass (Alpes carniques), en compagnie des parents, présente une méiose un peu moins perturbée (fig. 6.4, 10 à 6.4, 13).

Dans une cellule-mère du pollen, nous avons pu observer 9 bivalents et un trivalent (fig. 6.4, 10), tandis que dans les autres cellules-mères, on trouve un nombre variable (1 à 5) d'univalents (fig. 6.4, 11 à 13).

La présence d'un trivalent est régulièrement notée dans la plupart des cellules-mères.

Carduus carduelis, qui appartient à la sous-section *deflorati*, est systématiquement assez proche du *C. defloratus*. La formation de 8 à 9 bivalents à la méiose de cet hybride tend à prouver qu'il existe une certaine parenté entre ces deux taxons.

Toutefois, les *C. carduelis* et *C. defloratus* sont protégés contre l'échange de gènes par une stérilité des hybrides qui se marque bien au niveau du pollen (voir chap. 8, p. 260).

VIII. Bref aperçu sur la morphologie des hybrides expérimentaux

Comme nous l'avons dit dans l'introduction à ce chapitre, le but principal de l'étude des hybrides expérimentaux est surtout d'ordre cytogénétique.

Nous avons donc laissé de côté la morphologie de ces hybrides, car une telle étude aurait demandé la culture d'un grand nombre d'individus par croisement et beaucoup de temps pour l'analyse de la variation morphologique. Ces observations auraient permis de tirer des enseignements sur l'hérédité des caractères, mais il n'est pas certain qu'elles aient fourni des données capables de nous éclairer sur l'évolution de ce groupe de plantes.

Les quelques caractères morphologiques des hybrides F_1 que nous avons observés se sont révélés intermédiaires entre ceux des parents.

C'est particulièrement le cas pour la forme des feuilles (Fig. 6.10), la position du capitule à maturité (photo 4, planche IX) et la forme et la taille des bractées involucreales (photos 1 et 2, planche IX, 2ème article).

A la génération F_2 , provenant de l'autofécondation d'un hybride entre les sous-espèces *glaucus* et *cartinifolius*, nous avons observé une variation plus ou moins continue, surtout au niveau des caractères foliaires.

Cela indique que de nombreux gènes agissent sur la forme de ces organes (phénomène de polygénie).

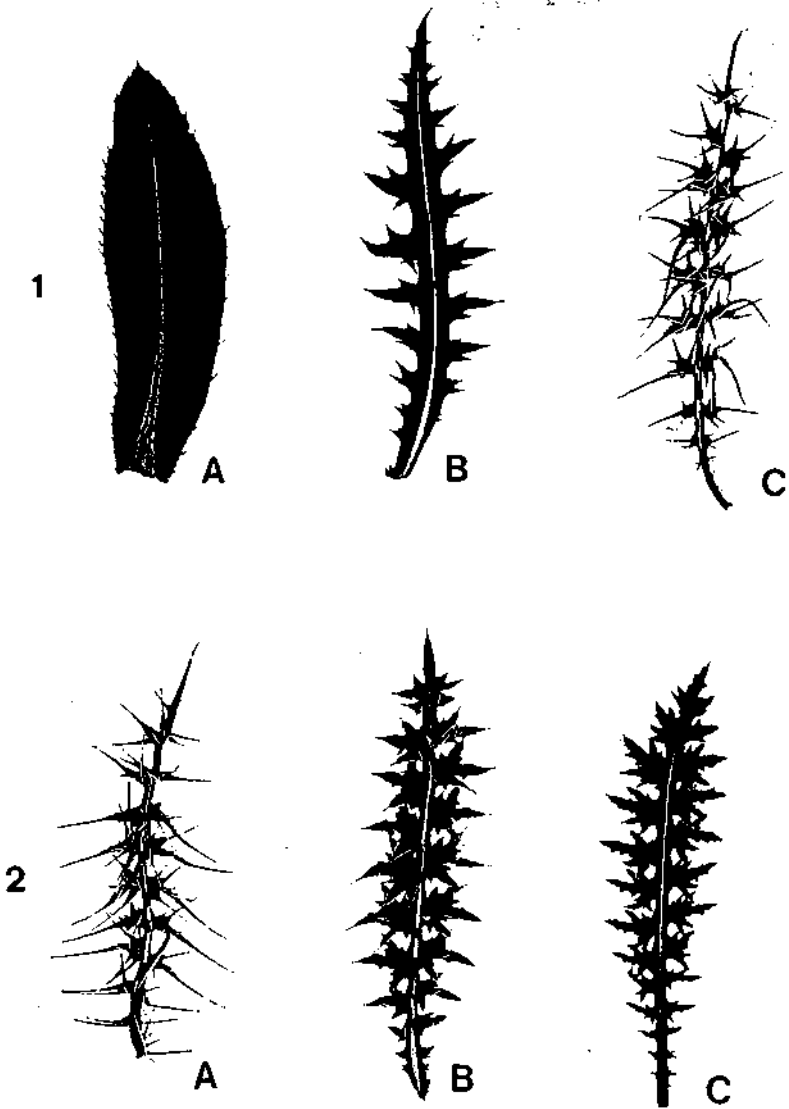


Fig. 6.10. — Forme des feuilles de deux hybrides expérimentaux entre des taxons du groupe du *C. defloratus*.

1 - *ssp. glaucus* × *ssp. carlinifolius*: A - *ssp. glaucus*, Klasterisko, Slovaquie (76-606); B - hybride (78-12); C - *ssp. carlinifolius* (76-1623). C - *ssp. carlinifolius* (76-1623).
 2 - *ssp. carlinifolius* × *ssp. medius*: A - *ssp. carlinifolius*, Peña de Oroel (76-1622); B - hybride (78-13); C - *ssp. medius*, Les Eaux-Chaudes (76-1613).

CHAPITRE 7

CARPOLOGIE

I. Introduction

Les travaux de DITTRICH (1966, 1968, 1969, 1970) constituent la meilleure contribution à l'étude carpologique des *Cynareae*.

Cet auteur a pu montrer que, sur la base de la morphologie et de l'anatomie de l'akène, on pouvait séparer les taxons de la tribu des *Cynareae* jusqu'au niveau générique, parfois même jusqu'au niveau de la section.

Dans une autre tribu, les *Anthemideae*, KYNCLOVA (1970) montre que presque chaque espèce possède une structure anatomique et une morphologie de l'akène particulières.

Nous avons entrepris l'étude de l'akène du genre *Carduus* en nous basant sur les travaux de DITTRICH (*op. cit.*) et de KYNCLOVA (*op. cit.*). Dans un travail paru en 1970, le premier de ces auteurs étudie la morphologie du fruit des *Carduinae*: il démontre qu'il existe des différences intergénériques, mais ne parle pas du niveau spécifique. De plus, ce travail ne comporte qu'une partie morphologique, la partie anatomique devant suivre. Ainsi, à notre connaissance, l'étude anatomique de l'akène du genre *Carduus* reste à faire.

II. Méthodes

Nous avons tenté quelques sondages au moyen de coupes transversales, effectuées à l'aide d'une lame de rasoir. Ces coupes ont été traitées de la façon suivante:

Eau de Javel: 15'; rinçage à l'eau; eau acétique: 5'; carmin aluné: 15'; vert d'iode: 5'; rinçage à l'eau; montage dans la glycérine.

Rappelons que cette coloration permet de différencier la lignine, qui se colore en vert, de la cellulose, qui se colore en rouge.

III. Observations générales

Les seuls renseignements que nous ayons trouvés sur l'anatomie de la paroi du fruit et de la graine de *Carduus* se trouvent dans un travail de LAVIALLE (1912), dont nous reproduisons une figure (Fig. 7.1).

D'après cet auteur, cette paroi est identique chez toutes les espèces de *Carduus* qu'il a étudiées (*C. acanthoides* L., *C. crispus* L., *C. argentatus* L., *C. tenuiflorus* Curt., *C. defloratus* L., *C. kernerii* Simk. et *C. personata* (L.) Jacq.).

Cette paroi se compose des parties suivantes:

1) Un péricarpe (paroi du fruit), comprenant une zone interne oxalifère, une zone externe qui renferme 4 faisceaux libéro-ligneux, et un épiderme à grandes cellules et à cuticule épaisse;

2) Un tégument (paroi de la graine) dont l'épiderme externe (épitesta) est très développé et lignifié, alors que la couche interne, parenchymateuse, est presque complètement résorbée;

3) Un albumen réduit à une seule assise de cellules protéiques.

Dans les grands traits, nous avons retrouvé cette structure de base, mais avec plusieurs variantes.

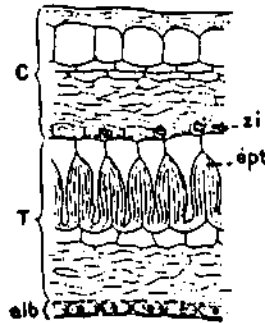


Fig. 7.1. — Anatomie de la paroi de l'akène d'après LAVIALLE (1912).

Carduus tenuiflorus. Coupe transv. du fruit mûr; C, paroi du fruit; T, tégument; épt, épiderm. ext. du tég.; zi, zone int. écrasée contenant les cristaux; alb, assise protéique. Gr.: 320.

Le point le plus intéressant se situe au niveau de la structure de l'épiderme.

Contrairement à ce que LAVIALLE (*op. cit.*) écrit, ce n'est pas une véritable cuticule qui surmonte l'épiderme: c'est la paroi externe des cellules épidermiques, de nature cellulosique (colorée en rose à la double coloration), et d'épaisseur plus ou moins importante (5-10 μm).

La nature non cutinique de cette structure est confirmée par un essai au rouge Soudan III qui ne produit aucune coloration à ce niveau.

DITTRICH (1968) parle aussi de cuticule pour désigner cette structure dans le genre *Centaurea*; nous conserverons, par commodité, le terme de «cuticule», mais il faut se souvenir que c'est une paroi cellulosique.

Sous cette «cuticule», la nature de l'épiderme peut varier considérablement. Nous avons trouvé 3 types principaux de structures épidermiques:

a) Les parois des cellules épidermiques sont entièrement cellulosiques, les radiales sont minces; les cellules renferment une substance jaunâtre, d'aspect gras, dont nous préciserons la nature plus loin.

L'abondance de ce produit, et par conséquent la grandeur des cellules épidermiques dans le sens radial, peut varier légèrement d'un individu à l'autre d'un même taxon; la variation de la quantité de ce produit est également significative entre les différentes espèces observées.

b) Les parois des cellules épidermiques sont également de nature cellulosique, mais les cellules n'ont qu'une lumière très petite, des parois radiales courtes et épaissies, et ne contiennent pas de substance d'aspect gras (photos 4 et 5, pl. XI).

c) Toutes les cellules épidermiques, ou une partie de celles-ci, possèdent, à l'intérieur de leurs parois cellulosiques, des épaississements lignifiés (colorés en vert à la double coloration). La densité de ces cellules lignifiées peut varier d'un individu à l'autre. Comme dans la structure b), la substance intracellulaire est absente (photos 1 et 2, pl. XI).

Deux points ont retenu notre attention et méritent une discussion :

la nature de la substance jaunâtre contenue dans les cellules épidermiques et la forme des épaississements lignifiés.

Prenons d'abord le cas de ces épaississements. En coupe transversale, on peut voir soit un anneau simple de lignine à l'intérieur du cadre cellulosique, soit un anneau irrégulier avec des épaississements plus importants par endroit.

Pour avoir une vue d'ensemble de la cellule épidermique, nous avons arraché un lambeau d'épiderme que nous avons coloré de la même façon que les coupes transversales.

On voit alors apparaître une spirale de lignine dont les tours sont perpendiculaires à l'axe longitudinal de la cellule dans le cas de l'anneau simple (photo 4, pl. XIII, et plus ou moins parallèles à cet axe dans le cas de l'anneau irrégulier (photo 6, pl. XIII).

Ces deux types d'épaississements ne se rencontrent pas chez les mêmes taxons. La spirale allongée, plus ou moins parallèle au grand axe de la cellule, ne se trouve que dans quelques populations du *C. defloratus* L. *sens. lat.* des Alpes orientales.

L'autre type de spirale est plus fréquent, puisqu'on le trouve chez les *C. personata* (L.) Jacq., *C. crispus* L., *C. tmoleus* Boiss., *C. carduelis* (L.) Gren. et *C. defloratus* L. *ssp. medius* (Gouan) Hayek.

La nature de la substance présente dans les cellules épidermiques pose un problème assez complexe.

DITTRICH (1968) signale, dans le péricarpe de l'akène de *Centaurea*, des substances formant des sphères brunes, qui fusionnent fréquemment et peuvent remplir complètement la cellule. Il nomme ces substances «tanins» («Gerbstoffe»), en précisant que leur nature chimique exacte est encore inconnue.

Quelques tests simples nous ont permis de cerner la famille chimique à laquelle doit se rattacher la substance trouvée chez *Carduus*.

L'observation des coupes anatomiques montre qu'elle résiste au passage dans l'eau de Javel. Une partie des akènes observés ont été conservés dans

l'alcool à 70% ; cette substance ne se dissout pas dans ce liquide. En revanche, elle se dissout dans le chloroforme. Les photos N° 1 et 2 (pl. XII) montrent une coupe avant et après un passage dans du chloroforme. On remarque que la substance qui emplissait les cellules épidermiques a complètement disparu (flèches) et que les parois radiales sont repliées.

Un test au rouge Soudan III montre une forte coloration orangée de cette substance, ce qui indique une nature lipidique et vient confirmer ce que le test au chloroforme laissait supposer.

Néanmoins, des analyses plus précises sont indispensables pour avoir une confirmation de cette première hypothèse.

Nous devons ces analyses à la compétence et au dévouement de M. A. J. RAWYLER, assistant au Laboratoire de Physiologie végétale de l'Université de Neuchâtel.

PLANCHE XI

Anatomie de la paroi de l'akène du *C. defloratus* (coupes transversales).

- 1 - 76-1589 - ssp. *medius*, Portet d'Aspet : épiderme du péricarpe partiellement lignifié.
- 2 - 76-1589 - ssp. *medius*, Portet d'Aspet : épiderme du péricarpe entièrement lignifié.
- 3 - 71-1081 - ssp. *defloratus*, Reculet : cellules épidermiques du péricarpe remplies de substances lipidiques (zone pâle).
- 4 - 78-1703 - ssp. *crassifolius*, Vrsic : cellule épidermique du péricarpe à « cuticule » très épaisse.
- 5 - 78-260 - ssp. *crassifolius*, Passo Pura : même type d'épiderme que 4.
- 6 - 78-36 - ssp. *carlinifolius*, Colliardente : épiderme du péricarpe avec quelques cellules lignifiées.

PLANCHE XII

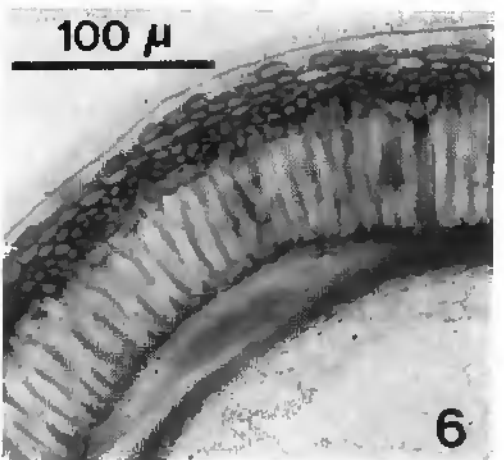
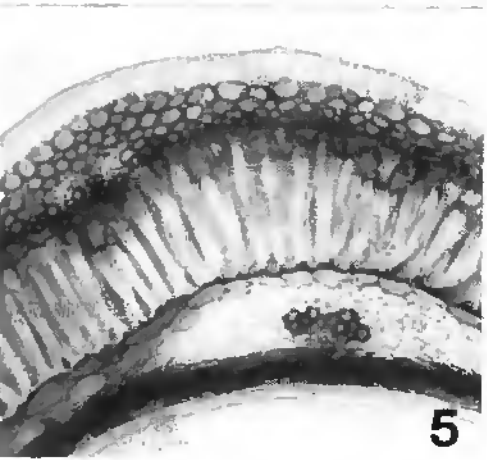
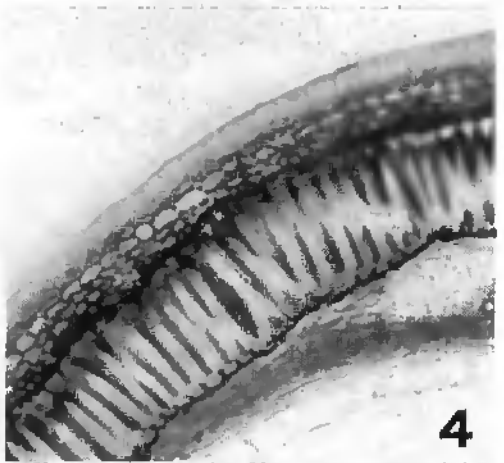
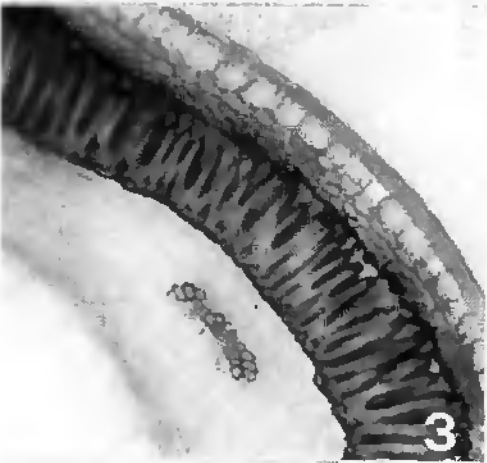
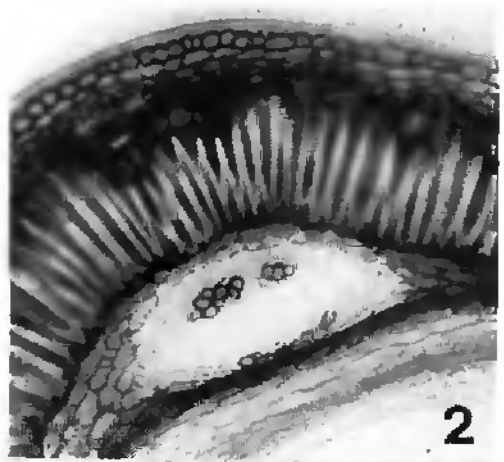
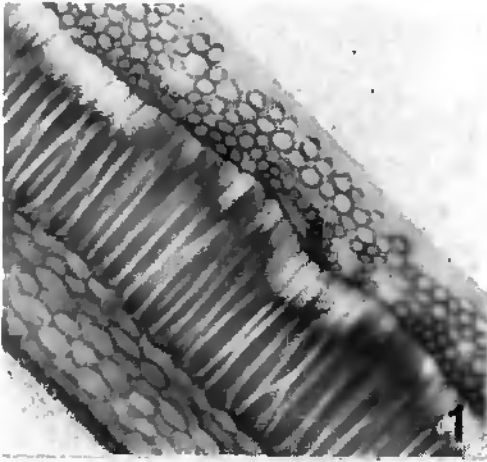
Anatomie de la paroi de l'akène du *C. defloratus*, des hybrides expérimentaux et du *C. tenuiflorus* (coupes transversales).

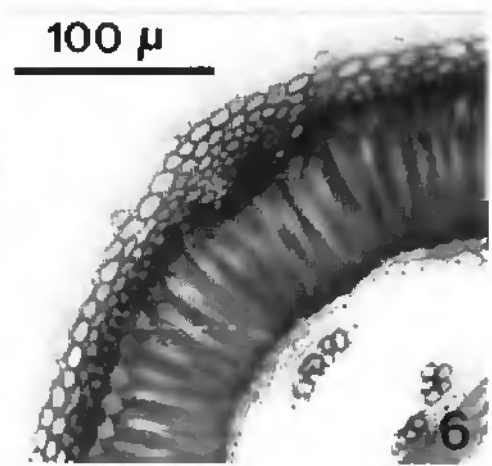
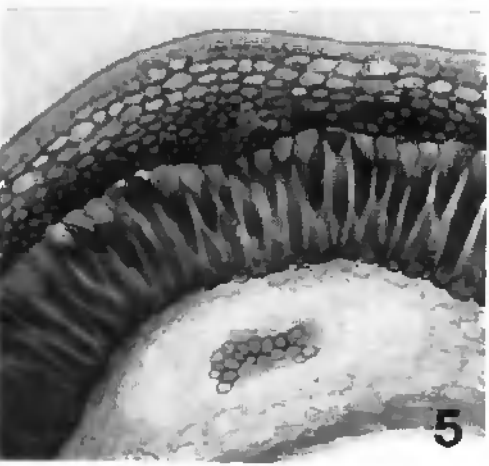
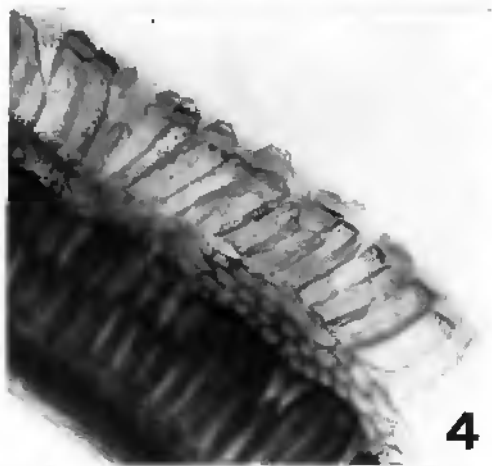
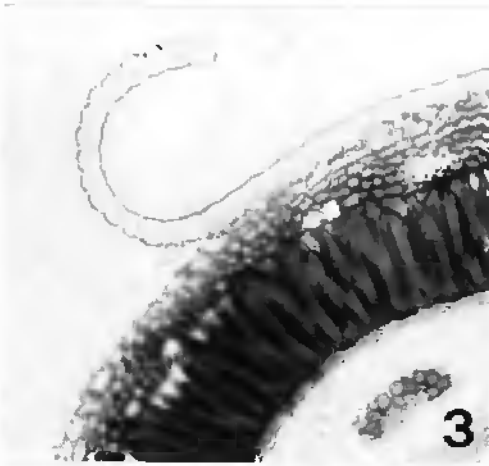
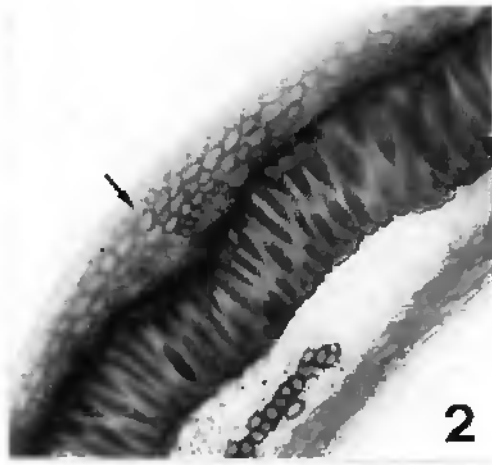
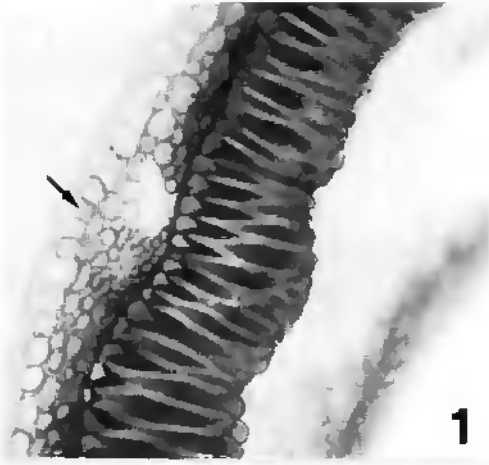
- 1 - 78-247 - ssp. *carlinifolius*, Col d'Allos : cellules épidermiques du péricarpe lipidogènes (flèche, zone pâle).
- 2 - 78-247 - même provenance : après traitement de la coupe au chloroforme. La flèche indique les cellules épidermiques vidées de leur contenu lipidique (la zone pâle a disparu).
- 3 - 76-605 - ssp. *glaucus*, Kopanecka : « cuticule » soulevée par rupture des parois radiales lors de la coupe. Cette « cuticule » correspond à la paroi externe des cellules.
- 4 - 76-604 - *C. tenuiflorus* Curt., Bunclody (Irlande) : Contenu lipidique important.
- 5 - 78-15 - Hybride *medius* (Gourette) × *carlinifolius* (Gavarnie) : contenu lipidique peu abondant.
- 6 - 78-14 - Hybride *carlinifolius* (Gavarnie) × *medius* (Eaux-Chaudes) : quelques cellules lignifiées.

PLANCHE XIII

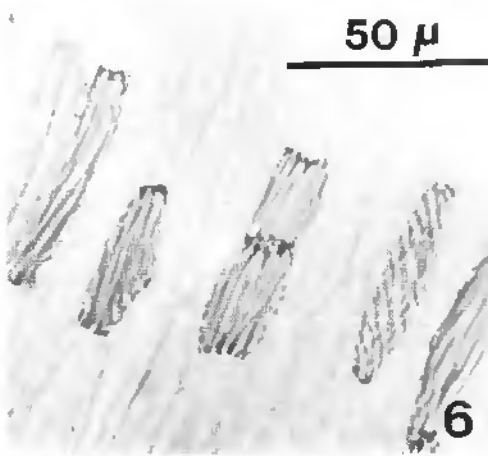
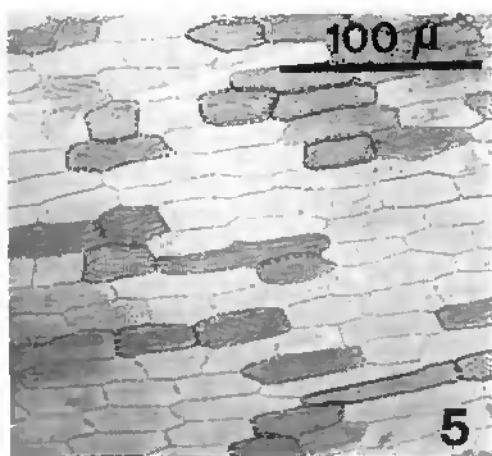
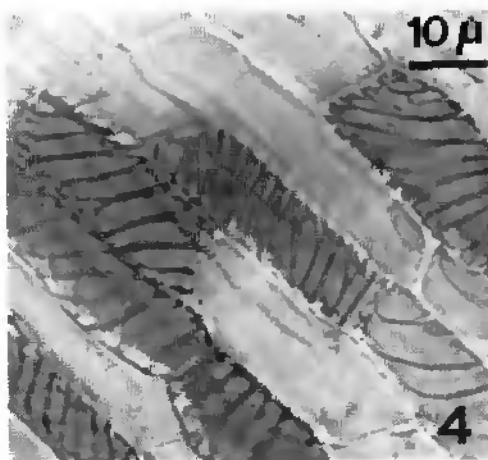
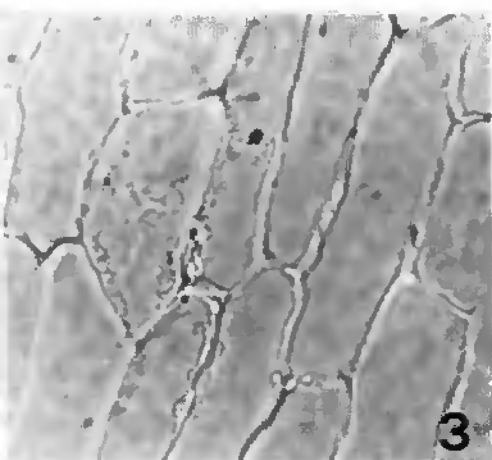
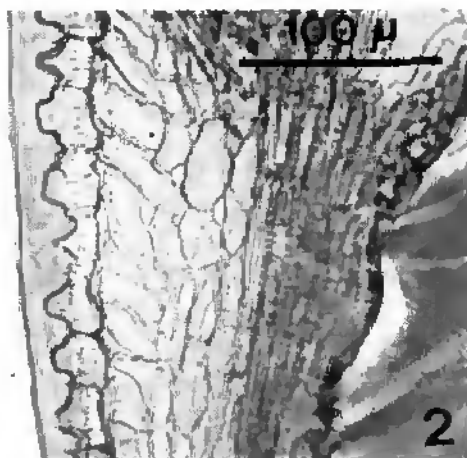
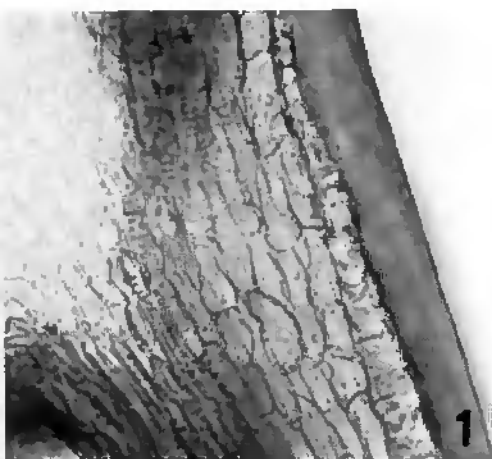
Anatomie de l'épiderme du péricarpe du *C. defloratus* et du *C. carduelis* (L.) Gren.

- 1, 2 : coupes longitudinales radiales de la région apicale.
- 3-6 : voes tangentielles superficielles.
- 1 - 76-605 - ssp. *glaucus*, Kopanecka : à droite : « cuticule » très épaisse surmontant des cellules lipidogènes (zone pâle).
- 2 - 76-1589 - ssp. *medius*, Portet d'Aspet : cellules épidermiques à épaississements lignifiés en crénaux.
- 3 - 76-605 - ssp. *glaucus*, Kopanecka : cellules à parois entièrement celluloseuses.
- 4 - 78-1723 - *C. carduelis* (L.) Gren., Plöckenpass : cellules avec épaississements lignifiés spiralés.
- 5 - 78-1704 - ssp. *crassifolius*, Val Vestino : répartition discontinue des cellules avec épaississements lignifiés spiralés.
- 6 - 78-1704 - même coupe : épaississements lignifiés à spirale allongée.





100 μ



Un extrait au chloroforme a permis de réaliser une chromatographie sur couche mince. Les Fig. 7.2 et 7.3 montrent le résultat de cette chromatographie: l'éluant utilisé pour 7.2 est du chloroforme, pour 7.3, un mélange d'éther de pétrole (10 parties), de diéthyl éther (10 parties) et d'acide acétique glacial (1 partie). Dans les deux cas, le révélateur est constitué par de l'acide sulfurique concentré (H_2SO_4) vaporisé à chaud.

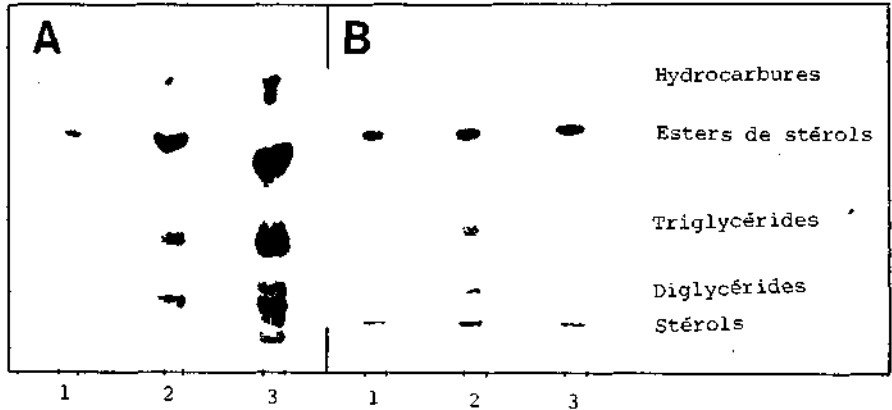


Fig. 7.2. — Chromatographie sur couche mince. L'éluant est du chloroforme.

A: *C. nigrescens*. B: *C. defloratus*.

1, 2, 3 indiquent les dépôts de substance en quantités croissantes. (1 = 20 μ l, 2 = 50 μ l, 3 = 100 μ l).

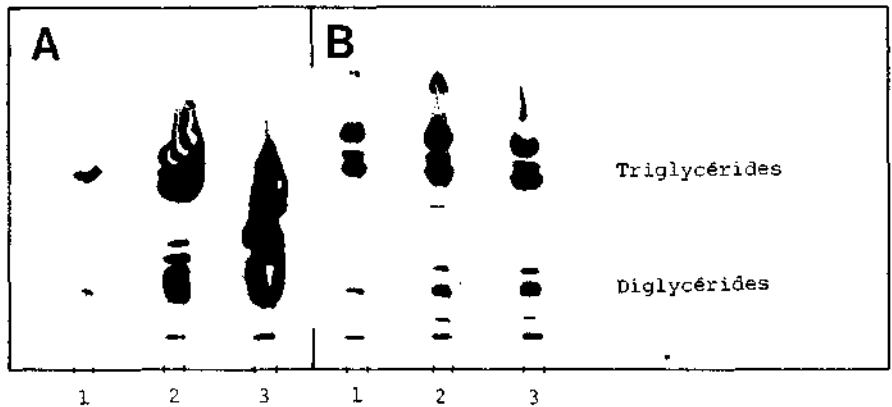


Fig. 7.3. — Chromatographie sur couche mince. L'éluant est constitué par de l'éther de pétrole (10 parties), du diéthyl-éther (10 parties) et de l'acide acétique glacial (1 partie).

Même légende que la figure 7.2.

Deux échantillons ont été soumis à cette analyse: les *Carduus nigrescens* (A) et *Carduus defloratus* ssp. *carlinifolius* (B).

On remarque qu'il y a plus de substances chez le *C. nigrescens*, mais que ce sont en grande partie les mêmes substances: diglycérides, triglycérides, stérols, esters de stérols.

TABLEAU 7.1

Observations anatomiques de la paroi de l'akène chez quelques espèces de *Carduus*.

Taxons	Epiderme du péricarpe		Péricarpe		Epitesta	Rapport péri-carpe: épitesta	Nb ind.
	lignine	lipides	Nb couches cell.	épaisseur (µ)			
sect. <u>carduus</u>							
subsect. <u>nutantes</u>							
ser. <u>nutantes</u>							
<i>C. nutans</i> L.	-	+	5-8	37	74	0,50	5
<i>C. broteri</i> Welw.	-	+	6-7	31	58	0,53	1
ser. <u>lanuginosi</u>							
<i>C. platypus</i> Lange	-	+	5-7	31	84	0,37	2
subsect. <u>acanthoides</u>							
ser. <u>acanthoides</u>							
<i>C. acanthoides</i> L.	-	+	8-9	58	77	0,70	2
<i>C. tmoleus</i> Boiss.	+	-	5-6	23	73	0,31	1
ser. <u>crispi</u>							
<i>C. crispus</i> L.	+	-	4-7	27	70	0,39	3
<i>C. personata</i> (L.) Jacq.	+	-	2-4	14	55	0,26	5
<i>C. litigiosus</i> Nocc. & Balb.	-	+	5-7	41	77	0,53	2
subsect. <u>deflorati</u>							
ser. <u>nigrescentes</u>							
<i>C. nigrescens</i> Vill.	-	+	5-6	29	71	0,41	2
<i>C. vivariensis</i> Jord.	-	+	6-7	39	71	0,55	2
ser. <u>candicans</u>							
<i>C. candicans</i> Waldst. & Kit.	-	+	5-8	37	70	0,53	2
<i>C. carduelis</i> (L.) Gren.	+	-	3-5	23	91	0,25	3
subsect. <u>scariosi</u>							
ser. <u>scariosi</u>							
<i>C. carlinoides</i> Gouan	-	*	3-6	31	65	0,48	2
sect. <u>leptocephali</u> Rechb. f.							
<i>C. tenuiflorus</i> Curt.	-	++	3-4	19	42	0,45	1

Il s'agit bien de lipides, comme le laissent supposer les quelques tests effectués sur les coupes anatomiques; cette chromatographie a permis de constater que c'est un mélange complexe.

La présence de substances lipidiques non volatiles en si grande quantité dans un épiderme est, à notre connaissance, assez rare.

On a signalé, dans plusieurs familles, des poils glanduleux à sécrétion lipidique, par exemple chez les Simaroubacées (CLAIR-MACZULAJTYS et BORY, 1980) et les Composées (SCHNEPF, 1969).

Nous n'avons trouvé aucun renseignement sur un épiderme dont toutes les cellules renferment des lipides, comme c'est le cas chez certaines espèces de *Carduus*.

Quant au rôle joué par ces substances lipidiques, c'est un problème qui est encore à résoudre.

IV. Structure de la paroi de l'akène dans quelques espèces de *Carduus*

Ces observations sont résumées dans le tableau 7.1 où les espèces sont classées selon KAZMI (1964).

Au niveau de la structure de l'épiderme, on peut constater que certaines séries sont hétérogènes: ser. *acanthoides*, *crispi* et *candicantes*.

Dans le *C. tenuiflorus*, espèce annuelle, les cellules épidermiques sont très allongées radialement et renferment une grande quantité de lipides (photo 4, pl. XII).

Un fait intéressant à noter dans la série *crispi*: les deux espèces diploïdes *C. crispus* et *C. personata* possèdent de la lignine dans l'épiderme, alors que l'espèce polyploïde *C. litigiosus* ($2n = 32$, GREMAUD, 1977), en est dépourvue, mais possède des lipides.

L'épaisseur du péricarpe varie beaucoup d'un taxon à l'autre, de même que l'épaisseur de l'épitésta. La paroi du fruit est la plus mince chez le *C. tenuiflorus* et la plus épaisse chez le *C. acanthoides*.

Cette étude mériterait d'être poursuivie sur une plus grande échelle pour avoir une vue d'ensemble de toutes les séries du genre *Carduus*. Des recherches plus précises dans le domaine de la carpologie permettraient peut-être de fournir des éléments nouveaux pour la systématique de ce genre.

V. Structure de la paroi de l'akène dans le groupe du *C. defloratus* L. *sens. lat.*

Nous avons examiné des individus de 73 provenances; les résultats sont exposés dans le tableau 7.2, construit de la même façon que ceux du chapitre 3 (cytologie).

TABLEAU 7.2

Observations anatomiques de la paroi de l'akène dans le groupe du *C. defloratus*.

No	Population	Epiderme du péricarpe		Péricarpe	Epitesta	Rapport	Nb ind.	
		lignine	lipides	Nb couches cell.	épais-seurs (µ)	épais-seurs (µ)	péri-carpe: épitesta	
1) PYRENEES								
ssp. <u>carlinifolius</u>								
85	Oroel	-	+	3-4	19	42	0,46	1
28	Cotefablo	-	+	5-6	27	50	0,54	1
16	Bujaruelo	-	+	4-5	25	50	0,50	2
45	Gavarnie	-	+	4-6	31	54	0,57	1
132	Tourmalet	-	-	3-4	15	58	0,27	1
145	Pineta	-	+	3-4	18	45	0,40	1
63	Lavasar	-	+	4-6	28	54	0,50	2
ssp. <u>medius</u>								
114	Sebers	±	±	4-5	23	77	0,29	1
34	Eaux-Chaudes	+	-	3-4	19	92	0,21	1
50	Gourette	+	-	3-4	19	67	0,28	2
48	Gorges de Luz	±	±	3-4	23	96	0,24	1
86	Portet d'Aspet	+	-	3-5	19	76	0,25	4
intermédiaire <u>medius-carlinifolius</u>								
109	St-Sauveur	-	+	4-5	23	63	0,36	1
2) ALPES OCCIDENTALES								
ssp. <u>carlinifolius</u>								
139	Ventoux	-	+	4-5	23	54	0,42	1
6	Mt d'Aurouze	-	-	4-5	23	50	0,45	1
81	Col du Noyer	-	-	3-4	18	50	0,36	1
25	Collardente	+	-	4-5	23	63	0,37	1
124	Tanarel	-	+	3-4	18	63	0,29	1
14	Le Boréon	-	+	3-4	23	50	0,45	1
58	Isola	-	+	4-5	23	45	0,50	1
68	Lombarde	-	+	4-5	18	50	0,36	2
37	Entraunes	-	+	3-4	14	46	0,33	1
129	St-Etienne de Tinée	-	+	4-5	19	46	0,42	1
12	Barricate	-	+	4-5	23	56	0,41	2
3	Col d'Allos	-	+	3-4	27	62	0,44	1

TABLEAU 7.2 (suite)

Observations anatomiques de la paroi de l'akène dans le groupe de *C. defloratus*.

No	Population	Epiderme du péricarpe		Péricarpe Nb cou- ches cell.	épais- seur (μ)	Epitesta épais- seur (μ)	Rapport péri- carpe: épitesta	Nb ind.
		lignine	lipides					
<u>ssp. defloratus</u>								
136	Valdieri	-	+	3-4	23	50	0,45	1
143	Vinadio	-	+	4-5	27	57	0,47	1
73	Maddalena	-	+	4-5	23	45	0,50	2
142	Valgrisanche	-	++	3-4	18	59	0,31	1
138	Val Veni	-	+	4-5	23	68	0,33	2
5	Col des Aravis	-	+	3-4	27	54	0,50	1
<u>intermédiaires defloratus-carlinifolius</u>								
2	Les Agneliers	-	+	3-5	19	58	0,39	1
101	Restefond	-	-	4-5	18	45	0,40	2
<u>3) ALPES CENTRALES</u>								
<u>ssp. defloratus</u>								
82	Pointe de Nyon	-	+	4-5	21	56	0,38	3
112	Schweinsberg	-	+	4-5	23	54	0,43	1
32	Davos	-	-	3-4	15	69	0,22	1
<u>ssp. rhaeticus</u>								
19	Cervinia	-	+	4-5	18	68	0,27	1
116	Simplon	-	+	4-5	23	72	0,31	1
49	Gothard	-	++	3-4	23	50	0,46	1
46	Generoso	-	++	3-4	15	72	0,21	2
40	Fluela	-	-	4-5	27	68	0,39	1
<u>ssp. crassifolius</u>								
119	San Salvatore	-	-	4-6	35	81	0,43	1
<u>4) ALPES ORIENTALES</u>								
<u>ssp. defloratus</u>								
144	Vorderberg	-	-	4-5	23	50	0,45	1
97	Raxalpe	-	-	4-5	23	68	0,33	2
<u>ssp. rhaeticus</u>								
120	Stelvio	-	+	4-5	23	50	0,45	1
11	Barbellino	+	-	3-5	25	70	0,36	2
131	Tonale	-	+	4-5	27	68	0,39	1
88	Pordoi	-	-	4-5	23	63	0,36	1
27	Costalunga	-	+	4-5	23	68	0,33	1
17	Castellazzo	-	++	5-6	41	69	0,59	1

TABLEAU 7.2 (suite)

Observations anatomiques de la paroi de l'akène dans le groupe de *C. defloratus*.

No	Population	Epiderme du péricarpe		Péricarpe Nb couches cell.	épais- seur (µ)	Epitesta épais- seur (µ)	Rapport péri- carpe: épitesta	Nb ind.	
		lignine	lipides						
<u>ssp. crassifolius</u>									
53	Grigna	+	-	3-5	24	70	0,34	4	
4	Val d'Ampola	-	-	4-5	18	54	0,33	1	
141	Val Vestino	+	+	5-6	34	53	0,64	2	
122	Monte Summano	+	-	4-5	23	54	0,42	1	
66	Lienz	-	-	3-4	23	63	0,36	1	
55	Heiligenblut	-	+	3-4	18	54	0,33	1	
93	Passo Pura	-	-	3-4	23	63	0,36	1	
90	Passo di Predil	-	-	4-5	36	68	0,53	1	
146	Vrsic	-	-	3-4	19	57	0,33	1	
92	Predmeja	+	-	5-6	30	61	0,50	2	
5) JURA									
<u>ssp. defloratus</u>									
99	Reulet	-	+	4-5	18	59	0,31	1	
33	La Dôle	-	+	4-5	23	54	0,42	2	
20	Chassagne	-	+	4-5	27	69	0,39	1	
69	La Loue	-	+	4-5	23	68	0,33	1	
41	Francheville	-	+	4-5	27	58	0,47	1	
140	Les Verrières	-	+	4-5	27	59	0,46	1	
21	Chaumont	-	+	3-4	23	50	0,46	2	
13	Belchenflue	-	+	4-5	23	59	0,38	2	
6) TATRAS									
<u>ssp. glaucus</u>									
60	Kopanecka	-	+	4-5	31	62	0,50	1	
62	Kvacianka	-	+	4-5	23	68	0,33	1	
117	Slovensky raj	-	++	3-5	18	59	0,31	1	
148	Zakopane	-	+	4-5	23	54	0,43	2	
149	Zapadné Tatry	-	++	3-4	19	39	0,50	1	
7) APENNINS									
<u>ssp. carlinifolius</u>									
57	Campo Imperatore	-	+	4-6	31	58	0,53	1	

L'examen de ce tableau suggère les remarques suivantes:

1) Aux Pyrénées, les deux taxons diffèrent nettement par la structure de

la paroi de l'akène. Chez *medius*, l'épiderme est lignifié et les cellules de l'épitésta sont très hautes, tandis que chez *carlinifolius*, on trouve des lipides dans l'épiderme et l'épitésta est moins épaisse.

2) L'akène des populations alpines de *carlinifolius* a la même structure anatomique que celui des populations pyrénéennes de ce taxon.

Il faut toutefois signaler une exception chez un individu de la population N° 25 (Collardente) où nous avons observé quelques cellules lignifiées dans l'épiderme.

3) Dans la sous-espèce *defloratus*, seules trois populations orientales (N° 32, 97 et 144) n'ont pas de lipides dans les cellules épidermiques. Dans toutes les autres populations des Alpes et du Jura, les parois de l'épiderme sont entièrement cellulósiques et les cellules contiennent des lipides.

4) Dans les Alpes orientales, on trouve quelques populations qui présentent des épaisissements lignifiés au niveau de l'épiderme. Une de ces populations appartient à *rhaeticus*, les quatre autres à *crassifolius*. Ces épaisissements ne sont pas du même type que chez *medius* (voir plus haut).

5) On remarque que dans les populations des Alpes orientales et centrales, la présence de lipides est plus rare que dans les autres régions, ceci pour tous les taxons de ce groupe.

6) La structure anatomique de la paroi de l'akène des populations des Tatras (ssp. *glaucus*) est assez régulière, avec des lipides plus ou moins abondants.

VI. Structure de la paroi de l'akène des hybrides expérimentaux

Le tableau 7.3 résume les observations effectuées sur les akènes des hybrides expérimentaux entre des populations du *C. defloratus*.

Tous les hybrides observés au point de vue anatomique comprennent un individu de *medius* comme parent. Les individus de cette sous-espèce présentent le caractère lignifié de l'épiderme, alors que les autres parents ont un épiderme avec des cellules remplies de lipides.

On remarque que le caractère «lipide» semble dominant dans la plupart des croisements; seul le croisement LURE × GLUR montre un épiderme nettement lignifié à la F₁.

Les caractères anatomiques de l'épiderme du péricarpe de ces hybrides expérimentaux présentent souvent des états intermédiaires. Les photos 5 et 6 de la planche XII montrent que l'épiderme du péricarpe possède parfois des cellules partiellement lignifiées ou des lipides peu abondants.

TABLEAU 7.3

Observations anatomiques de la paroi de l'akène de quelques hybrides expérimentaux entre des taxons infraspécifiques du *C. defloratus*.

Hybride		Epiderme du		Péricarpe		Epitesta	Rapport	Nb
parent ♀	parent ♂	péricarpe		Nb cou-	épais-	épais-	péri-	ind.
		lignine	lipides	ches	seur	seur	carpe:	
				cell.	(*)	(*)	carpe:	
							épitesta	
<u>carlinifolius</u> x <u>medius</u>								
OROE	EAUX	-	+	3-4	15	69	0,22	1
GAVA	EAUX	+	+	3-6	29	69	0,42	3
LURE	GOUR	+	-	3-4	19	65	0,29	1
<u>medius</u> x <u>carlinifolius</u>								
GOUR	GAVA	-	+	3-5	23	68	0,33	1
EAUX	COTE	+	+	4-5	23	57	0,40	3
<u>defloratus</u> x <u>medius</u>								
FRAN	GOUR	-	+	4-5	27	61	0,44	1
FRAN	EAUX	-	+	4-6	30	61	0,50	1
<u>medius</u> x <u>defloratus</u>								
GOUR	FRAN	+	+	2-4	19	62	0,31	1
<u>glaucus</u> x <u>medius</u>								
KOPA	GOUR	-	+	3-4	23	49	0,46	1

VII. Conclusions

Il est assez difficile, sur la base de cette étude fragmentaire, de donner les traits évolutifs pour la paroi de l'akène du genre *Carduus*.

On peut toutefois remarquer que les taxons polyploïdes (*C. litigiosus* et *C. tenuiflorus*, ce dernier annuel à $2n = 54$) possèdent un épiderme dont les cellules sont remplies de lipides. Si l'on considère que les espèces annuelles et polyploïdes sont plus récentes que les diploïdes vivaces, on peut dire alors que la présence de lipides dans l'épiderme est un caractère «évolué». Mais rien ne nous autorise à affirmer que la présence de lignine soit un caractère «primitif». Dans l'état actuel de nos connaissances, il est préférable de s'abstenir et de ne pas vouloir tirer des conclusions évolutives prématurées.

Il faut cependant remarquer la situation relativement complexe du groupe du *C. defloratus*. Certains caractères anatomiques ne semblent pas liés aux caractères morphologiques. C'est particulièrement le cas pour les populations des Alpes orientales où la présence de cellules lignifiées dans l'épiderme se rencontrent aussi bien dans la sous-espèce *rhaeticus* que dans *crassifolius*.

Aux Pyrénées, la situation paraît plus simple, en ce sens que le caractère lignifié de l'épiderme est lié à un groupe de populations appartenant à la sous-espèce *medius*.

De nouvelles recherches dans ce domaine passionnant apporteront certainement des éclaircissements sur les phénomènes encore mystérieux de l'évolution anatomique d'un organe très important de la plante, le fruit.

CHAPITRE 8

PALYNOLOGIE

La morphologie du pollen de *Carduus* n'a pas été étudiée systématiquement, mais on trouve quelques données palynologiques sur ce genre dans des travaux concernant la tribu des *Cynareae*, par exemple WAGENITZ (1955), SCHTEPA (1958), STIX (1960), parmi les plus importants. Voir à ce sujet la revue de SKVARLA *et al.* (in HEYWOOD *et al.*, édit., 1977).

Le pollen de *Carduus*, comme celui de la plupart des *Cynareae*, est plus ou moins sphérique, l'axe équatorial étant légèrement plus long que l'axe polaire; il est tricolporé et possède de nombreuses spinules (voir photos des planches XIVa et b, XV).

Cette morphologie semble constante d'une espèce à l'autre, tout au moins à l'observation au microscope optique, et seule la taille peut varier dans une certaine mesure.

Grâce au Dr. K.L. HUYHN, chef de travaux au Laboratoire de Phanérogamie de l'Institut de Botanique de Neuchâtel, nous avons pu observer, au microscope électronique à balayage (SEM), le pollen de quelques taxons du groupe qui nous intéresse.

Cette méthode d'observation permet de découvrir l'ornementation superficielle de l'exine, composée dans ce groupe de minuscules perforations réparties assez uniformément entre les spinules et à la base de celles-ci (photos 1-4, planche XIVa et 5, planche XIVb).

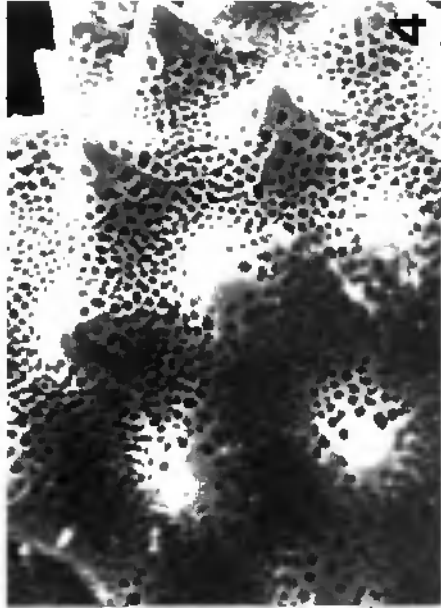
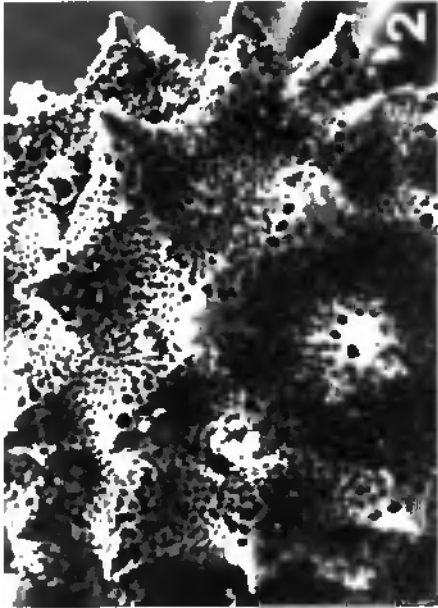


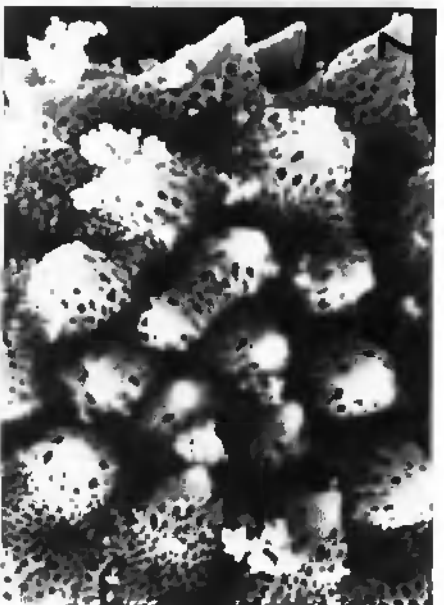
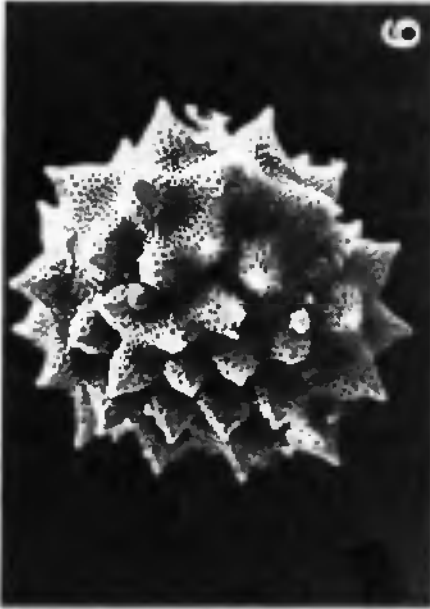
PLANCHES XIVa et XIVb

Morphologie du pollen du *Carduus defloratus*. Observation au microscope électronique à balayage.

XIVa. 1 - 76-1620 - ssp. *carlinifolius*, Peñã de Oroel: face aperturale (1180 ×). 2 - 76-1620 - même individu: vue polaire (1820 ×). 3 - 77-883 - ssp. *glaucus*, Dolina Bialego (Zakopane): face aperturale (1000 ×). 4 - 77-883 - même individu: vue polaire (2360 ×).

XIVb. 5 - 77-883 - même individu: vue latérale, détail des spinules (2360 ×). 6 - 78-12 - Hybride *carlinifolius* × *glaucus*: grain de pollen sans apertures (1100 ×). 7 - 78-12 - même individu: détail des spinules qui remplacent l'aperture. Remarquer la fusion de 2 spinules (2180 ×). 8 - 78-12 - même individu: fusion de 3 spinules dans la zone aperturale d'un grain anormal (2180 ×).





Nous n'avons pu déceler de différences entre les sous-espèces *carlinifolius* et *glaucus*, pourtant morphologiquement très différentes (photos 2 et 4, planche XIVa).

L'observation au microscope optique du pollen de toute une série de populations du *C. defloratus* s'est révélée très intéressante. Nous avons en effet découvert la présence, chez la plupart des individus observés, de grains de pollen de taille inférieure à la moyenne; le nombre de ces grains varie beaucoup d'un individu à l'autre.

Après coloration du pollen au Hrischi-Müntzing (colorant à base de fuchsine), on peut observer que ces petits grains de pollen sont dépourvus de cytoplasme ou que celui-ci est peu abondant et contracté au centre de la cellule.

On remarque aussi que ces petits grains ne semblent pas posséder d'apertures, ou que celles-ci sont plus ou moins atrophiées.

Une observation au microscope électronique à balayage a montré que l'aperture est remplacée par de petites spinules, souvent assez serrées et parfois fusionnées (photos 6-8, planche XIVb).

Toutes ces observations permettent de conclure à la stérilité de tels grains de pollen.

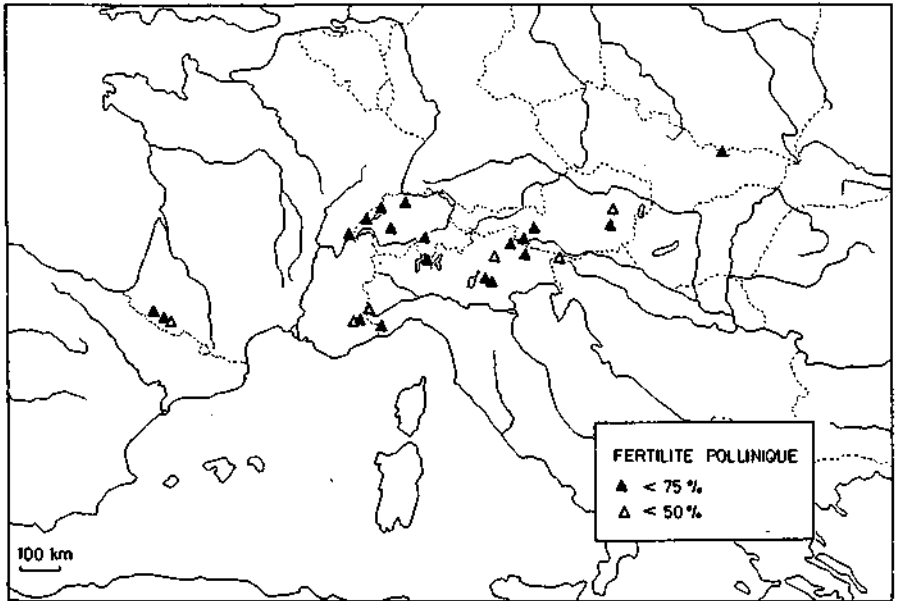
Dans le but de connaître l'importance de ce phénomène dans ce groupe de plantes, nous avons compté 300 grains de pollen par individu, en notant les grains fertiles (bien colorés, à trois apertures bien nettes) et les grains stériles (non colorés ou à cytoplasme rare, sans apertures). Sur la base de ces comptages, nous avons calculé le pourcentage de fertilité du pollen pour 194 individus du groupe du *C. defloratus*.

Tous les individus examinés présentent des grains stériles en plus ou moins grande quantité. Dans la plupart des individus observés, le pourcentage de grains stériles varie de 1 à 10% et n'excède que rarement 20%. Les plantes dont le pollen présente un pourcentage de grains stériles supérieur constituent donc des exceptions et doivent retenir toute notre attention.

Des histogrammes, basés sur ces comptages, montrent la fertilité pollinique pour les divers taxons du groupe du *C. defloratus* (Fig. 8.1, p. 267).

On remarque que la classe de fertilité 90-100% est la plus importante pour tous les taxons considérés, mais que pour certains d'entre eux (ssp. *medius*, *carlinifolius* des Alpes et *crassifolius*), cette classe ne représente pas le 50% des individus. On observe donc, chez ces taxons, une forte proportion d'individus à fertilité pollinique inférieure à 90%.

Nous avons reporté sur la carte 8.1 les localités où des individus ont été trouvés avec un nombre de grains de pollen stériles supérieur à 25% (fertilité pollinique inf. à 75%). La répartition de ces individus devrait nous renseigner sur les rapports entre cette stérilité partielle et la répartition géographique des taxons.



CARTE 8.1. — Répartition des individus à stérilité pollinique partielle.

L'examen de cette carte permet de constater que les individus dont la stérilité dépasse 25% sont plus nombreux dans le domaine alpin qu'aux Pyrénées ou dans les Tatras.

Les remarques suivantes contribueront à l'interprétation de ce phénomène:

1) Aux Pyrénées, les populations qui présentent des individus à forte stérilité pollinique sont celles des Gorges de Luz, des Gorges de St-Sauveur, du Pont de Sebers et du Tourmalet. Ces populations se trouvent dans la zone d'intergradation entre les sous-espèces *medius* et *carlinifolius*. (voir chap. 10, Chorologie, 4ème article).

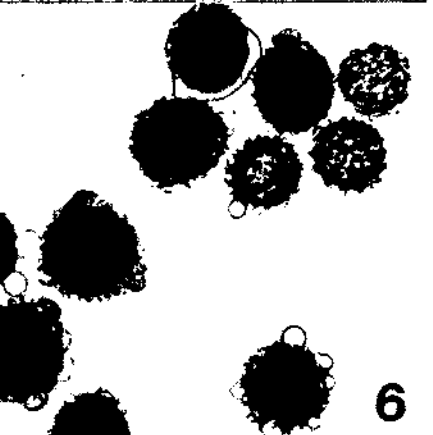
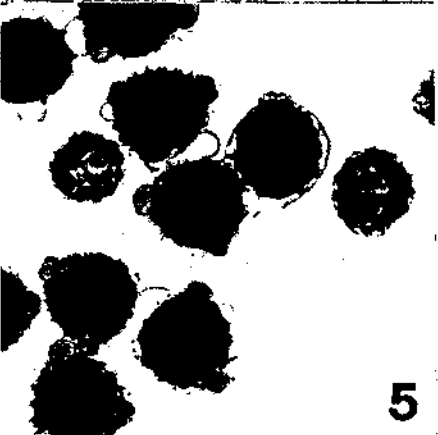
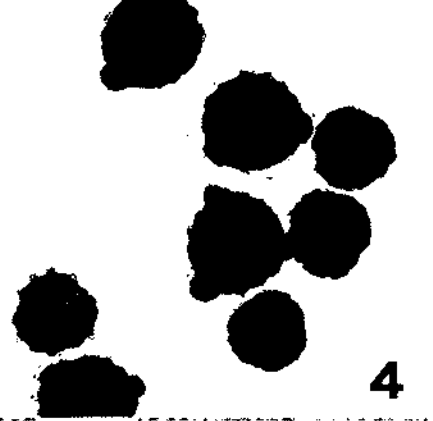
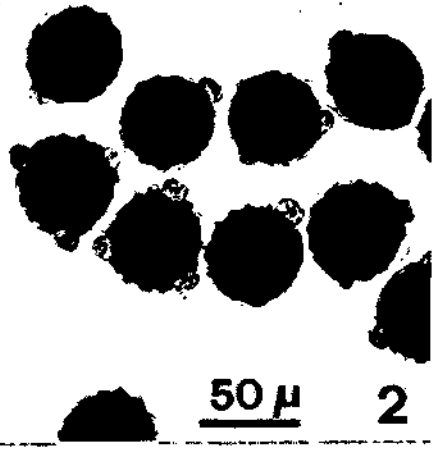
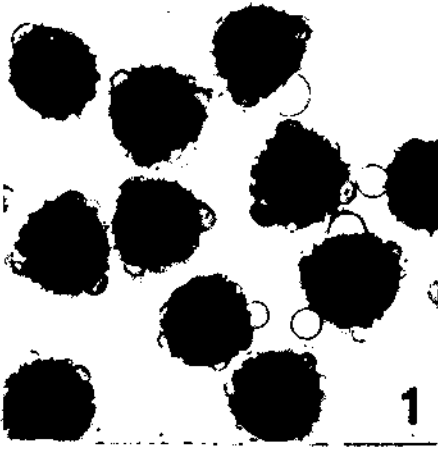
2) Les populations du Col d'Allos, de Maddalena, de Restefond et de Colle Melosa possèdent des individus dont le taux de fertilité pollinique est

→

PLANCHE XV

Morphologie du pollen du *Carduus defloratus*. Observation au microscope optique.

- 1 - 76-1642 - ssp. *carlinifolius*, Gavarnie: pollen régulier. 2 - 78-925 - ssp. *glaucus*, Zapadne Tatry: pollen régulier. 3 - 78-220 - ssp. *crassifolius*, San Salvatore: grains normaux à trois ouvertures et petits grains stériles. 4 - 77-1251 - ssp. *rhaeticus*, Lago di Braies: grains normaux et petits grains stériles. 5 - 78-8 - Hybride *defloratus* (Raxalpe) × *defloratus* (Franchville): grains normaux et 2 grains stériles. 6 - 78-3 - Hybride *glaucus* (Kopanecka) × *rhaeticus* (Barbellino): grains de tailles diverses, les plus petits sont stériles.



inférieur à 75%. Les trois premières populations font partie de la zone d'intergradation entre les sous-espèces *defloratus* et *carlinifolius*; on se souvient que ces populations présentent des phénomènes cytologiques particuliers (voir chap. 3, Cytologie, 1er article).

3) Dans le Jura, nous avons trouvé des individus à pollen partiellement stérile dans les localités suivantes: Chaumont, Belchenflue, Rötiflüh, Dent de Vaulion et Reculet. Une partie de ces populations se trouvent plus ou moins à la limite entre les cytodèmes à 20, 22 ou 24 chromosomes [voir carte 3.5, chap. 3 (GREMAUD, 1981a, p. 54)].

4) Nous avons montré, aux chapitres 3 et 4, que les populations des Alpes centrales et orientales du *C. defloratus* sont très variables au double point de vue de la cytologie et de la morphologie. Or, c'est dans cette région des Alpes que nous avons recensé le plus grand nombre d'individus à fort pourcentage de grains de pollen stériles.

La plupart de ces individus se rencontrent dans des populations plus ou moins intermédiaires au point de vue morphologique ou présentent des phénomènes cytologiques particuliers (individus à nombre chromosomique impair, chromosomes B, asyndèse partielle ou formation de trivalents). C'est particulièrement le cas pour les populations suivantes: Gothard, San Salvatore, Lago di Braies, Passo Pura, Pian di Fugazze, Monte Summano, Heiligenblut, Raxalpe, Lienz, Costalunga et Weizklamm.

Ces populations se trouvent dans des zones ou à proximité de zones d'intergradation entre les sous-espèces *rhaeticus* et *crassifolius* surtout, mais aussi entre ces deux taxons et les sous-espèces *defloratus* ou *glaucus*.

5) Dans les Tatras, seul un individu de Zakopane présente un pourcentage de fertilité pollinique inférieur à 75%.

En conclusion, on remarque que la plupart des individus qui possèdent un pourcentage de fertilité pollinique inférieur à 75% se trouvent dans des zones d'intergradation entre deux ou plusieurs sous-espèces ou à la limite entre des cytodèmes.

Ces zones sont caractérisées par une instabilité cytologique, tout au moins dans les Alpes où il y a plusieurs cytodèmes. Dans le cas des Pyrénées, où il n'existe qu'un cytodème à $2n = 22$, on peut imaginer que les populations de la zone d'intergradation entre les sous-espèces *medius* et *carlinifolius* sont caractérisées par une instabilité génique ou crypto-structurale que l'étude de la méiose n'a pas révélée, mais que l'abaissement de la fertilité pollinique laisse supposer.

Dans les deux cas, aux Pyrénées et dans les Alpes ou le Jura, cette restriction de la fertilité pollinique dans les zones d'intergradation nous fait penser à un début d'isolement génétique entre des groupes de populations géographiquement distinctes.

Nous avons vu, lors des expériences de croisements entre des individus de provenance géographique différente (voir chap. 6, p. 208), que la fertilité pollinique des hybrides est en général abaissée. Ce phénomène semble corrélé

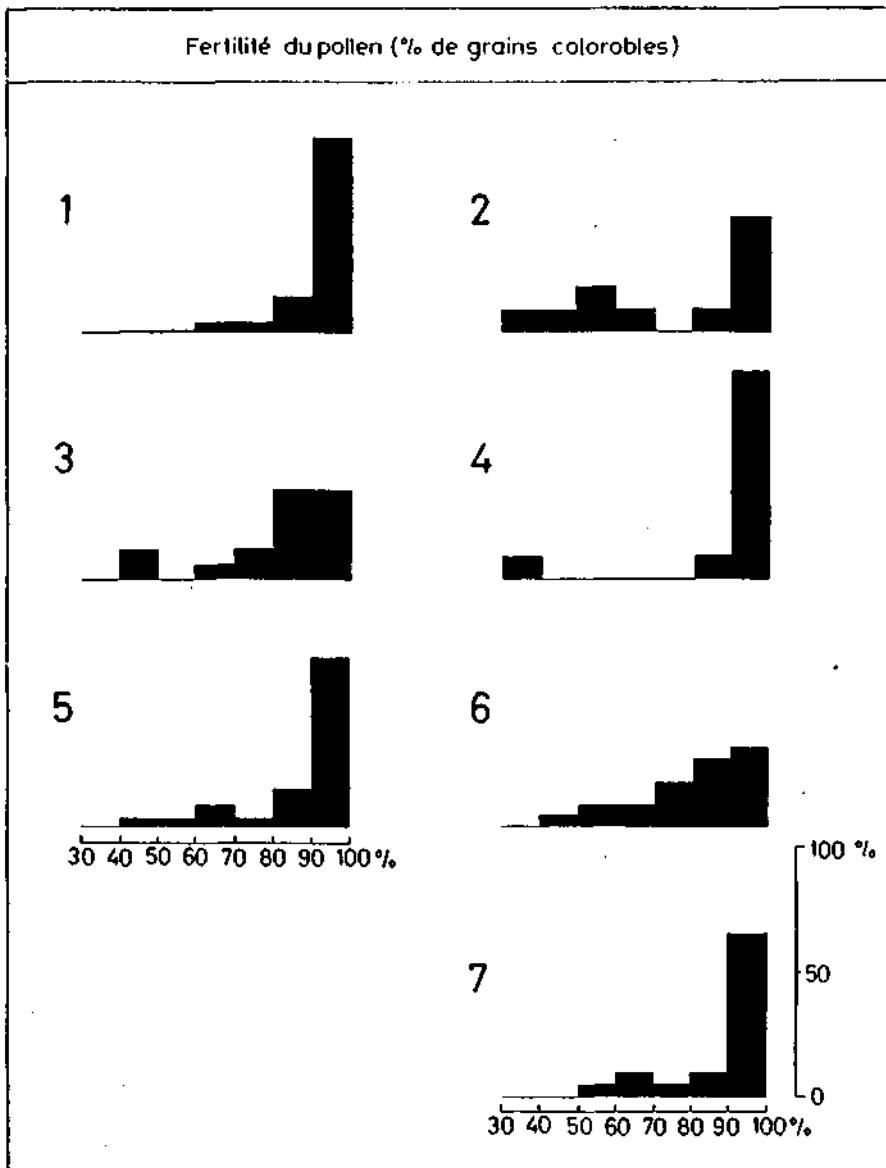


Fig. 8.1. — Histogrammes de la fertilité du pollen du *C. defloratus*:
 1 - ssp. *defloratus*; 2 - ssp. *medius*; 3 - ssp. *carlinifolius*, Alpes; 4 - ssp. *carlinifolius*, Pyrénées; 5 - ssp. *rhaeticus*; 6 - ssp. *crassifolius*; 7 - ssp. *glaucus*.

avec les différences de nombres chromosomiques des individus croisés expérimentalement et avec la distance qui sépare les populations. Dans la plupart des cas, nous avons vu qu'il y a une bonne corrélation entre les irrégularités de la méiose des hybrides et une baisse de la fertilité pollinique.

L'examen du pollen de quelques hybrides interspécifiques de *Carduus*, trouvés dans la nature ou cultivés au Jardin botanique, confirme ce résultat (voir tableau 8.1).

TABLEAU 8.1
Fertilité pollinique de quelques hybrides interspécifiques de *Carduus*.

No de culture ou de récolte	Hybride	Provenance	Fertilité pollinique
79-505	<i>C. defloratus</i> ssp. <i>glaucus</i> X <i>C. personata</i>	Slovaquie (Cz)	2 %
78-1715	<i>C. defloratus</i> ssp. <i>crassifolius</i> X <i>C. carduelis</i>	Plöckenpass (Aut)	4 %
16.7.77-2	<i>C. defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i> X <i>C. personata</i>	Rötfluh (Hel)	3 %
78-36	<i>C. defloratus</i> ssp. <i>carlinifolius</i> X <i>C. litigiosus</i>	Collardente (It)	1 %

Chez tous les hybrides figurant sur le tableau 8.1, la méiose est perturbée de façon plus ou moins importante (voir chap. 6).

En résumé, il semble que la baisse de la fertilité pollinique soit liée à des phénomènes d'hybridation et que plus les populations impliquées sont génétiquement différentes, plus la stérilité du pollen est importante chez les hybrides.

**Recherches de taxonomie
expérimentale sur le *Carduus
defloratus* L. s.l. (Compositae)
IV. Données écologiques,
phytosociologiques et chorologiques;
discussion générale (1)**

par

Michel GREMAUD,

Institut de Botanique, Université de Neuchâtel,
22, Chemin de Chantemerle, CH-2000 NEUCHÂTEL.

SOMMAIRE

Résumé des chapitres I à 8	343
CHAPITRE 9: ÉCOLOGIE ET PHYTOSOCIOLOGIE	343
I. Introduction	343
II. Les données de la littérature écologique et phytosociologique	344
III. Observations phytosociologiques et écologiques	345
CHAPITRE 10: CHOROLOGIE	354
I. Introduction et méthode d'étude	354
II. Chorologie des taxons du groupe du <i>C. defloratus</i>	355
III. Les zones d'intergradation du groupe du <i>C. defloratus</i>	366
IV. Chorologie de deux espèces voisines: <i>C. carduelis</i> et <i>C. kernerii</i>	368
CHAPITRE 11: DISCUSSION GÉNÉRALE	371
I. Regroupement et discussion des résultats	371
II. Considérations taxonomiques	377
BIBLIOGRAPHIE	382

(1) Les articles I à IV de M. GREMAUD publiés dans cette revue constituent une thèse de doctorat présentée à l'Université de Neuchâtel (Suisse). L'ensemble du travail a bénéficié de subsides du Fonds national de la Recherche Scientifique Suisse: 3.698-0.76 et 3.462-0.79.

Résumé. — Le groupe du *Carduus defloratus* L. *sensu lato* (Compositae) a fait l'objet de recherches en biosystématique. Dans un premier article (*Rev. Cytol. Biol. végét. Bot.* 1981, 4, 1-75), les données taxonomiques et cytologiques ont été examinées. Dans un second article (*ibid.*, p. 111-171), l'auteur a étudié la variation morphologique et a soumis ses données à une analyse mathématique. Le troisième article (*ibid.*, p. 207-268) a été consacré aux hybridations expérimentales et à l'étude caryologique des hybrides F₁, ainsi qu'à l'anatomie de l'akène et aux données palynologiques. Le présent article passe en revue les données écologiques, phytosociologiques et chorologiques et s'achève sur une discussion générale des résultats. Le *Carduus defloratus* se rencontre principalement dans les groupements du *Seslerion* et du *Caricion furrugineae*, puis dans le *Nardion*, le *Bromion* ou d'autres groupements de pelouses. C'est un orophyte centre et sud européen, dont l'aire de répartition s'étend des Pyrénées aux Carpathes; dans les Balkans, il est remplacé par les *C. carduelis* et *C. kernerii*.

Sur la base des récoltes personnelles de l'auteur et de l'examen du matériel d'herbier, une carte de répartition est donnée pour chacune des sous-espèces du *C. defloratus* ainsi que pour les deux espèces voisines *C. carduelis* et *C. kernerii*.

Une discussion générale des résultats conduit l'auteur à examiner quelques-uns des processus microévolutifs ayant pu jouer un rôle dans le groupe du *C. defloratus*.

Des considérations taxonomiques amènent l'auteur à retenir une seule espèce: *C. defloratus* L. avec 6 sous-espèces ayant valeur de races géographiques. Les travaux de KAZMI (1964) et de FRANCO (*in* TUTIN *et al.* 1976) sont discutés à la lumière des résultats obtenus.

AN ATTEMPT TO EXPERIMENTAL TAXONOMY IN THE DEFLORATUS GROUP OF THE GENUS CARDUUS (COMPOSITAE). IV. ECOLOGICAL, PHYTOSOCIOLOGICAL AND CHOROLOGICAL DATA; GENERAL DISCUSSION.

Summary. — The *defloratus* group of the genus *Carduus*, a collective and extremely variable species has been the subject of a study in biosystematics. In a first paper (*Rev. Cytol. Biol. végét. Bot.*, 1981, 4, p. 1-75), the taxonomical and cytological data have been examined. In a second one (*ibid.* p. 111-171), the morphological variation was treated. The variation of the morphological features is chiefly correlated with the geographical position. Several morphological races can be recognized thanks to a factor analysis and a principal component analysis. The third paper (*ibid.* p. 207-268) deals with the experimental hybridizations carried out by the Author between the various geographical races whether they would have or not the same number of chromosomes.

The pollen fertility of the artificial F₁ hybrids lessens with the increase of the chromosomal and (or) the geographical differences of the parents. At the meiosis of the F₁ hybrids, the pairing is complete with a formation of trivalents when the chromosome number, or sometimes only the geographical origin of the parents, is different. A scheme of cytotype evolution based on STEBBINS'S (1950) has been proposed. This implies a basic number of $x = 9$ and an ascending dysploidy brought about by unequal translocations. Some new features in the anatomical structure of the fruitwall of the genus *Carduus* were detected. The pollen morphology is rather constant by all the examined species of the genus *Carduus*, however in the species *Carduus defloratus*, a variation of the pollen fertility was observed which seems to be induced by interracial hybridizations.

In the present paper, the ecology, the sociology and the geographical distribution have been reviewed. The species *Carduus defloratus* grows chiefly in the *Seslerion* and *Caricion ferrugineae* communities, but also in the *Nardion* or *Bromion* meadows. It is an orophyte of the middle and southern mountain systems of Europe, from the Pyrenees to the Carpathians; in the Balkan peninsula, it is replaced by *C. carduelis* and *C. kernerii*.

After a general survey of the results, the Author scrutinizes some microevolutionary processes which could play a part in the *Carduus defloratus* group.

In a taxonomical point of view, it seems likely to keep a single species: *Carduus defloratus* L. involving six subspecies which agree with the main geographical races. The work of KAZMI (1964) and this of FRANCO (*in* TUTIN *et al.*, 1976) are discussed in the light of the results obtained by the Author.

RÉSUMÉ DES CHAPITRES I à 8

Le groupe du *Carduus defloratus* L. *sens. lat.* est très variable et il est considéré par *Flora europaea* (1976) comme « extrêmement difficile » au point de vue taxonomique. L'auteur commence par rappeler de quelle manière ce groupe a été compris et divisé en taxons infraspécifiques par les auteurs du XX^e siècle, et il précise la nomenclature qu'il a adoptée à la suite de ses recherches. Celle-ci sera justifiée par les résultats présentés dans les articles I à IV publiés dans ce volume (voir en particulier les conclusions générales : IV, p. 371). L'étude caryologique a porté sur 150 populations (dont les coordonnées géographiques sont indiquées au tableau 2.1., p. 12-14, GREMAUD, 1981a) et sur un certain nombre d'individus isolés. Méiose et mitose ont été étudiées. Le groupe du *C. defloratus* montre une dysploidie très remarquable, tous les nombres chromosomiques entre $2n = 18$ et $2n = 26$ étant représentés. Le nombre chromosomique peut varier à l'intérieur d'une population, mais à cette variation interindividuelle se superpose une variation géographique. Dans les régions périphériques de l'aire (Pyrénées, Tatra, Apennins), le nombre chromosomique est à peu près stable et il n'y a pas de chromosomes B. En revanche, dans les populations alpiennes et jurassiennes, la variation caryologique est grande et l'on rencontre fréquemment des chromosomes B. Le caryotype est en général symétrique et sa longueur n'augmente pas proportionnellement à l'augmentation du nombre de chromosomes entre $2n = 18$ et $2n = 24$.

La variation des caractères morphologiques est principalement géographique. Les caractères de l'appareil végétatif et ceux de l'inflorescence sont plus variables que ceux de la fleur elle-même. Diverses races géographiques peuvent être reconnues grâce à l'analyse factorielle des correspondances et à l'analyse en composantes principales. Ces analyses ont été basées principalement sur les caractères morphologiques, en partie aussi sur les données caryologiques (GREMAUD, 1981b).

Des croisements expérimentaux ont été effectués entre les diverses races géographiques et (ou) chromosomiques suivant le polygone de croisement (Fig. 6.1. chapitre 6 : GREMAUD, 1981c, p. 211). Tous les croisements donnent une descendance viable, les diverses races étant plus ou moins interfertiles. En revanche, les hybrides du *C. defloratus* avec d'autres espèces de *Carduus*, observés occasionnellement dans la nature, ont un pollen presque entièrement stérile. Dans les hybrides interraciaux, la fertilité du pollen de la F_1 diminue avec l'éloignement géographique des parents et (ou) avec la différence croissante des nombres chromosomiques. L'examen de la méiose des hybrides F_1 entre les diverses races montre un appariement complet des deux lots de chromosomes, avec formation de trivalents lorsque les nombres gamétiques des parents — ou parfois simplement leur provenance géographique — diffèrent.

L'auteur interprète l'évolution du caryotype chez le *C. defloratus* en supposant un nombre de base de $x = 9$ et une dysploidie ascendante, déterminée par des translocations inégales (schéma de STEBBINS, 1950).

L'examen anatomique des parois de l'akène révèle deux types de structure de l'épiderme, l'un avec des cellules à contenu lipidique, l'autre avec des épaissements lignifiés.

La morphologie du pollen est assez constante dans le genre *Carduus*. Chez le *C. defloratus*, les populations naturelles présentent une fertilité variable. La proportion de microspores stériles est particulièrement élevée dans les régions d'intergradation entre races géographiques ou chromosomiques.

CHAPITRE 9

ÉCOLOGIE ET PHYTOSOCIOLOGIE

I. Introduction

L'importance des études phytosociologiques en biosystématique a été bien mise en évidence par GUINOCHET et son école à Orsay (voir GUINOCHET (*in* HEYWOOD, éd., 1973) et BIDAULT, 1973).

Parmi les travaux des chercheurs de cette école, on peut citer ceux de BIDAULT (1968), CARTIER (1970), GARDOU (1972), etc. Ces chercheurs se sont surtout intéressés à l'étude phytosociologique comparée de races di- et polypléides, ce qui constitue un problème assez différent du nôtre.

Dans la première partie de ce chapitre, nous donnerons un aperçu de l'écologie et de la sociologie du groupe du *Carduus defloratus* dans les Alpes d'après quelques ouvrages de référence. Dans une deuxième partie, nous essayerons de préciser l'écologie des diverses races géographiques de ce groupe de plantes à l'aide d'observations personnelles.

II. Les données de la littérature écologique et phytosociologique

Notre but n'est pas de passer en revue toute la littérature spécialisée, mais de donner quelques indications tirées d'ouvrages d'écologie ou de phytosociologie apportant une certaine vue d'ensemble sur ce groupe de plantes.

Pour la flore suisse, LANDOLT (1977) retient trois espèces dans le groupe qui nous intéresse: *C. crassifolius* (notre ssp. *crassifolius*), *C. defloratus* (notre ssp. *defloratus*) et *C. carlinaefolius* (notre ssp. *rhaeticus*).

D'après cet auteur, ces trois espèces sont des indicatrices de sécheresse moyenne, de sols plus ou moins riches en matières nutritives, elles sont héliophiles mais supportent toutefois un léger ombrage. Au point de vue du type biologique, ce sont des hémicryptophytes.

Selon LANDOLT (*op. cit.*), ces espèces réagissent différemment vis-à-vis de plusieurs autres facteurs écologiques. La sous-espèce *crassifolius* serait plutôt neutro- à basiphile (pH > 6,5), tandis que *rhaeticus* supporterait l'acidité (pH 3,5-5,5). Quant à la sous-espèce *defloratus*, on la rencontrerait surtout sur les sols calcaires (pH 5,5-8).

La sous-espèce *crassifolius* est plutôt limitée à l'étage montagnard, alors que les deux autres taxons sont subalpins. Enfin, pour cet auteur, les sous-espèces *crassifolius* et *rhaeticus* supportent un climat relativement continental, tandis que *defloratus* se trouve surtout en dehors des régions caractérisées par un tel climat.

Les indications écologiques de OBERDORFER (1970) sont données pour tout le groupe du *C. defloratus*, aussi est-il difficile de les comparer avec celles de LANDOLT (*op. cit.*).

D'après l'auteur allemand, on trouve le *C. defloratus* dans les pelouses pierreuses ensoleillées de l'étage subalpin, sur les vives rocheuses des Préalpes, ou dans les forêts sèches de pins. Le comportement phytosociologique de ce taxon est le suivant: on le rencontre avant tout dans le *Caricion ferrugineae*, plus rarement dans les associations des *Festuco-Brometea* avec *Sesleria* ou dans l'*Erico-Pinion* et le *Thlaspion rotundifolii*, entre autres. C'est une faible caractéristique des *Seslerietalia*.

III. Observations phytosociologiques et écologiques

Lors de la récolte des échantillons de populations du *C. defloratus* dans les Pyrénées, les Alpes et le Jura, nous avons relevé, dans un certain nombre de localités, la liste des plantes croissant en compagnie de ce taxon.

Ces listes de plantes ou ces relevés phytosociologiques d'après la méthode sigmatiste (BRAUN-BLANQUET) n'ont pas la prétention de remplacer une étude que pourrait entreprendre un phytosociologue. Il ne s'agit que d'un aperçu de l'amplitude écologique de ce groupe de plantes sur une partie seulement de son aire de répartition; nous n'avons malheureusement aucune expérience de l'écologie de la sous-espèce *glaucus* des Tatras et des Carpathes roumaines, ni de la sous-espèce *carlinifolius* dans l'Apennin.

1) Pyrénées

Dans cette région, nous avons récolté des échantillons de populations des sous-espèces *medius* et *carlinifolius* dans des milieux assez divers.

a) *C. defloratus* ssp. *medius*

La sous-espèce *medius* est un taxon submontagnard à montagnard qui atteint l'étage subalpin lorsque le climat est franchement atlantique (Monts Cantabres par exemple).

Dans la vallée d'Aspe (Pyrénées-atlantiques), au Pont de Sebers, à 650 m d'altitude, sur une pente herbeuse surplombée par des rochers calcaires à *Petrocoptis pyrenaica*, nous avons récolté le *C. defloratus* ssp. *medius* dans le groupement suivant :

4.4	<i>Brachypodium pinnatum</i>	+ .2	<i>Rubus fruticosus</i>
1.1	<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>medius</i>	+ .2	<i>Helianthemum</i> gr. <i>nummularium</i>
1.1	<i>Daucus carota</i>	+	<i>Laserpitium latifolium</i>
1.1	<i>Picris hieracioides</i>	+	<i>Scabiosa columbaria</i>
+	<i>Vicia</i> gr. <i>cracca</i>	+	<i>Achillea millefolium</i>
+ .2	<i>Anthyllis</i> gr. <i>vulneraria</i>	+	<i>Stachys recta</i>
1.1	<i>Satureja vulgaris</i>	+ .2	<i>Teucrium pyrenaicum</i>
1.1	<i>Origanum vulgare</i>	+	<i>Sanguisorba minor</i>
2.2	<i>Clematis vitalba</i>	+	<i>Leontodon hispidus</i>
+	<i>Arabis turrita</i>	r	<i>Viola hirta</i>
+	<i>Pastinaca sativa</i>		
+	<i>Campanula rapunculoides</i>		

Il s'agit d'un individu d'association appartenant au *Dauco-Melilotion* (Cl. *Artemisietea*), groupement de friches thermophiles sur calcaire.

Nous avons récolté ce même taxon dans une autre station, beaucoup plus fraîche; il s'agit du versant occidental du Col du Portet d'Aspet (Haute-Garonne), à 780 m d'altitude, dans un ravin peuplé d'une chênaie mixte à *Tilia*, *Ulmus* et *Fagus*, avec *Buxus* en sous-bois et *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Sorbus aria* et *Lonicera xylosteum* en lisière. Dans des lambeaux de pelouses, nous avons noté les espèces suivantes :

<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>medius</i>	<i>Hieracium</i> gr. <i>murorum</i>
<i>Hypericum nummularium</i>	<i>Vicia sepium</i>

Saxifraga umbrosa
Geranium nodosum
Epipactis latifolia
Brachypodium sylvaticum
Eupatorium cannabinum
Ajuga reptans
Bromus ramosus
Briza media
Melica uniflora
Lotus corniculatus

Oxalis acetosella
Picris hieracioides
Campanula trachelium
Phyllitis scolopendrium
Hypericum montanum
Fragaria vesca
Campanula rotundifolia
Holcus lanatus
Galium rotundifolium ...

C'est un groupement hétérogène, comprenant des espèces des pelouses, de l'ourlet et de la forêt, auquel il est difficile de donner un nom.

Dans les Pyrénées-atlantiques, on peut récolter ce taxon dans des pelouses subalpines soumises à l'influence atlantique, par exemple au-dessus de Gourette, à 1700 m, sur des éboulis calcaires consolidés, avec le cortège floristique suivant :

Carduus defloratus ssp. *medius*
Helleborus viridis
Horminum pyrenaicum
Daphne laureola
Helianthemum grandiflorum
Teucrium pyrenaicum
Carex sempervirens
Alchemilla cf. *hoppeana*
Gypsophila repens
Satureja alpina
Poa alpina
Thymus gr. *serpyllum*
Hieracium gr. *pilosella*
Phyteuma orbiculare
Galium gr. *pumilum*
Cerastium arvense
Carlina acaulis
Saxifraga paniculata (= *S. aizoon*)
Arenaria serpyllifolia
Hepatica nobilis
Gentiana verna
Erigeron alpinus
Campanula gr. *rotundifolia*
Euphrasia sp.

Potentilla cf. *verna*
Hippocrepis comosa
Scabiosa columbaria
Paronychia serpyllifolia
Arabis cf. *corymbiflora*
Medicago lupulina
Helianthemum canum
Agrostis sp.
Potentilla alchemilloides
Dianthus monspessulanus
Asperula cynanchica
Dryas octopetala
Anthyllis gr. *vulneraria*
Minuartia verna
Hypericum nummularium
Trifolium pratense
Gentiana angustifolia
Geum pyrenaicum
Veronica spicata
Lotus corniculatus

On constate que la sous-espèce *medius* possède une amplitude altitudinale assez grande, mais qu'elle semble liée à des groupements mésophiles ou même légèrement hygrophiles.

b) *C. defloratus* ssp. *carlinifolius*

Nous avons surtout effectué des relevés phytosociologiques dans les Pyrénées espagnoles, où ce taxon se rencontre de l'étage montagnard à l'étage alpin.

Au Sud de Jaca, dans la falaise de poudingue de la Peña de Oroel (prov. Huesca), en exposition Nord, à 1600 m, sur une corniche où la neige doit s'accumuler, nous avons noté le groupement suivant :

1.2	<i>Avena montana</i>	+ .2	<i>Bupleurum angulosum</i>
3.3	<i>Carex sempervirens</i>	1.1	<i>Briza media</i>
3.3	<i>Asirantia major</i>	2.2	<i>Globularia nudicaulis</i>
+	<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>carlinifolius</i>	+	<i>Orchis maculata</i>
+	<i>Heracleum pyrenaicum</i>	r	<i>Luzula silvatica</i>
+ .2	<i>Laserpitium latifolium</i>	+	<i>Galium vernum</i>
+	<i>Aconitum</i> gr. <i>napeillus</i>	+	<i>Campanula rapunculoides</i>
+	<i>Laserpitium nestleri</i>	+	<i>Ranunculus nemorosus</i>
+	<i>Gentiana montserratii</i>	1.1	<i>Phyteuma orbiculare</i>
1.1	<i>Solidago virga-aurea</i>	1.1	<i>Alchemilla plicatula</i>
2.2	<i>Leontodon hispidus</i>	+	<i>Tussilago farfara</i>
+	<i>Pimpinella major</i>	+	<i>Hieracium</i> gr. <i>murorum</i>

Il s'agit d'un groupement de hautes herbes, plus ou moins nitrophiles, d'origine naturelle, et caractérisé par la présence de 6 espèces d'Ombellifères.

A l'Est du sommet de cette montagne, à 1650 m, nous avons récolté ce taxon dans une pelouse parsemée de *Buxus sempervirens* et *Juniperus communis*, dont voici un relevé :

3.3	<i>Bromus erectus</i>		
2.2	<i>Festuca rubra</i>		
2.2	<i>Festuca scoparia</i>		
1.2	<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>carlinifolius</i>		
2.2	<i>Plantago media</i>		
1.2	<i>Leontodon hispidus</i>		
1.1	<i>Galium vernum</i>	+	<i>Rumex acetosa</i>
1.2	<i>Achillea millefolium</i>	+	<i>Gentiana montserratii</i>
+	<i>Fragaria vesca</i>	+	<i>Arabis pauciflora</i>
+ .2	<i>Lathyrus pratensis</i>	+	<i>Hepatica nobilis</i>
1.1	<i>Galium verum</i>	+	<i>Conopodium majus</i>
+ .2	<i>Hieracium</i> gr. <i>murorum</i>	+ .2	<i>Geum pyrenaicum</i>
+	<i>Agrimonia eupatoria</i>	+	<i>Carlina acaulis</i>
1.1	<i>Trifolium pratense</i>	+	<i>Cerastium cespitosum</i>
+	<i>Thymus serpyllum</i>	+	<i>Galium</i> gr. <i>pumilum</i>
1.1	<i>Agrostis tenuis</i>	+	<i>Campanula rapunculoides</i>
+	<i>Vicia sepium</i>	+	<i>Viola</i> gr. <i>mirabilis</i>
+	<i>Trifolium montanum</i>	r	<i>Alchemilla plicatula</i>
1.1	<i>Centaurea scabiosa</i>	+ .2	<i>Luzula silvatica</i>
1.1	<i>Lotus corniculatus</i>	+	<i>Cirsium tuberosum</i>
+	<i>Gentiana verna</i>	r	<i>Anthoxanthum odoratum</i>
+	<i>Merandera pyrenaica</i>	(+)	<i>Cirsium acaule</i>

Cette pelouse appartient certainement au *Bromion*.

Dans le même étage de végétation (montagnard), au Puerto de Cotefablo (Est de Jaca, prov. Huesca), à 1450 m, sur une pente morainique où l'érosion découvre le flysch, nous avons récolté le *C. defloratus* ssp. *carlinifolius* dans le groupement suivant :

2.3	<i>Festuca scoparia</i>
2.2	<i>Bromus erectus</i>
+	<i>Agropyrum caninum</i>
+	<i>Agrostis stolonifera</i>
1.1	<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>carlinifolius</i>
2.2	<i>Teucrium chamaedrys</i>
+	<i>Picris hieracioides</i>
1.1	<i>Sideritis hyssopifolia</i>
+	<i>Cirsium glabrum</i>

- | | |
|---|-----------------------------------|
| + <i>Carlina cynara</i> | |
| 1.1 <i>Thymus</i> gr. <i>serpyllum</i> | |
| + .2 <i>Cirsium arvense</i> | |
| + <i>Ptychotis saxifraga</i> | |
| + <i>Pimpinella saxifraga</i> | |
| + <i>Euphrasia</i> cf. <i>alpina</i> | |
| 1.1 <i>Erucastrum nasturtiifolium</i> | |
| + <i>Campanula</i> gr. <i>rotundifolia</i> | |
| + <i>Vicia pyrenaica</i> | |
| + .2 <i>Cirsium acaule</i> | |
| + <i>Hieracium</i> cf. <i>cerinthoides</i> | |
| + <i>Vincetoxicum officinale</i> | |
| + .2 <i>Saxifraga aizoides</i> | |
| + .2 <i>Cirsium monspessulanum</i> × <i>glabrum</i> | |
| + <i>Leontodon hispidus</i> | |
| + <i>Crepis pygmaea</i> | |
| + .2 <i>Valeriana montana</i> | |
| + ° <i>Buxus sempervirens</i> | |
| | + <i>Carlina acaulis</i> |
| | 1.1 <i>Festuca rubra</i> |
| | + .2 <i>Echium vulgare</i> |
| | + .2 <i>Brachypodium pinnatum</i> |
| | r <i>Sanguisorba minor</i> |
| | r <i>Linum catharticum</i> |
| | + <i>Asperula cynanchica</i> |
| | + .2 <i>Agrostis schleicheri</i> |
| | + <i>Douglasia vitaliana</i> |
| | + <i>Agrostis tenuis</i> |
| | + <i>Alchemilla plicatula</i> |
| | r <i>Erinus alpinus</i> |
| | (+) <i>Knautia silvatica</i> |

Cette pelouse écorchée à *Festuca scoparia* est en voie de stabilisation et tend vers un groupement du *Bromion*. Selon MONTERRAT (communication orale), le *C. defloratus* ssp. *carlinifolius* est un spécialiste des endroits bouleversés; d'autre part, l'abondance de plantes épineuses (*Cirsium*, *Carduus*, *Carlina*) dans ce groupement serait due à l'influence du pâturage, présent dans cette région dès l'époque préhistorique.

Dans la partie centrale des Pyrénées centrales, la vallée de Pineta (prov. Huesca) comporte des groupements de plantes thermophiles jusqu'à une altitude assez élevée. Nous avons récolté des échantillons de la sous-espèce *carlinifolius* dans plusieurs de ces groupements thermophiles; un de ceux-ci, sur éboulis calcaires consolidés, à 1750 m d'altitude, pourrait se rattacher au *Thymeleion nivalis*, équivalent du *Bromion* sec centre-européen. En voici le relevé:

- | | |
|---|---------------------------------------|
| 1.2 <i>Avena montana</i> | |
| 1.2 <i>Festuca rubra</i> | |
| 1.1 <i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>carlinifolius</i> | |
| + <i>Campanula</i> gr. <i>rotundifolia</i> | |
| 2.2 <i>Eryngium bourgati</i> | |
| 2.2 <i>Sideritis hyssopifolia</i> | |
| 1.1 <i>Scabiosa columbaria</i> | |
| + <i>Briza media</i> | |
| + <i>Vincetoxicum officinale</i> | |
| + <i>Satureja acinos</i> | |
| 1.1 <i>Euphrasia salisburgensis</i> | |
| + <i>Agrostis tenuis</i> | |
| 1.1 <i>Pimpinella saxifraga</i> | |
| + <i>Minuartia verna</i> | |
| 2.2 <i>Teucrium pyrenaicum</i> | |
| 1.1 <i>Poa alpina</i> | |
| + <i>Carlina acaulis</i> | |
| + <i>Lotus corniculatus</i> | |
| 1.2 <i>Anthyllis</i> gr. <i>vulneraria</i> | |
| + .2 <i>Sedum acre</i> | |
| 1.1 <i>Echium vulgare</i> | |
| | 1.1 <i>Leontodon hispidus</i> |
| | + <i>Galium lucidum</i> |
| | + <i>Solidago virga-aurea</i> |
| | + .2 <i>Thymelea nivalis</i> |
| | 1.2 <i>Prunella grandiflora</i> |
| | + .2 <i>Gypsophila repens</i> |
| | + <i>Euphorbia cyparissias</i> |
| | + <i>Asphodelus albus</i> |
| | + <i>Linum catharticum</i> |
| | 1.2 <i>Centaurea</i> gr. <i>nigra</i> |
| | + <i>Arabis corymbosa</i> |
| | + .2 <i>Koeleria vallesiana</i> |
| | + .2 <i>Festuca scoparia</i> |
| | + <i>Alchemilla plicatula</i> |

- | | |
|--|-------------------------------|
| 1.1 <i>Thymus</i> gr. <i>serpyllum</i> | + .2 <i>Medicago lupulina</i> |
| + <i>Silene vulgaris</i> | 1.1 <i>Vicia pyrenaica</i> |
| + <i>Sedum album</i> | r <i>Fragaria vesca</i> |

A l'étage alpin du massif du Cotiella (prov. de Huesca), au puerto de Lavasar (2300 m), dans un gazon dense surpâturé par les moutons, on trouve des formes très épineuses de la sous-espèce *carlinifolius*, peut-être dues à l'action sélective de ces herbivores. Nous avons relevé la composition floristique suivante :

- | | |
|---|--|
| 3.3 <i>Festuca scoparia</i> | + <i>Ranunculus</i> gr. <i>montanus</i> |
| 2.2 <i>Festuca rubra</i> | + <i>Agrostis tenuis</i> |
| 2.2 <i>Avena montana</i> | 1.1 <i>Arenaria purpurascens</i> |
| 1.1 <i>Poa alpina</i> | + <i>Gentiana verna</i> |
| + <i>Sesleria coerulea</i> | + <i>Arabis corymbiflora</i> |
| 1.2 <i>Carex macrostyla</i> | 3.3 <i>Lotus alpinus</i> |
| 1.2 <i>Carex sempervirens</i> | + <i>Campanula</i> gr. <i>rotundifolia</i> |
| 2.2 <i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>carlinifolius</i> | 1.2 <i>Ononis cenisia</i> |
| 1.2 <i>Thymus</i> gr. <i>serpyllum</i> | + <i>Erigeron alpinus</i> |
| + .2 <i>Androsace villosa</i> | 1.1 <i>Trifolium pratense</i> |
| + <i>Thesium pyrenaicum</i> | 1.1 <i>Trifolium thalii</i> |
| 1.1 <i>Euphrasia</i> gr. <i>minima</i> | 1.2 <i>Plantago alpina</i> |
| + <i>Gentiana campestris</i> | + .2 <i>Oxytropis pyrenaica</i> |
| + .3 <i>Silene acaulis</i> | + <i>Carlina acaulis</i> |
| + <i>Minuartia verna</i> | + <i>Polygala alpina</i> |
| + <i>Hippocrepis comosa</i> | r <i>Merandera pyrenaica</i> |
| + <i>Pedicularis</i> cf. <i>pyrenaica</i> | r <i>Phyteuma orbiculare</i> |
| + <i>Cerastium arvense</i> | r <i>Daphne cneorum</i> |
| + <i>Sideritis hyssopifolia</i> | + .2 <i>Alchemilla plicatula</i> |
| 1.2 <i>Plantago media</i> | r <i>Leontopodium alpinum</i> |
| + .2 <i>Trifolium repens</i> | r <i>Potentilla</i> cf. <i>crantzii</i> |
| + .2 <i>Galium</i> gr. <i>pumilum</i> | |

Ce type de groupement appartient au *Festucion scopariae*; dans les Pyrénées espagnoles, le *C. defloratus* ssp. *carlinifolius* fait régulièrement partie du cortège floristique de cette alliance.

2) Alpes occidentales

L'étude phytosociologique que nous avons faite de ce groupe dans cette partie des Alpes se résume à l'établissement de quelques listes floristiques dans des stations où nous avons récolté le *C. defloratus*.

Dans les Alpes du Sud, on peut observer une spécialisation écologique différente des sous-espèces *defloratus* et *carlinifolius*, la première étant plutôt montagnarde à subalpine, tandis que la seconde trouve son optimum aux étages alpin et subalpin.

a) *C. defloratus* ssp. *defloratus*

Nous avons surtout rencontré ce taxon sur le versant italien des Alpes maritimes, principalement dans le bassin de la Stura (prov. Cuneo).

Nous l'avons récolté aux thermes de Valdieri, à 1380 m, sur roches siliceuses, dans une prairie mésophile dont la composition est la suivante :

Carduus defloratus ssp. *defloratus*
Myrrhis odorata
Vincetoxicum officinale
Satureja vulgaris
Artemisia absinthium
Leucanthemum vulgare s.l.
Dactylis glomerata
Trisetum flavescens
Achillea millefolium
Geum urbanum

Campanula trachelium
Stachys silvatica
Trifolium medium
Rumex acerosella
Armeria plantaginea
Fragaria vesca
Aegopodium podagraria
Galium mollugo
Lotus corniculatus
Anthoxanthum odoratum

A l'étage subalpin, par exemple au Col della Maddalena (prov. Cuneo), à 1990 m, on rencontre ce taxon dans des pelouses siliceuses du type suivant :

Carduus defloratus ssp. *defloratus*
Centaurea uniflora
Festuca rubra
Trisetum flavescens
Brachypodium pinnatum
Helianthemum nummularium
Poa pratensis
Thymus serpyllum

Carlina vulgaris
Meum athamanticum
Laserpitium latifolium
Polygonum viviparum
Vaccinium myrtillus
Campanula rotundifolia
Galium vernum
Stachys densiflora ...

b) *C. defloratus* ssp. *carlinifolius*

Nous avons récolté ce taxon dans les Alpes maritimes et ligures, le Devoluy et au Ventoux.

Au col de Raspailon (Alpes-Maritimes), à 2500 m, dans une pelouse sur schistes, nous avons observé les espèces suivantes :

Carduus defloratus ssp. *carlinifolius*
Armeria alpina
Poa alpina
Alopecurus gerardii
Sieversia montana
Euphorbia cyparissias
Sempervivum arachnoideum
Myosotis alpestris
Lotus alpinus
Leontodon hispidus
Plantago alpina
Minuartia verna
Cerastium strictum

Phyteuma hemisphaericum
Gnaphalium supinum
Ranunculus pyreneus
Erigeron uniflorus
Thymus serpyllum
Campanula rotundifolia
Campanula alpestris
Avena versicolor
Taraxacum alpinum
Potentilla verna
Oxytropis gaudini
Gentiana verna

Il s'agit probablement d'un individu d'association du Ranunculo-Alopecuretum *gerardii* (Nardion).

Au col du Noyer, dans le Devoluy (Hautes-Alpes), on peut trouver la sous-espèce *carlinifolius* dans des éboulis calcaires plus ou moins consolidés avec le cortège floristique suivant :

Carduus defloratus ssp. *carlinifolius*
Laserpitium gallicum
Avena sempervirens
Globularia cordifolia
Anthyllis montana
Campanula rotundifolia
Sedum album
Koeleria vallesiana

Hieracium amplexicaule
Scutellaria alpina
Veronica spicata
Galium boreale
Valeriana montana
Senecio doronicum
Eryngium spinalba ...

On retrouve ce taxon dans le massif du Ventoux, où il colonise les mêmes types de pelouses écorchées, par exemple au Chalet Reynard, à 1450 m :

<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>cartinifolius</i>	<i>Galium hypnoides</i>
<i>Vincetoxicum officinale</i>	<i>Thymus serpyllum</i>
<i>Avena sempervirens</i>	<i>Galeopsis ladanum</i>
<i>Linaria repens</i>	<i>Thalictrum minus</i>
<i>Carlina acaulis</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Eryngium spinalba</i>	<i>Biscutella taevigata</i> ...

3) Alpes centrales

Nous avons peu étudié l'écologie de ce groupe de plantes dans les Alpes suisses, mais il semble que son amplitude écologique soit assez grande et qu'il soit difficile de le situer dans la hiérarchie phytosociologique.

Dans les Préalpes helvétiques, la sous-espèce *defloratus* est principalement liée aux groupements du *Caricion ferruginae* et du *Seslerion*. Un relevé, effectué à 2180 m, sur l'arête S-E de la Dent de Brenleire (vallon des Morteys, ct. Fribourg), donne un exemple d'une pelouse écorchée du *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (*Seslerion*) dans laquelle on trouve le *C. defloratus* :

3.2 <i>Carex sempervirens</i>	1.2 <i>Anthyllis alpestris</i>
2.2 <i>Sesleria coerulea</i>	1.1 <i>Ranunculus montanus</i>
2.2 <i>Festuca pumila</i>	1.2 <i>Saxifraga paniculata</i>
1.1 <i>Pulsatilla alpina</i>	+ <i>Saxifraga oppositifolia</i>
+ <i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i>	+ <i>Gentiana verna</i>
1.1 <i>Androsace chamaejasme</i>	+ <i>Gentiana clusii</i>
+ <i>Primula auricula</i>	+ 2 <i>Poa alpina</i>
1.1 <i>Pedicularis verticillata</i>	+ 2 <i>Globularia cordifolia</i>
3.3 <i>Helianthemum grandiflorum</i>	+ <i>Myosotis alpestris</i>
1.2 <i>Helianthemum alpestre</i>	+ 2 <i>Aster alpinus</i>
+ <i>Linum alpinum</i>	+ <i>Draba aizoides</i>
+ 2 <i>Hippocrepis comosa</i>	+ 2 <i>Minuartia verna</i>
+ 2 <i>Cypripedium repens</i>	+ 2 <i>Arenaria moehringioides</i>
+ <i>Phyteuma orbiculare</i>	+ <i>Leucanthemum adustum</i>
+ <i>Scabiosa lucida</i>	+ 2 <i>Galium pumilum</i>
+ <i>Thymus serpyllum</i>	+ <i>Senecio doronicum</i>
+ <i>Polygonum viviparum</i>	+ <i>Campanula thyrsoidea</i>
r <i>Silene cucubalus</i>	+ <i>Oxytropis jacquinii</i>
+ 2 <i>Silene acaulis</i>	

4) Alpes orientales

Comme dans les Préalpes centrales, la sous-espèce *defloratus* des Alpes orientales semble plus ou moins liée aux groupements du *Seslerion*.

Dans le massif du Dachstein, près de la Sudwandhütte (Steiermark), à 1860 m, nous avons récolté ce taxon dans une pelouse sur calcaire qui peut être rattachée au *Seslerio-Caricetum sempervirentis* :

3.3 <i>Carex sempervirens</i>	r <i>Nigritella nigra</i>
2.2 <i>Sesleria coerulea</i>	+ <i>Carlina acaulis</i>
3.3 <i>Avena parlatorei</i>	1.1 <i>Hippocrepis comosa</i>
+ 2 <i>Rhododendron hirsutum</i>	+ 2 <i>Stachys alopecurus</i>
+ <i>Senecio abrotanifolius</i>	1.1 <i>Selaginella selaginoides</i>
+ <i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i>	1.1 <i>Campanula scheuchzeri</i>

1.1	<i>Helianthemum grandiflorum</i>	+	<i>Prunella grandiflora</i>
+ .2	<i>Gypsophila repens</i>	+	<i>Allium montanum</i>
+	<i>Phyteuma orbiculare</i>	1.2	<i>Alchemilla hoppeana</i>
+	<i>Juniperus nana</i>	+°	<i>Laserpitium latifolium</i>
+ .2	<i>Erica carnea</i>	+	<i>Hieracium vilosum</i>
1.1	<i>Anthyllis alpestris</i>	+	<i>Scabiosa lucida</i>
1.1	<i>Globularia nudicaulis</i>	+	<i>Aconitum gr. napellus</i>
1.1	<i>Satureja alpina</i>	+	<i>Buphthalmum salicifolium</i>
		+ .2	<i>Thymus serpyllum</i>

Plus à l'Est, à la Raxalpe (1580 m, Niederösterreich), ce taxon croît en compagnie des espèces suivantes :

1.2	<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i>	+	<i>Leucanthemum adustum</i>
2.2	<i>Poa alpina</i>	+	<i>Prunella vulgaris</i>
2.3	<i>Carex sempervirens</i>	1.2	<i>Alchemilla vulgaris</i>
2.2	<i>Trisetum flavescens</i>	1.1	<i>Homogyne alpina</i>
1.1	<i>Agrostis tenuis</i>	+ .2	<i>Helianthemum nummularium</i>
+	<i>Carex nigra</i>	+	<i>Stachys alopecuroides</i>
2.2	<i>Pimpinella magna</i>	+	<i>Ranunculus nemorosus</i>
1.1	<i>Campanula scheuchzeri</i>	+	<i>Trifolium alpestre</i>
2.2	<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	r	<i>Veratrum album</i>
2.2	<i>Leontodon hispidus</i>	+	<i>Carlina acutis</i>
+	<i>Scabiosa lucida</i>	+ .2	<i>Heleborus niger</i>
+ .2	<i>Gentiana asclepiadea</i>	+ .2	<i>Dianthus alpinus</i>
+	<i>Primula veris</i>	+	<i>Selaginella selaginoides</i>
+ .2	<i>Senecio alpinus</i>		
1.1	<i>Leontodon autumnalis</i>		
+	<i>Gentiana pannonica</i>		
1.1	<i>Gentiana germanica</i>		

Dans les Alpes sud-orientales, la sous-espèce *crassifolius* se rencontre aux étages submontagnard et montagnard, dans les pelouses rocheuses et sur les rochers calcaires ensoleillés ou légèrement ombragés du domaine de la hêtraie. En Slovénie, au Vrsic, nous avons noté les espèces compagnes suivantes :

<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>crassifolius</i>	<i>Potentilla caulescens</i>
<i>Carex austro-alpina</i>	<i>Erica carnea</i>
<i>Dryopteris robertiana</i>	<i>Buphthalmum salicifolium</i>
<i>Sesleria coerulea</i>	<i>Valeriana saxatilis</i>
<i>Cystopteris fragilis</i>	<i>Silene saxifraga</i>
<i>Stachys alopecuroides</i>	<i>Primula auricula</i> ...
<i>Pederota lutea</i>	

5) Jura

L'écologie du *C. defloratus* dans cette région est semblable à celle décrite pour les Préalpes. Elle en diffère par le fait que ce taxon semble plus thermophile et qu'il descend souvent à l'étage submontagnard. On peut le rencontrer dans des endroits assez secs, par exemple sur les vives rocheuses ou les pelouses du *Bromion*. Ainsi, à la Clusette (ct. Neuchâtel), à 1120 m, nous l'avons trouvé dans le groupement suivant :

<i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i>	<i>Centaurea montana</i>
<i>Bromus erectus</i>	<i>Laserpitium siler</i>
<i>Carex humilis</i>	<i>Teucrium chamaedrys</i>
<i>Coronilla vaginalis</i>	<i>Scabiosa columbaria</i>

Teucrium montanum
Thymus serpyllum
Leucanthemum adustum
Lotus corniculatus
Authericum ramosum
Galium pumilum
Hippocrepis comosa
Helianthemum nummularium

Thalictrum minus
Festuca gr. ovina
Sanguisorba minor
Asperula cynanchica
Vincetoxicum officinale
Globularia cordifolia
Dianthus silvesier

On peut probablement rattacher ce groupement au *Coronillo-Caricetum humilis* que RICHARD (1972) a décrit sur les crêtes rocheuses du Jura.

Au Creux du Van (ct. Neuchâtel), ce taxon supporte bien la dent des chamois et semble même favorisé par l'apport de nitrates. On peut voir un grand nombre de pieds du *C. defloratus* au début du Dos d'Ane, à 1350 m, dans une pente surpâturée par les chamois, où l'on devrait trouver de beaux exemples de *Seslerio-Laserpitietum*. Voici un relevé de ce groupement très dégradé :

3.3 <i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i>	1.1 <i>Calamagrostis varia</i>
3.3 <i>Euphorbia cyparissias</i>	+ <i>Authericum ramosum</i>
2.2 <i>Gentiana lutea</i>	1.2 <i>Lotus corniculatus</i>
1.2 <i>Galium pumilum</i>	+ .2 <i>Helianthemum nummularium</i>
1.1 <i>Leucanthemum adustum</i>	1.2 <i>Thymus serpyllum</i>
+ <i>Silene nutans</i>	+ <i>Hippocrepis comosa</i>
+ <i>Galium inollugo</i>	+ .2 <i>Fragaria vesca</i>
+ .2 <i>Carex sempervirens</i>	+ <i>Linum catharticum</i>
+ <i>Valeriana montana</i>	

Cette association du *Seslerion* est bien représentée sur les pentes du Jura, par exemple au Col de la Faucille (Ain) où nous avons relevé le cortège floristique suivant :

1.1 <i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i>	2.1 <i>Hippocrepis comosa</i>
3.3 <i>Laserpitium siler</i>	+ <i>Leucanthemum adustum</i>
+ .2 <i>Bupleurum falcatum</i>	+ .2 <i>Thymus serpyllum</i>
+ <i>Rhamnus alpina</i>	+ <i>Viola hirta</i>
2.3 <i>Calamagrostis varia</i>	+ <i>Kernera saxatilis</i>
3.3 <i>Sesleria coerulea</i>	+ <i>Lonicera alpigena</i>
+ <i>Gentiana lutea</i>	+ .2 <i>Coronilla emerus</i>
+ <i>Silene cucubalus</i>	+ .2 <i>Galium anisophyllum</i>
1.2 <i>Helianthemum nummularium</i>	+ <i>Teucrium chamaedrys</i>
2.3 <i>Carex sempervirens</i>	

Dans le massif du Reculet-Crêt de la Neige (Ain), BEGUIN (1972) rencontre *C. defloratus* dans les groupements du *Caricion ferruginae* et du *Seslerion*.

En dessous du sommet du Reculet, à 1650 m d'altitude, nous avons relevé le groupement suivant :

1.1 <i>Carduus defloratus</i> ssp. <i>defloratus</i>	1.1 <i>Koeleria pyramidata</i>
3.3 <i>Carex sempervirens</i>	+ <i>Festuca pratensis</i>
+ .2 <i>Satureja alpina</i>	1.2 <i>Lotus corniculatus</i>
+ .2 <i>Hippocrepis comosa</i>	+ <i>Anthyllis alpestris</i>
3.2 <i>Sesleria coerulea</i>	+ <i>Phyteuma orbiculare</i>
1.1 <i>Rhinanthus alectorolophus</i>	+ <i>Trifolium pratense</i>
+ .2 <i>Leucanthemum adustum</i>	1.2 <i>Thymus serpyllum</i>
+ .2 <i>Aster alpinus</i>	1.1 <i>Achillea millefolium</i>

- + *Valeriana montana* + *Helianthemum grandiflorum*
 + *Gentiana lutea*
 1.1 *Galium anisophyllum*

Il s'agit d'un exemple de *Sesterio-Caricetum sempervirentis*, groupement de pelouse où *C. defloratus* ssp. *defloratus* se rencontre le plus fréquemment dans le Jura.

CHAPITRE 10

CHOROLOGIE

1. Introduction et méthode d'étude

La répartition géographique des différents taxons du groupe du *Carduus defloratus* et de deux espèces voisines, les *C. carduelis* et *C. kernerii*, a été établie grâce à l'examen du matériel d'herbier des Institutions dont la liste figure ci-dessous.

LISTE DES HERBIERS CONSULTÉS

1. GENÈVE: Conservatoire et Jardin botanique (G)
2. GENÈVE: Conservatoire et Jardin botanique, Herbier Burnat (G-BU)
3. GRAZ: Institut für systematische Botanik (GZU)
4. JACA: Centro Pirenaico de Biología Experimental (4.)
5. LAUSANNE: Musée botanique cantonal (LAU)
6. NEUCHÂTEL: Université de Neuchâtel, Institut de Botanique (NEU)
7. PARIS: Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie (P)
8. TOULOUSE: Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences (TL)
9. VIENNE: Naturhistorisches Museum (W)
10. VIENNE: Botanisches Institut und Botanischer Garten der Universität, Wien (WU)
11. Matériel récolté par l'auteur de ce travail ou les collaborateurs de l'Institut de Botanique. Ces échantillons sont déposés à l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel (11.).

Nos récoltes et celles des collaborateurs de l'Institut de Botanique de Neuchâtel, ainsi que les plantes cultivées à partir de graines obtenues par échange avec divers Jardins botaniques, ont permis de compléter les cartes de distribution.

Les lacunes qui apparaissent dans la distribution de certains taxons sont dues à deux facteurs, l'un artificiel, l'examen incomplet des herbiers européens, et l'autre naturel, la présence de grandes plaines entre deux massifs montagneux (plaine de l'Èbre, du Danube, etc.).

Les cartes de points (carte 10.1 à 10.7), établies pour chaque taxon du groupe du *C. defloratus*, sont regroupées sur la carte 10.8 (p. 365) qui donne une vue d'ensemble de la répartition géographique de ce groupe de plantes.

La répartition de deux espèces voisines, *C. carduelis* et *C. kernerii*, figure sur la carte 10.11 (p. 368). Cette carte et la carte 10.8 étant à la même échelle, on peut comparer la répartition de ces deux espèces orientales et celle des taxons du groupe du *C. defloratus*.

Certains échantillons d'herbier ne peuvent être que difficilement attribués à l'un ou à l'autre des taxons que nous avons retenus.

Lorsque nous avons rencontré plusieurs de ces échantillons aux caractères morphologiques intermédiaires, provenant d'une même localité, nous les avons considérés comme faisant partie des zones d'intergradation entre les taxons de groupe du *C. defloratus*. La répartition des localités situées dans ces zones figure sur les cartes 10.9 et 10.10 (p. 366 et 367). La comparaison de ces deux cartes avec la carte 10.8 montre que ces localités correspondent aux régions de sympatrie des divers taxons du groupe du *C. defloratus*.

Ce groupe de plantes appartient au domaine floristique des montagnes centre et sud-européennes, domaine qui comprend les Pyrénées, le Jura, les Alpes, l'Apennin, les Carpathes et les Balkans, d'après HESS et LANDOLT (1967, vol. 1) qui reprennent en grande partie les données de WALTER (1954), ou à l'élément orophile centre et sud-européen de MEUSEL *et al.* (1965).

Le *Carduus defloratus* se rencontre dans tous ces systèmes montagneux, à l'exception des Balkans, où il est remplacé par les *C. carduelis* et *C. kernerii*. À l'Ouest, ce groupe s'étend au domaine floristique atlantique par la sous-espèce *medius* (Monts Cantabres) et au domaine méditerranéen par *carlinifolius* (Sierras de la province de Teruel).

Nous examinerons brièvement la chorologie des taxons étudiés; des listes de localités (entre parenthèses, les abréviations des herbiers où se trouve ce matériel) et des cartes de points, fondées sur ces listes, constituent les données de base pour l'étude des aires de répartition des taxons de ce groupe de plantes.

II. Chorologie des taxons du groupe du *C. defloratus*

1) *C. defloratus* ssp. *medius*

Carte 10.1

L'aire de répartition de ce taxon est pyrénéo-cantabrique, avec une affinité atlantique prononcée. En effet, il ne colonise que le flanc Nord des Pyrénées et les Monts Cantabres.

LISTE DE LOCALITÉS

ssp. *medius*

ESPAGNE:

prov. Leon: Puerto de San Glorio (NEU), Alto Valdeon (11.), Corisco (4.), Riano (11.), gorges après Cain (11.).

prov. Santander: Picos de Europa (G), Lavedo (4).

prov. Burgos: Amcyugo (G), Obarenes (LAU).

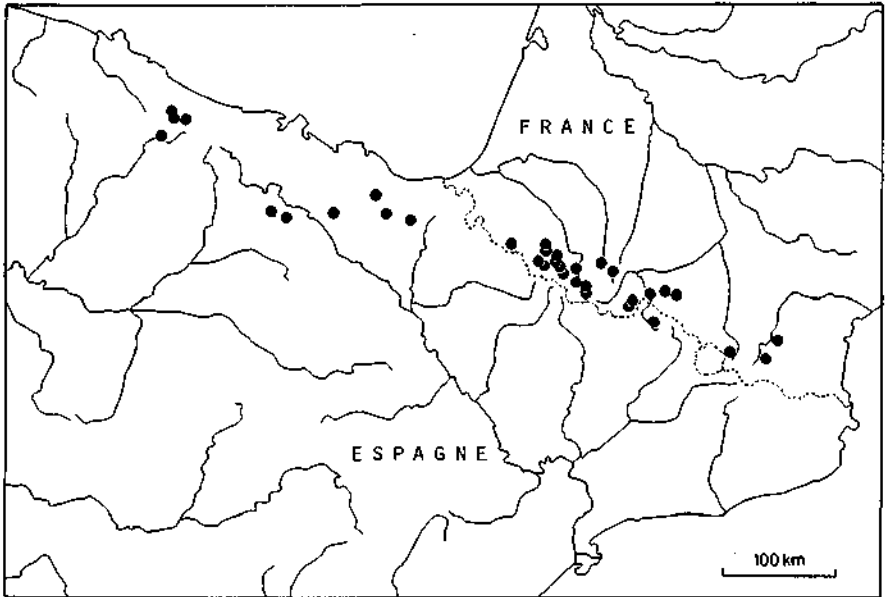
prov. Oviedo: La Cueva, Lagos de Salencia (NEU), Desfiladero de las Beyos (4.).

prov. Alava: Sierra de Cantabria (NEU, 4.), Eguino (4.).

prov. Guipuzcoa: Aitzgorri (NEU, LAU), rio Deva (4.).

prov. Navarra: San Donato-Burunda (4.).

prov. Huesca: Valle de Aran (P, LAU, G, 11.).



CARTE 10.1. — *Carduus defloratus* L. ssp. *medius* (Gouan) Hayek.

FRANCE :

Pyrénées-atlantiques: Escot (P, 4.), Eaux-Bonnes (P, G), Gorges de Bitet, vallée d'Ossoue (4.), Larrau (4.), Sarrance-Asasp (4.), Bedous (4.), Louvie-Juzou (4.), Les Eaux-Chaudes (11.), Gourette (11.), Pont de Sebers (11.).

Hautes-Pyrénées: Bagnère de Bigorre (P), Cauterets (P, G), Argelès (P), Azun (P), Bois de Bourg (G), Gèdre (LAU), Héas (WU), Luz (LAU, 11.).

Haute-Garonne: Bagnère de Luchon (P, G, LAU), Arbas (P), Si-Béat (P, G), Val d'Esquierry (P, NEU), Portel d'Aspet (11.).

Pyrénées-orientales: Vallée du Galbe (LAU, 11.).

Ariège: L'Hospitalet (P).

Aude: Pla de Bac Estable, Axat (NEU).

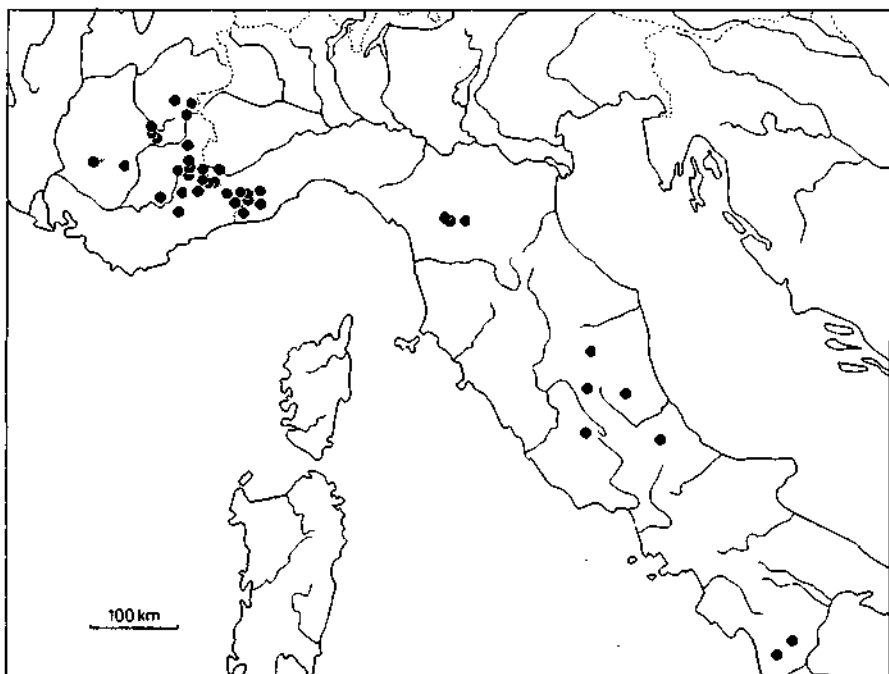
2) *C. defloratus* ssp. *carlinifolius*

Cartes 10.2 et 10.3

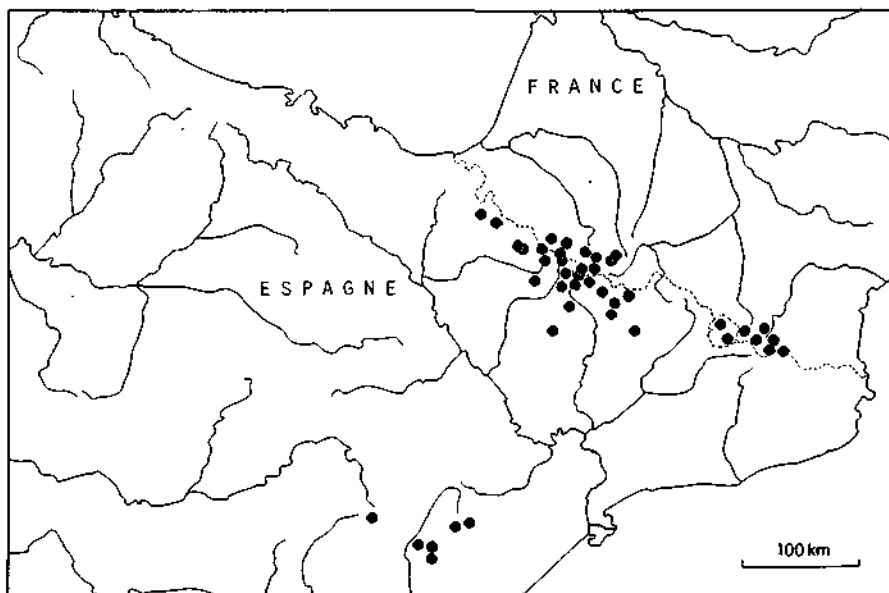
Ce taxon peut être qualifié d'oro-méditerranéen; son aire est morcelée:

- Sierras du N-E de l'Espagne, Pyrénées, Alpes occidentales méridionales et Apennins (voir carte 10.8).

On peut remarquer que dans la partie alpine de son aire de répartition, on ne trouve ce taxon que dans les Alpes du Sud et qu'il ne dépasse pas la limite climatique des cols, frontière entre Alpes du Nord et Alpes du Sud selon OZENDA (1966).



CARTE 10.2. — *Carduus defloratus* L. ssp. *carlinifolius* (Lam.) J.Ar. Alpes et Apennins.



CARTE 10.3. — *Carduus defloratus* L. ssp. *carlinifolius* (Lam.) J.Ar. Pyrénées et N-E de l'Espagne.

LISTE DE LOCALITÉS

ssp. *carlinifolius*

ESPAGNE

prov. *Terruel*: Sierra de Valacloche (P, G), Javalambre (11.), Sierra de Camareno (P, G), Alcalá de la Selva, Camino Monegro (4.), Valdelinares, Peñarroya (4., 11.), Collado de la Girana (4.).

prov. *Cuenca*: Tragaceta, Cerro San Felipe (4.).

prov. *Navarra*: Monte Irati (4.), Roncal, Sierra de Arrigorrieta (4.).

prov. *Huesca*: Port de Benasque (P), Panticosa (P, 4.), Collado de las Blancas (NEU, 4.), Guara (NEU, 4.), Peña de Oroel (NEU, 4.), Anso (4.), Alanos (4.), Lacherito (4.), Hecho (4.), Lizara (4.), Sierra de la Esriva (4.), Aisa (4.), Canfranc (4.), Peña de Aso (4.), Peña Blanca (P, 4.), Sallent (LAU, 4.), Cotefablo (4., 11.), Bujaruelo (4., 11.), Ordesa (4., 11.), Anisclo (4.), Peña Montañesa (4.), Lavasar (4., 11.), Coiella (4.), Turbon (4.), Bielsa (4.), Cancias (4.), Valle de Pineira (11.), Torla (11.).

ANDORRE:

Lac Angolaster (P), St-Julian (P).

FRANCE:

Pyrénées-atlantiques: Urdos (P), Gabas (LAU), Pourtalet (11.), Somport (11.).

Hautes-Pyrénées: Gèdre (P, G, NEU), Gavarnie (P, G, LAU, 11.), Cauterets (P), Barrèges (P, G), Héas (NEU, P), Luz (NEU), Tourmalet (11.).

Pyrénées-orientales: Capsir (P), Eyne (P), Cerdagne (LAU), Puymorens (11.), Cambre d'Asc (11.), Gorges de Llo (11.).

Vaucluse: Ventoux (P, G, LAU, 11.).

Var: Montagne de Lachens (11.).

Alpes de Haute-Provence: Colmars (LAU), Col de la Pare sur Barcelonnette (TL), Col d'Allos (11.), Montagne de Lure (11.), Col de Toutes-Aures (11.).

Alpes-Maritimes: Madonna de Fenestre (P, G, TL, G-BU), Haute-Tinée (LAU, G-BU), Mont Mounier (LAU, G-BU), Authion (LAU), Le Boréon (LAU, G-BU, 11.), St-Étienne de Tinée (11.), Tournairet (G-BU), Launes-Quartier (G-BU), Tête du Sapet (G-BU), Val Thorenc (G-BU), Col de la Cayolle (11.), Entraunes (G-BU, 11.), Isola (11.), Col de la Lombarde (11.), Col de Raspailon (11.), Pas du Tanaret (11.), Col de Tende (G-BU, 11.), Valberg (11.), Mourre-de-Chanier (11.).

Hautes-Alpes: Gap (P, G, LAU), Montagne d'Aurouze (P, LAU, 11.), Grand Bérard (P), La Grave (P), Nevache (P), Le Monétier-les-Bains (P), Col du Noyer (11.).

ITALIE

prov. *Cuneo*: Barricate (11), Mont Armetta près d'Ormea (G-BU).

prov. *Imperia*: Rezzo (G-BU), Collardente (11.), Pigna (G-BU), Colle Melosa (11.), Mont Grai (11.).

prov. *Pistoia*: Abetone, Val de Luce (11.).

prov. *Lucca*: Alpe Tre Potenze (11.).

prov. *Modena*: Boscolungo (LAU).

prov. *Rieti*: Monte Terminillo (11.).

prov. *L'Aquila*: Campo Imperatore (11.), Portella (NEU), Morrone (NEU).

prov. *Chieti*: Majella (P, NEU).

prov. *Roma*: Monte Autore (11.).

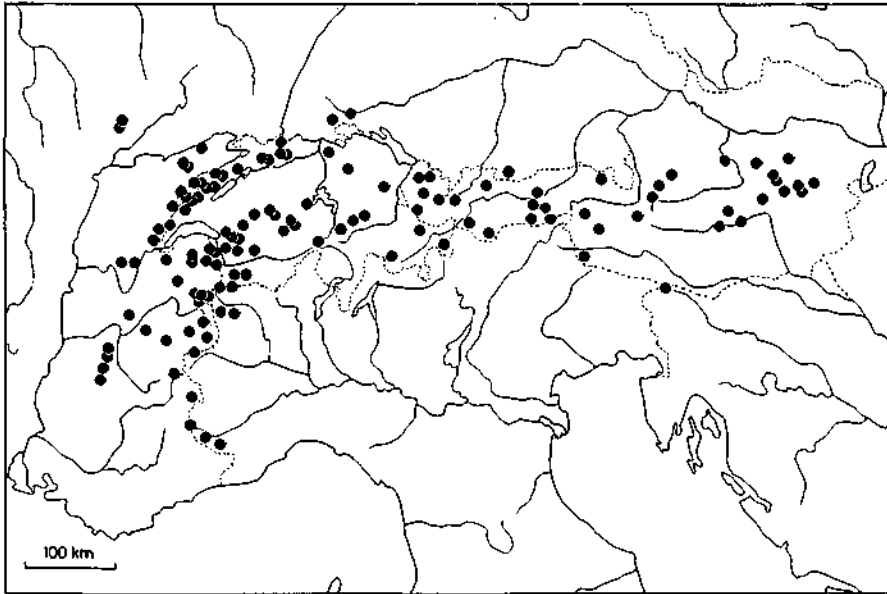
prov. *Cosenza*: Pellegrino (WU), Monte Pollino (WU).

3) *C. defloratus* ssp. *defloratus*

Carte 10.4

L'aire de répartition de ce taxon est centrale par rapport à l'aire générale du groupe du *C. defloratus*.

Cette aire comprend le Jura, la Côte d'Or et l'arc alpin, des Alpes maritimes au Wiener Schneeberg, surtout à l'extérieur des hautes chaînes. C'est un taxon plutôt préalpin.



CARTE 10.4. — *Carduus defloratus* L. ssp. *defloratus*.

LISTE DE LOCALITÉS

ssp. *defloratus*

FRANCE

Savoie: Mt Cenis (P, LAU), Belleville près de Hautecluse (P, G, TL, GZU, 11.), Mt Vergy (P), Dent de Nivolet (P, G), Tigne (P), Cormet de Roseland (11.), Aix en Savoie (NEU), Col Croix-de-Fer (11.), Pralognan (11.), Bonneval s/Arc (11.).

Haute-Savoie: Col de Balme (P), Roc d'Enfer (11.), Salève (G, LAU), Parnal (G), Pointe de Nyon sur Morzine (11.), chaîne du Bourget (G, LAU), Col des Aravis (11.), Col de la Colombière (11.), Les Contamines (11.), Les Gets (11.).

Isère: Pas de l'Ouille (11.), Grande Chartreuse (P, LAU), St-Agrès, massif de Belledone (TL), Gorges d'Engins (11.), Col de Ménéce (11.), Grand Veymont (11.).

Ain: Col de la Faucille (P, 11.), Tenay, Haut-Bugey (G, LAU), Grand Colombier (G), Crêt d'Eau (G), Reculet (G, 11.), Thoiry (11.).

Doubs: Grand Taureau sur Pontarlier (P, 11.), Beaume les Dames (NEU), Chassagne (11.), Gorges de la Loue (11.), Mont d'Or (11.), Roche-Bernard (11.), Bois du Laveron (11.), Plateau d'Amancey (11.).

Côte d'Or: Val Suzon (P), Francheville (11.).

Hautes-Alpes: Oreières (G), Vallon du Cristailin (11.).

ITALIE

Cuneo: Valle di Lourousa (G-BU, 11.), Colle della Maddalena (11.), S. Giacomo di Entracque (11.), Terme di Valdieri (G-BU, 11.), S. Anna di Vinadio (11.).

Aoste: Cogne (11.), Val Veni (11.), Valgrisanche (11.), Gd St-Bernard (11.).

ALLEMAGNE

Baden-Württemberg: Geisingen (G, LAU), Wutachthal (LAU).

Bayern: Garmisch (11.).

SUISSE

Vaud: Col du Pillon (G), Alpe de Bex (G), Rochers de Naye (11.), Hongrin (11.), Pont de Nant (G, GZU, 11.), Leysin (NEU), Mont d'Or (11.), Tour de Famelon (11.), La Dôle (P, G, NEU), Mont Tendre (G), Aiguille de Baulmes (11.), Le Chasseron (11.), Dent de Vaulion (11.).

Valais: Bourg St-Pierre (G), Mex (G, LAU), Lac Tanay (G, LAU), Salanfe (G), Col de Crozet (G), Trient (LAU), Val d'Illicz (LAU), Fionnay (LAU).

Neuchâtel: Creux du Van (P, G, NEU), Gorges du Seyon (NEU), Pierrabot (NEU), La Tourne (NEU), Chaux-du-Milieu (NEU), Les Verrières (11.), Rochefort (NEU), Lac des Tailières (11.), Valangin (NEU), Les Convers (11.), Chaumont (NEU), Les Grattes (11.), Combe Biosse (NEU), La Clusette (11.), Combe Garot (11.), Champ-du-Moulin (11.).

Fribourg: Vallon des Morteys (11.), Schweinsberg (11.).

Jura: Courrendlin (11.).

Berne: Mt Raimex (G), Combe Grède (11.), Niesen (P), Grindelwald (G, LAU), Lauterbrunnen (NEU), Kaltbrunnental (NEU), Stockhorn (11.), Liesbergmühle (NEU), Schynige Platte (11.).

Argovie: Laegern (G).

Soleure: Rötfluh (11.), Weissenstein (NEU), Eichenberg près Seewen (11.), Passwang (11.).

Bâle-Campagne: Belchenflue (11.).

Zürich: Uetliberg (LAU).

Uri: Maderanenthal (LAU), Klausen (LAU).

Glaris: Linthal (LAU).

Schaffhouse: Langenthal (LAU).

St-Gall: Säntis (11.).

Unterwald: Pilate (11.).

Grisons: Davos (GZU, 11.), Scarl-Val Sesvenna (GZU), Cresta Avers (11.).

AUTRICHE

Vorarlberg: Arlberg (G), Bregenzerwald (W), Lünensee, Rätikon (W), Bezau-Klausberg (W), St-Anton i. Montafon (W).

Tirol: Waitenthal (WU), Trins (WU), Hallthal (WU, GZU), Innsbruck (G, WU, 11.), Griesbergtal, Tuxer Alpen (W), Zillertaler Alpen (W), Ventertal, Ötztaler Alpen (W), Pfunds, Oberinntal (W), Walsertal (W), Mieminger Plateau (W), Brandenberg (W), Lechtaler Alpen (W).

Salzburg: Lofer (P, LAU, W), Taurachtal (WU), Radstädter Tauern (WU, W), Stylinger An (WU), Venediger Gruppe (W), Hallein (W).

Steiermark: Mariazell (LAU, W), Leoben (WU), Veitschalpe (WU), Hochschwab (WU, W), Dachstein (W, GZU, 11.), Tamischbachturm (W), Aschbach (W), Judenburg (GZU), Vorderberg (11.).

Osttirol: Windischmatrei (WU), Hollbruckertal, Kartitsch (W), Erschbaumertal (W).

Oberösterreich: Windischgarsten (G), Reichraming (G, LAU, WU), Laudachsee (W), Traunfall, Salzkammergut (W), Traunkrischen (W).

Niederösterreich: Reichenau (P, W), Freiland-Turnitz (WU), Schneeberg (WU, W, 11.), Ybbsitz (W), Raxalpe (W, 11.), Hirschwang (11.), Zellerain-Taschelbach (11.).

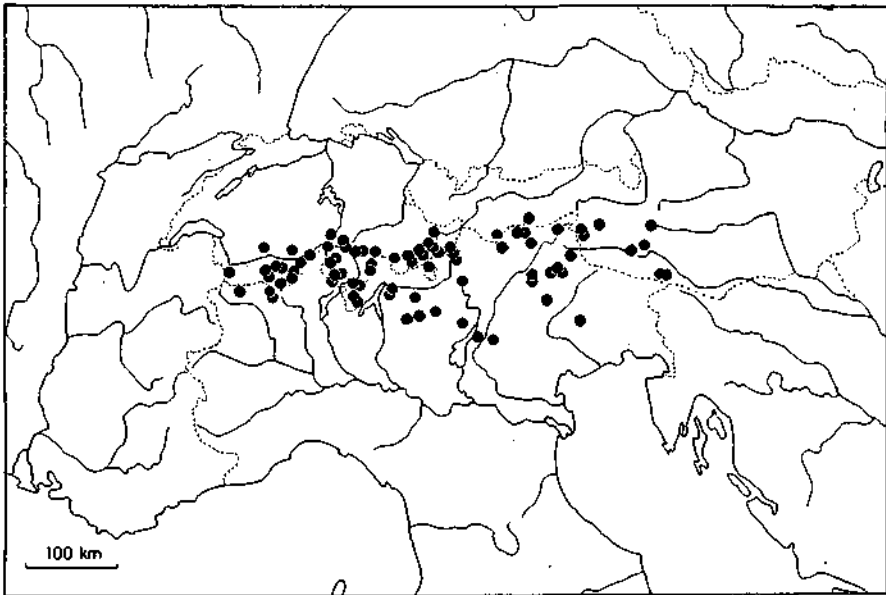
YUGOSLAVIE:

Kranjskagora, Slovénie (11.).

4) *C. defloratus* ssp. *rhaeticus*

Carte 10.5

Morphologiquement proche de la sous-espèce *defloratus*, ce taxon possède une aire de répartition plutôt centre-alpine. Il occupe les hautes chaînes et les Alpes calcaires sud-orientales, où il se superpose partiellement à la sous-espèce *crassifolius*.

CARTE 10.5. — *Carduus defloratus* L. ssp. *rhaeticus* (DC.) Rothm.

LISTE DE LOCALITÉS

ssp. *rhaeticus*

SUISSE

Valais: Münster (P), Simplon (G, 11.), Col Sanetsch (LAU), Britzen, Tourtemagne (LAU), Saas Fee (LAU, 11.), Val Sorrey (LAU, NEU), Berisal (G, LAU), Fiesch (G-BU), Lax (G-BU), Goppenstein-Ferden (G-BU), Gletsch (GZU), Evolène (G), St-Nicolas (G), Zermatt (P, G, LAU, W, NEU), Les Haudères (LAU), Chandolin (LAU).

Grisons: Samedan (G), Val Minor (G), Val Roseg (G), Champfer (LAU), Rosso, Val Calanca (LAU), Poschiavo (LAU), Casaccia, Val Bregaglia (LAU), Crèsta (LAU), Berninapass (G), Sils-Silvaplana (LAU), Maloja (G-BU; 11.), Fluela (11.), San Bernardino (11.), Umbrail (11.), Ofenpass (11.).

Tessin: Monte Gridone (G), Vergeletto (G), Monte Boglia (G), Foroglio, Val Bavona (G), Val di Peccia (G), Val Piora (G, LAU, GZU), Val Colla (LAU, G), Alpe di Cadro (LAU), Faido (LAU), Olivone, Val Blenio (LAU), Avegno-Ponte Broilla (G-BU), Monte Generoso (G, P, LAU, NEU), Val gradiccioli (G), Monte Bré (LAU), Curreggia (LAU), Camoghé (LAU, 11.), Airolo (LAU, 11.), Isonne (11.), Contra-Mergoscia (LAU, G-BU), Lucomagno (11.), Soglio (NEU), Gotthard (P).

Uri: Fernigen, Meiental (G), montée du Gotthard (11.).

ITALIE

Aoste: St-Remy (LAU), Val d'Ayas (11.), Cervinia (11.).

prov. Como: Val Sassina (P), Val Intelvi (LAU), Monte Legnone (LAU).

prov. Sondrio: Alpe Braulio sur Bormio (LAU, P, NEU), Forcola di Livigno (11.), Stelvio (11.).

prov. Bergamo: Monte Scanapa, Presolana (G), Bondiona, Val Seriana (G), San Pellegrino, Valle Baldero (NEU), Barbellino, Valbondione (11.).

prov. Brescia: Passo del Tonale (11.).

prov. Bolzano: Sterzing (= Vipiteno), Jaufental (GZU, G, P, WU), Tires (11.), Luttach

(= Lutago) (GZU, G), Passo di Gardena (11.), Meran (W), Passo di Costalunga (11.), Pfitsch (W), Lago di Braies (11.), Saiseralpe (P, GZU), Drei Zinnen (W), Bressanone (W).
 prov. Trento: Val di Ledro (LAU, G, W, 11.), Tione-Preore (WU), Castellazzo (11.), passo di Poidoi (11.), La Fricca sur Carbonare (11.).
 prov. Vicenza: Pian di Fugazze.
 prov. Belluno: Col Fedaya (11.).
 prov. Verona: Monte Baldo (G, P, W, 11.).
 prov. Treviso: Vittorio (LAU).

AUTRICHE

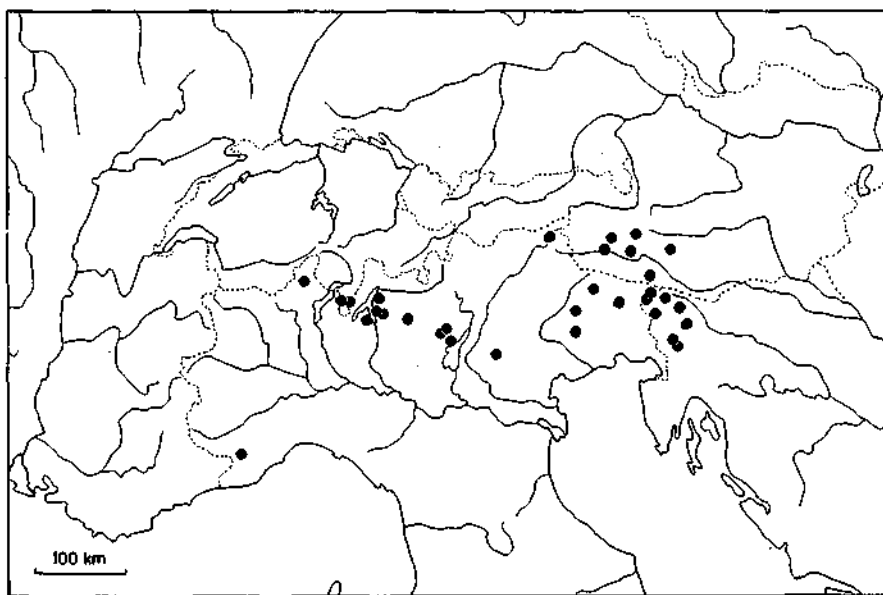
Tirol: Brennerbad (GZU), Timmeltal, Ötztaler Alpen (W), Gröden (WU), Stilsfer Joch (WU), Villnösstal (W).
 Osttirol: Windisch-Matrei (W), St-Jakob, Deferegenal (GZU, W), Innervillgraten (W), Obertilliacher Tal (W).
 Salzburg: Radstädter Tauern (WU).
 Kärnten: Villach (W), Oberdrauburg (G, W), Dobratsch (GZU), Sadnig. Gruppe (GZU), Alpen Gartnerkofel (GZU).

5) *C. defloratus* ssp. *crassifolius*

Carte 10.6

Ce taxon est franchement sud-alpin: son aire de répartition s'étend des préalpes tessinoises à la Slovénie.

La présence d'une population isolée dans les Alpes ligures mériterait d'être vérifiée, de même que les indications des Flores italiennes citant des plantes à feuilles glauques et peu découpées dans l'Apennin ligure (*C. defloratus* var. *subdecurrens* Bert.).



CARTE 10.6. — *Carduus defloratus* L. ssp. *crassifolius* (Willd.) Hayek.

LISTE DE LOCALITÉS

ssp. *crassifolius***SUISSE:***Tessin*: San Salvatore (NEU, G, GZU), Generoso (G, NEU), Melide (G), Alpe di Puimogna (TL).**ITALIE:***prov. Novara*: Iselle (P).*prov. Cuneo*: Rocce Bruseis, haute vallée du Pesio (G-BU), Piss di Pesio (LAU).*prov. Como*: Ballabio (G, LAU), Corni di Canzo (LAU, P), Grigna (LAU, 11.), San Martino/Lecco (LAU), Val Sassina (P).*prov. Bergamo*: Valsecca-Brembana (G).*prov. Brescia*: Val Vestino (P, NEU, WU, LAU, GZU).*prov. Trento*: Bondone, Judicarie (G, P), Val d'Ampola (11.).*prov. Bolzano*: Luitach (LAU), Penegal (GZU).*prov. Vicenza*: Monte Summano (P, W, 11.).*prov. Treviso*: Vittorio (LAU).*prov. Belluno*: Monte Serva (WU).*région Friuli-Venezia*: Monte Cuarnan sur Gemona (W), Passo di Predil (W), Val Cimoliana (11.), Passo Pura (11.).**AUTRICHE:***Osttirol*: Lienz (GZU, 11.).*Kärnten*: Hermagor (WU), Sädinig-Kreuzeck-gruppe (GZU), Ankogel-gruppe (GZU), Heiligenblut (11.).*Steiermark*: Turrach (GZU).**YOUGOSLAVIE:***Slovénie*: Ljubjana (G), Ajdovscina (GZU), Ursig sur Kobarid (11.), Crna Perst (GZU), Passo Predil (11.), Predmeja (11.), Vrsic (11.), Log (11.).6) *C. defloratus* ssp. *glaucus*

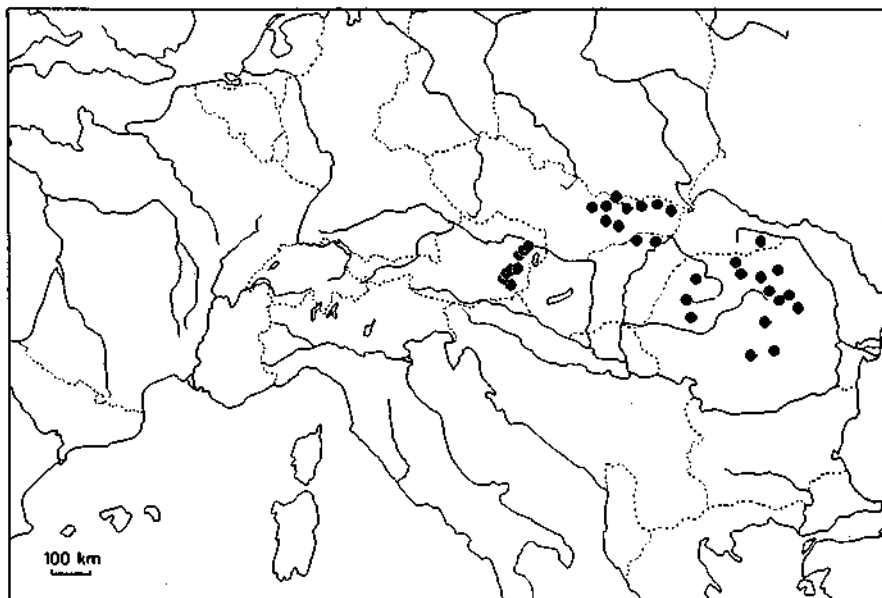
Carte 10.7

Le matériel carpathique de cette sous-espèce fait défaut dans la plupart des herbiers occidentaux. Nous avons recouru à la Flore de Roumanie de SAVULESCU (1964) pour compléter la répartition de ce taxon.

La sous-espèce *glaucus* occupe toute la partie orientale de l'aire de répartition du groupe du *C. defloratus*. Son aire est-alpine-carpathique semble morcelée, mais c'est probablement dû au manque de matériel carpathique russe.

LISTE DE LOCALITÉS

ssp. *glaucus***AUTRICHE:***Steiermark*: Gösting (P, G, W, LAU, NEU, GZU), Peggau (LAU, W, GZU, WU), env. de Graz (W), Bärenschuttklamm (W), Weizklamm (W, 11.), Hochlantsch (W, GZU), Mt Teufelstein (P, WU).*Niederösterreich*: Mt Gaisberg (P, G, WU, W, GZU), Vöslau (G, W, GZU), Mödling (WU), Perchtoldsdorf (W, G, GZU), Anninger/Baden (W, GZU).



CARTE 10.7. — *Cardus defloratus* L. ssp. *glaucus* (Baumg.) Nym.

TCHÉCOSLOVAQUIE:

Magas Tatra (G, LAU, W, WU), Kvaciánka (11.), Tatranska (WU, LAU), Klastoriska Hornatina (11.), Kopanecka (11.), Slovensky raj (11.), Zapadné Tatry (11.), Belanské Tatry (11.), Nizké Tatry (11.).

HONGRIE:

Rosenberg (P), Mt Malenicza, Treucsín (WU).

POLOGNE:

Dolina Białego, Zakopane (11.).

URSS:

Ukraine: Bukovina (WU):

ROUMANIE:

(d'après SAVULESCU (1964), Flora Republicii Populare Romine, vol. IX).

req. Mures: Viseu près Borsa

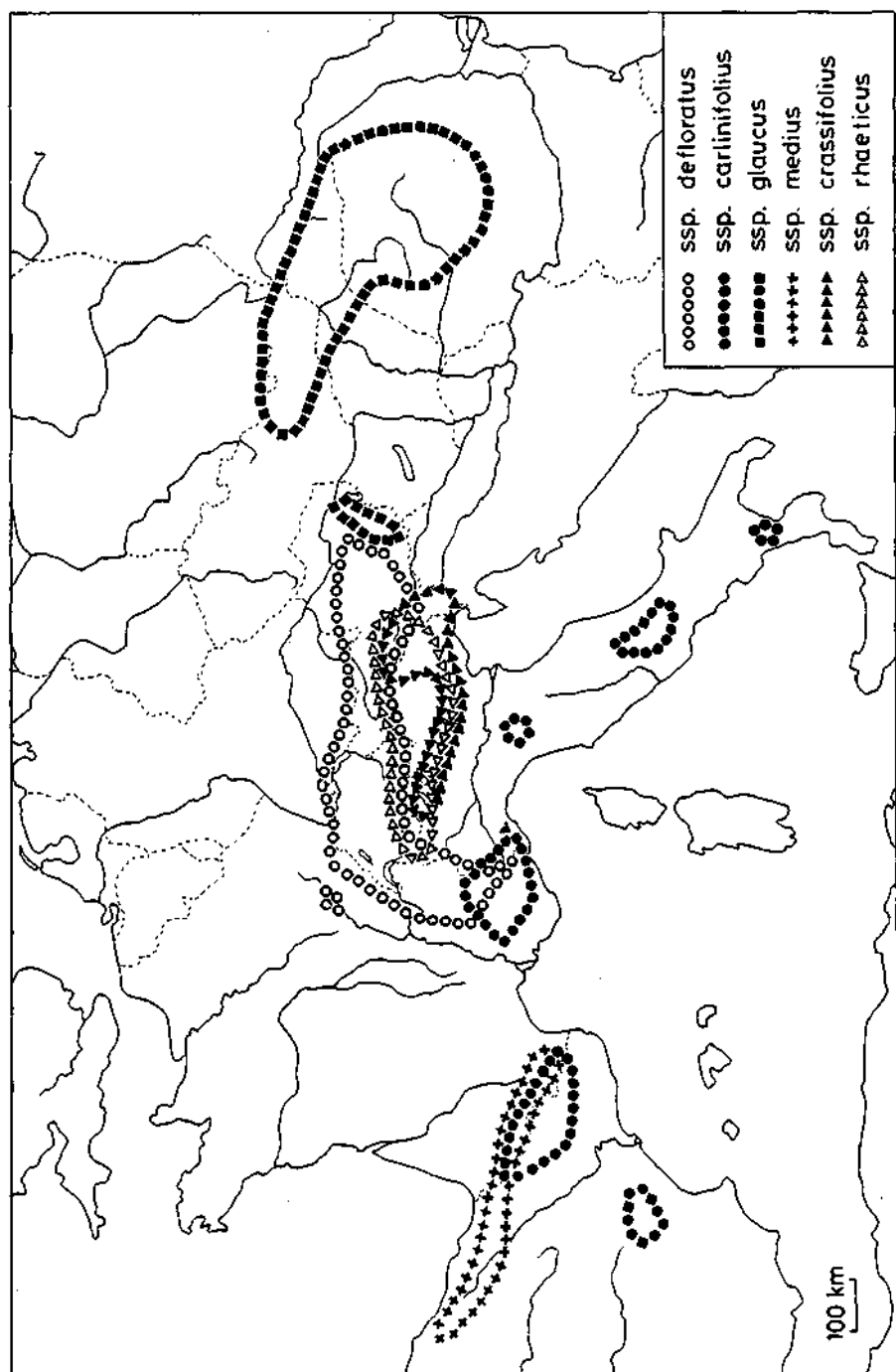
req. Cluj: Monts Rodna, Corongis; Zalău; Scarisoara; Abrud.

req. Mures-Aut. M.: Lueta, Odorhei; Borsec; Lacul Rosu près Gheorgheni.

req. Brasov: Mt Piatra Craiului; Monts Fagarasului.

req. Bacau: Mt Ceahlau; Pingarati, r. Piatra Neamt.

req. Suceava: Mt Eva, Cimpalung-Moldovenesc; Mt Tibau, Mt Rarau, région Vatra Dornei.

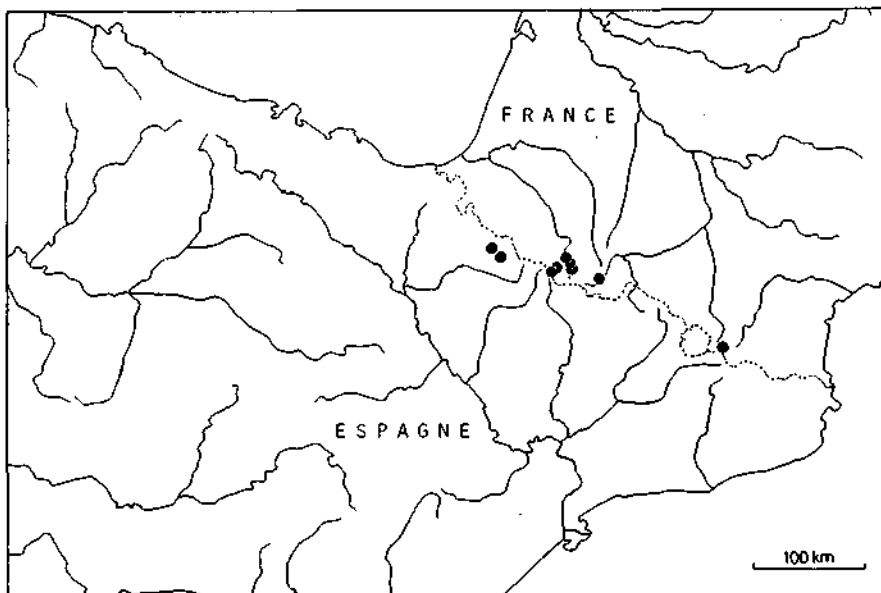


CARTE 10.8. — Aires de répartition des taxons infrasécifiques du *C. defloratus* L.

III. Les zones d'intergradation du groupe du *C. defloratus*

1) Pyrénées, intermédiaires entre les sous-espèces *medius* et *carlinifolius*

Carte 10.9



CARTE 10.9. — *C. defloratus* intermédiaire ssp. *medius* - *carlinifolius*.

LISTE DE LOCALITÉS

Intermédiaires medius-carlinifolius

ESPAGNE:

prov. *Navarra*: Alto Roncal, Isaba (4.), Pena de Ezcaorri (4.), Larra (4.)
 prov. *Huesca*: Anso (4.), Neveros de Aspe-Tortiella (4.).

FRANCE:

Pyrénées-atlantiques: Lac d'Artouste (4.), Lac de Fabrèges (11.).
Haute-Pyrénées: Gèdre (LAU, P, G), Cauterets (P), Lac de l'Oule, Vieille Aure (4.), Gorges de St-Sauveur (11.).
Pyrénées-orientales: Angoustrine (P).

2) Alpes, intermédiaires entre les sous-espèces *defloratus*, *carlinifolius*, *rhaeticus*, *crassifolius* et *glaucus*.

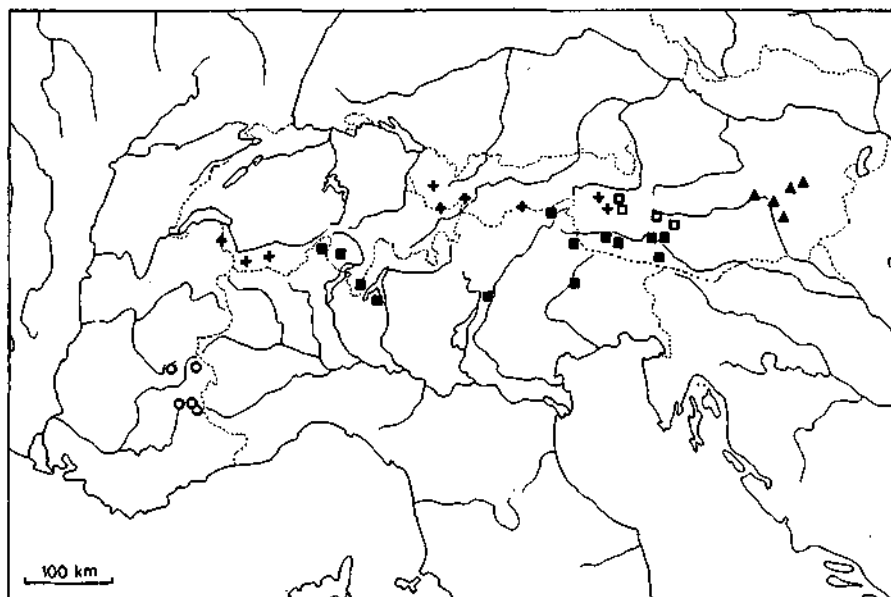
Carte 10.10

LISTE DE LOCALITÉS

Intermédiaires defloratus-crassifolius

AUTRICHE:

Salzburg: Lungau, Muhr (W).
Tirol: Schluderbach (W).



CARTE 10.10. — *C. defloratus* intermédiaires entre les sous-espèces alpines :
defloratus - carlinifolius (○), *defloratus - rhaeticus* (+),
defloratus - crassifolius (□), *defloratus - glaucus* (▲),
crassifolius - rhaeticus (■).

Osttirol: Teischnitztal, Glockner (W).

Steiermark: Turrach (W).

Kärnten: Heiligenblut (W, GZU), Hohe Tauern (GZU, 11.).

Intermédiaires defloratus-glaucus

AUTRICHE:

Niederösterreich: Semmering (W, WU), Reichenau (W, G, GZU).

Steiermark: Kraubath (W, GZU, 11.), Hochlantsch, Mixnitz (GZU), Weizklamm (GZU), Kirchdorf (GZU), Teichalpe (GZU).

Intermédiaires rhaeticus-crassifolius

SUISSE:

Tessin: Frasco (11.), Monte Generoso (G, NEU).

ITALIE:

prov. Novara: Val Formazza (NEU).

prov. Como: Corni di Canzo (LAU).

prov. Trento: Monte Chegul (GZU).

prov. Bolzano: Luitach (= Lutago) (GZU, WU, 11.), Sexten (= Sesto), (WU).

prov. Belluno: Longarone (G).

AUTRICHE:

Osttirol: Bergeralpe, Lienz (G).

Kärnten: Marienock, Gailltaler Alpen (GZU), Dobratsch (GZU, 11.), Kreuzeck-Gruppe (GZU), Oberdrauburg (G).

*Intermédiaires defloratus-calinifolius***FRANCE:**

Alpes de Haute-Provence: Les Agneliers (11.), Gorges du Bachelard (11.), Restefond (11.).

Hautes-Alpes: Orcières (G), Col d'Isoard (G).

Isère: Col d'Hurtières (G).

*Intermédiaires defloratus-rhaeticus***FRANCE:**

Haute-Savoie: Col de Barberine (G).

SUISSE:

Valais: Villa/Evolène (NEU), Val d'Entremont (G).

AUTRICHE:

Yorarlberg: Damüls (W), Silvretta (W).

Tirol: Brenner (W), Samnaun-Gruppe (W), Valle Valming (GZU).

Osttirol: Kalsertal (W), Granatspitz-Gruppe (W).

IV. Chorologie de deux espèces voisines: *C. carduelis* et *C. kernerii*1) *C. carduelis*

Carte 10.11

L'aire de répartition de cette espèce est-alpine-balkanique s'étend des Alpes sud-orientales aux montagnes de Bosnie. Dans la partie alpine de son aire, elle est sympatrique avec les sous-espèces *crassifolius* et *rhaeticus* de *C. defloratus*.

On a vu (chap. 6 et 8) que des hybrides se forment entre les *C. defloratus* ssp. *crassifolius* et *C. carduelis*, mais qu'ils sont stériles.

LISTE DE LOCALITÉS

*Carduus carduelis***AUTRICHE:**

Kärnten: Plöcken (P, G, LAU, W, 11.), Bärental (11.), Kötschach, Gailtaler Alpen (P, WU), Müssen bei Oberdrauburg (P, G), Mauthen (P, G, W.), Ferlach (WU), Mt Golica, Karawanken (W), Loibl (W).

ITALIE:

région Friuli-Venezia: Alpe Duana supr. Laggio (P, LAU).

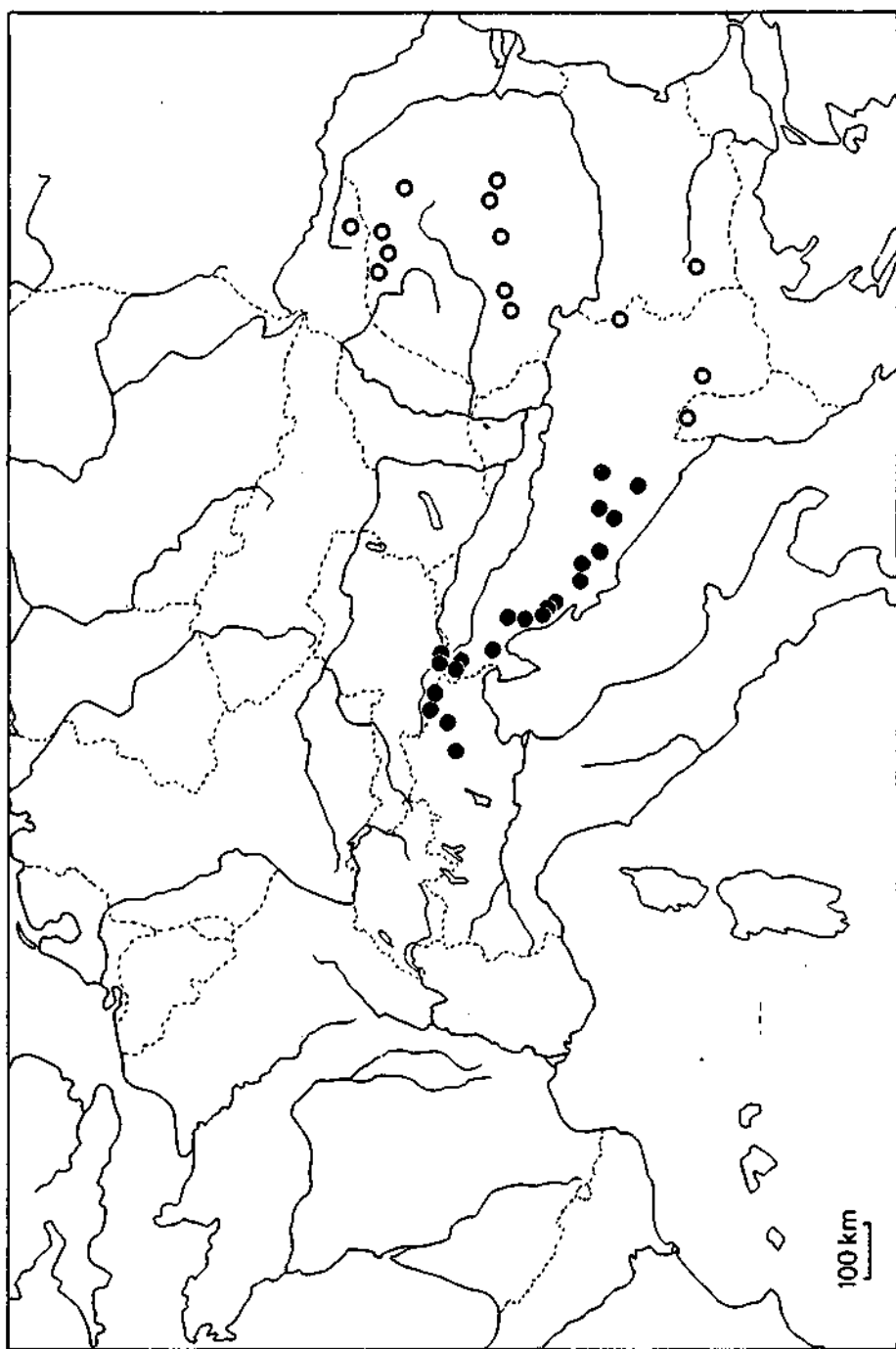
prov. Belluno: Verbe di Feltre (LAU).

YUGOSLAVIE:

Slovénie: Cerna Prst (P), Triglev (W), Mt Sneznik supr. Lasec (G), Tosc (G), Bohinjsko sedlo (11.).

Croatie: Mt Santo, Velebit (P, LAU), Mt Bijela Lasica (P), Mt Mali Rajinac (G, LAU), Crnopac, Velebit (WU), Bunjevac, Velebit (WU).

Bosnie: Mt Vlasic prope Travnik (P), Valle Gostovic (G), Mt Javorak (WU), Vitorog, Pribelja (WU), Plazenica, Bugojno (WU), Mt Klekovaka (WU), Sator Planina (WU).



CARTE 10.11. — *Carduus carduelis* (L.) Gren. (●) et *C. kernerii* Simk. (○).

2) *Carduus kernerii*

Carte 10.11

Comme pour le *C. defloratus* ssp. *glaucus*, nous avons eu recours à la Flore de SAVULESCU (*op. cit.*) pour une partie des localités roumaines de cette espèce.

L'aire de répartition de ce taxon est carpathico-balkanique et s'étend des Monts Rodna de Roumanie aux Rhodopes de Bulgarie.

Dans la partie carpathique de son aire, ce taxon est sympatrique avec le *C. defloratus* ssp. *glaucus*; on n'a jamais signalé d'hybrides entre ces deux taxons.

LISTE DE LOCALITÉS

*C. kernerii***ROUMANIE:**

Mt Schuler, Kronstadt (= Brasov) (P, G, WU), Paltinis, vrf Burzei (P, G, LAU), Mt Tibles supra Suplai (P, G), Mt Rodna (P, WU), Mt Bucegi (G), Pietra Mare (WU), Slanulete, Retezat (11.).

en plus, d'après SAVULESCU (1964):

Mtii Maramuresului, Mtii Bistritei, Mtii Cincasului, Mtii Fagarasului, Mtii Tarcului.

URSS:

Bukovina (P).

BULGARIE:

Mt Musala, Rhodopes (P, G).

YUGOSLAVIE:

Serbie: Stara Planina (LAU, WU).

Macédonie: Sar Planina près Tetovo (G).

ALBANIE:

Mt Kobilica (WU).

CHAPITRE 11

DISCUSSION GÉNÉRALE

Il est temps de regrouper les résultats exposés dans les chapitres précédents, en vue de les discuter et de les comparer, entre eux et avec les résultats obtenus dans d'autres groupes. Cette discussion nous conduira à examiner certains processus de microévolution dans le groupe du *Carduus defloratus*.

Enfin, nous essaierons de tirer les conclusions taxonomiques qui pourraient découler de notre travail.

1. Regroupement et discussion des résultats

1) La variation cytologique et l'hybridation expérimentale

La variation du nombre chromosomique s'observe dans le groupe du *Carduus defloratus*, d'une part entre les individus d'une même population locale, et, d'autre part, entre des groupes de populations d'origine géographique différente.

On a donc, à un premier niveau, une dysploïdie interindividuelle, et à un second niveau, une dysploïdie intraspécifique. FAVARGER (1967) donne de la dysploïdie la définition suivante: «cas où des modifications structurales des chromosomes (remaniements du génome) ont abouti à des modifications du nombre de base dans un groupe de taxons».

Les divers niveaux de dysploïdie que l'on observe dans le groupe du *C. defloratus* sont-ils dus à des mécanismes différents, ou relèvent-ils de la même cause et doit-on envisager un passage graduel de l'un à l'autre?

Analysons ce phénomène de variation cytologique en partant de la population locale. On observe, dans beaucoup de populations des Alpes et du Jura, une variation cytologique entre les individus, variation que l'on peut rattacher à un phénomène de polymorphisme chromosomique.

MAYR (1970) donne du polymorphisme la définition suivante: «La présence simultanée de plusieurs phénotypes nettement différents et discontinus à l'intérieur de la même population interféconde». Rappelons que le phénotype est l'ensemble des caractéristiques d'un individu résultant de l'interaction entre le génotype (ensemble des gènes) et l'environnement.

Le phénotype comprend non seulement les caractères visibles à l'œil nu (morphologie externe), mais aussi ceux qui peuvent être mis en évidence par différentes méthodes, c'est-à-dire les caractères anatomiques, cytologiques, chimiques ou physiologiques, pourvu qu'ils soient génétiquement contrôlés.

Inclure les chromosomes dans le phénotype, bien que ces organites portent les gènes, ne pose, à notre avis, pas d'ambiguïté si l'on prend soin de distinguer le contenant (le chromosome) du contenu (les gènes).

JACKSON (1971) définit ainsi le caryotype: «the phenotypic appearance of the somatic-chromosomes in contrast to their genic content», et GRANT (1975, p. 304) écrit: «le caryotype est une partie de la combinaison des caractères du groupe et montre une variation taxonomique comparable à celle de la morphologie externe des organismes».

Il faut cependant ajouter que les modifications du caryotype revêtent une importance supplémentaire en raison même du contenu des chromosomes, c'est-à-dire les gènes. L'arrangement des gènes sur les chromosomes est modifié chaque fois que des restructurations du caryotype interviennent. C'est ce que l'on appelle un changement des «groupes de liaison» des gènes: Comme le dit GRANT (1975, p. 309): «la variation du caryotype, dans son nombre de base et dans beaucoup d'aspects de symétrie, dans un groupe de plantes interfertiles, est une manifestation visible des changements dans la liaison génique».

Chez le *C. defloratus*, quel rapport peut-on trouver entre le polymorphisme chromosomique et la dysploidie observée entre les diverses races géographiques.

À notre avis, ces deux phénomènes ne diffèrent que par le fait suivant: le premier est un phénomène intrinsèque à l'espèce *C. defloratus*, tandis que le second résulte de facteurs extrinsèques, l'environnement et le temps, qui agissent sur le phénomène de base qu'est le polymorphisme chromosomique.

Nous attribuons donc au polymorphisme un rôle de base, créateur de biotypes, et à la sélection naturelle un rôle de triage de ces biotypes.

Comme le précise DOBZHANSKY (1951): «le polymorphisme, ou toute autre sorte de diversité des formes sympatriques, accroît l'efficacité de l'exploitation des ressources de l'environnement par la matière vivante». C'est ce que cet auteur a nommé le polymorphisme «adaptatif».

Les phénomènes de polymorphisme chromosomique ont été trouvés aussi bien dans le règne animal que dans le règne végétal. On peut citer le travail de CARSON (1958) sur *Drosophila robusta* aux États-Unis, où il a été démontré que plusieurs caryotypes différents pouvaient se trouver dans la même population et que le nombre de ces caryotypes différents était plus grand au centre de l'aire de répartition de cette espèce que vers la périphérie.

Il y a donc là une analogie avec le groupe de plantes que nous avons étudié, puisque nous avons observé une variation maximale du nombre chromosomique dans les Alpes, c'est-à-dire au centre de l'aire, et une relative stabilité vers la périphérie (Pyrénées et Tatras).

La différence entre ces deux exemples réside dans le fait que chez *Drosophila*, il s'agit d'un polymorphisme de la forme des chromosomes, tandis que chez le *Carduus defloratus*, on observe un polymorphisme du nombre chromosomique.

Il est possible de rencontrer ces deux types de polymorphisme associés dans la même espèce, comme l'a montré LADIZINSKY (1978) chez le *Vicia sativa*. Cet auteur a mis en évidence la présence, chez cette espèce, de 3 cytotypes différents ($2n = 10, 12$ et 14) et de 5 caryotypes (2 caryotypes différents pour les cytotypes à 10 et 12 chromosomes).

Ces exemples montrent que la variation chromosomique peut être importante au sein d'une même espèce, sans pour autant conduire à un isolement génétique des populations dysploïdes.

Comme le remarque MAYR (1970): « A moins qu'elles ne soient délétères, la plus grande partie, sinon la totalité des restructurations chromosomiques conduisent au polymorphisme chromosomique et non au développement de mécanismes d'isolement ». Il ajoute plus loin « de même que la variation écologique, la variation chromosomique est un mécanisme adaptatif et non un moyen de spéciation »... et: « les deux peuvent en revanche faciliter et accélérer la spéciation lorsqu'elles (les variations écologiques et chromosomiques) se surajoutent à la spéciation géographique ».

On pourrait penser que dans un groupe d'organismes, plus les différences de nombre chromosomique sont importantes, plus la stérilité des hybrides devrait être grande. Or, l'observation des hybrides expérimentaux dans le groupe du *C. defloratus* et des hybrides naturels entre des taxons de ce groupe et d'autres espèces de *Carduus*, ne confirme pas entièrement cette hypothèse.

Chez les hybrides expérimentaux, l'augmentation des différences de nombre chromosomique des parents n'entraîne pas une diminution linéaire de la fertilité des hybrides. En effet, ce n'est pas le croisement entre une plante à $2n = 18$ de la région insubrienne et une plante à $2n = 24$ des Tatras qui produit l'hybride le plus stérile, tout au moins au niveau du pollen.

Chez les hybrides interspécifiques de *Carduus*, la stérilité pollinique est presque totale, que les espèces parentales aient le même nombre chromosomique (*C. defloratus* ssp. *defloratus* ($n = 11$) \times *C. personata* ($n = 11$), dans le Jura neuchâtelois), ou diffèrent par une paire de chromosomes (*C. defloratus* ssp. *crassifolius* ($n = 10$) \times *C. carduelis* ($n = 11$), dans les Alpes carniques), ou par 7 paires de chromosomes, comme dans l'hybride entre les *C. defloratus* ssp. *carlinifolius* ($n = 9$) et *C. litigosus* ($n = 16$), dans les Alpes ligures.

Ces exemples montrent que les différences de nombre chromosomique ne constituent pas le facteur principal de l'isolement génétique. Selon GRANT (1971, p. 77): « la stérilité chromosomique peut être considérée comme une condition surimposée à une condition très répandue et peut-être plus fondamentale de stérilité génique ».

Si le polymorphisme du nombre chromosomique, tel qu'on l'observe chez le *C. defloratus*, conduisait à l'isolement génétique, les différents cytodèmes seraient isolés les uns des autres et formeraient une infinité de petits grou-

pes d'individus, groupes généralement monomorphes, qui disparaîtraient rapidement aux moindres changements des conditions de l'environnement. Le bénéfice adaptatif de ce polymorphisme serait alors perdu.

Lorsqu'on étudie un groupe d'organismes dysploïdes, on se pose la question du sens de l'évolution chromosomique: la dysploïdie est-elle ascendante ou descendante?

D'après ce que l'on connaît chez les autres groupes, il semble bien que la dysploïdie descendante soit plus fréquente que l'inverse, ou du moins plus souvent observée.

Dans le genre *Carthamus*, qui appartient, comme *Carduus*, à la tribu des *Cynareae*, ESTILAI et KNOWLES (1976) observent des espèces avec $n = 10$, 11 et 12. En croisant ces espèces entre elles, ils découvrent des trivalents à la méiose des hybrides. L'hypothèse la plus probable, selon ces auteurs, est que $n = 11$ est le nombre de base primitif de ce groupe d'espèces, et que $n = 10$ en est dérivé par la fusion de deux chromosomes télocentriques, mais ils n'expliquent pas l'origine des plantes à $n = 12$. Cependant, ils n'écartent pas la possibilité d'une série ascendante à partir de $n = 10$, par fission de chromosomes métacentriques.

De tels changements structuraux «Robertsoniens» sont fréquents chez les animaux (MATTHEY, 1949), mais semblent rares ou peu observés chez les végétaux.

Récemment, GOLDBLATT (1979) a pu mettre en évidence la présence, chez *Galaxia* (Iridaceae), d'une dysploïdie descendante due à des fusions de chromosomes (changements «Robertsoniens») et à des translocations inégales.

Ce dernier mécanisme, qui a été discuté au paragraphe VI du chapitre 6 (GREMAUD 1981c, p. 237) est probablement celui qui est à l'origine des phénomènes de dysploïdie observés chez le *C. defloratus*. Nous avons vu que le schéma de STEBBINS (1950) permet de rendre compte aussi bien d'une augmentation que d'une diminution du nombre de base. Toutefois, la formation de trivalents à la méiose des hybrides expérimentaux du *C. defloratus* est mieux expliquée si l'on fait intervenir une dysploïdie ascendante, à partir de $n = 9$ jusqu'à $n = 12$.

D'autres travaux permettront d'avoir une certaine vue d'ensemble de ces phénomènes.

Chez les Composées, on peut citer le travail de JACKSON (1965) sur *Haplopappus gracilis*. Cette espèce a en général $n = 2$, mais dans une même population, l'auteur trouve des plantes avec $2n = 4$, $2n = 5$ et $2n = 6$.

Les plantes à $2n = 5$ présentent 1 bivalent et 1 trivalent à la méiose, tandis que celles à $2n = 6$ montrent 3 bivalents.

La ressemblance avec ce qu'on observe chez le *C. defloratus* est frappante, et JACKSON (*op. cit.*), qui considère ce phénomène comme un polymor-

phisme chromosomique, imagine plutôt un passage de $n = 3$ vers $n = 2$, et fonde principalement cette hypothèse sur le fait que chez *Crepis* et d'autres genres de Composées, on a démontré une dysploïdie descendante.

Or il n'est pas certain que le modèle descendant puisse être généralisé, et chaque cas devrait être discuté séparément, sans préjugé.

Dans une famille voisine des Composées, les *Dipsacaceae*, EHRENDORFER (1964) pense que le nombre de base est $n = 9$ (par exemple chez *Scabiosa*) et qu'il s'est passé un phénomène ancien de dysploïdie ascendante vers $n = 10$ (par exemple chez *Succisa*, *Knautia*) et une dysploïdie descendante plus récente jusqu'à $n = 5$ (espèces annuelles).

Dans d'autres familles, plusieurs auteurs imaginent des phénomènes à la fois ascendants et descendants pour expliquer la dysploïdie.

Chez le *Vicia sativa* (Légumineuses), LADIZINSKY (1978) trouve des cytotypes à $n = 5, 6$ et 7 ; il pense, sur la base de l'examen du caryotype, que l'évolution s'est faite à partir de $n = 6$ vers $n = 5$ et $n = 7$, par des réarrangements chromosomiques.

Cet auteur constate, comme nous l'avons fait chez le *C. defloratus*, que la longueur du caryotype n'est pas très différente chez les divers cytotypes.

Dans le genre *Erysimum* (Crucifères), FAVARGER (1978) observe pour le groupe de l'*E. grandiflorum-sylvestre*, à la fois des phénomènes de dysploïdie et de polyploïdie. Lorsque la dysploïdie s'est passée au niveau diploïde, elle semble être ascendante ($n = 7$ vers $n = 9$), alors que le phénomène serait inverse au niveau polyploïde ($n = 14$ vers $n = 13$, peut-être même vers $n = 11$).

Comme chez le *C. defloratus*, il y a dans ce groupe d'*Erysimum* une bonne corrélation entre la variation cytologique et la répartition géographique des populations, dans ce sens que les races chromosomiques dysploïdes (et polyploïdes) ont en général une répartition propre.

En revanche, la corrélation entre la cytologie et la morphologie est moins bonne, si bien que cet auteur conclut que l'évolution caryologique précède l'évolution morphologique dans ce groupe de plantes.

Par des croisements expérimentaux, CORREVEON et FAVARGER (1979) arrivent à la conclusion que la dysploïdie descendante (de $n = 14$ vers $n = 11$) est l'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer l'existence d'une race à $n = 11$ en Italie centrale et en Sicile.

Tous ces exemples montrent bien que le sens de l'évolution chromosomique n'est pas facile à découvrir et que les hypothèses émises sont difficiles à vérifier.

Le schéma d'évolution du caryotype du *C. defloratus* que nous avons proposé au chapitre 6 (GREMAUD 1981c, p. 241) rend mieux compte de la pré-

sence de trivalents à la méiose des hybrides expérimentaux si l'on imagine que $n = 9$ a donné naissance aux cytotypes à $n = 10$, $n = 11$, puis $n = 12$, par des translocations inégales.

Il est difficile d'expliquer la formation de ces trivalents en imaginant une évolution à partir d'un autre nombre de base ($n = 10$, 11 ou 12).

2) La variation anatomique et morphologique

L'étude biométrique du groupe du *Carduus defloratus* et l'observation des caractères morphologiques en culture comparée ont montré que ce type de variation est d'origine génotypique et qu'il est en général bien corrélé avec la répartition géographique des populations.

On observe souvent une variation clinale des caractères, ce qui rend les coupures taxonomiques difficiles. L'application des méthodes d'analyses multivariées prouve que les hiatus morphologiques sont rares et que la variation est plus ou moins continue. Ce qui ressort de ces analyses, basées sur les caractères morphologiques et cytologiques (pour une partie des analyses) est avant tout la preuve que la ressemblance entre les populations est en général liée à la proximité géographique.

On peut mettre en évidence, chez le *C. defloratus*, au moins 6 grandes races géographiques distinctes, que l'analyse factorielle permet de séparer, mais qui forment un groupe bien homogène.

On peut se demander pourquoi, dans un groupe aussi variable, il n'y a pas formation de races locales plus nombreuses. Théoriquement, chaque population devrait être continuellement adaptée aux conditions locales de l'environnement et aux changements de ces conditions. Cette adaptation peut se comprendre par l'intervention de la sélection naturelle sur une variation de base. Mais il faut ajouter encore un facteur important pour comprendre l'action de la sélection naturelle. La formation de races géographiques locales dépend en effet en grande partie du mode de reproduction des organismes considérés ou comme l'indique GRANT (1971, p. 17): «la sélection naturelle agit en combinaison avec la structure reproductive de l'espèce». Or, nous avons montré que le *C. defloratus* est allogame et le phénomène de la formation de races géographiques que l'on observe dans ce groupe est assez bien en accord avec l'hypothèse de cet auteur (1971, p. 17): «Dans le cas d'une reproduction, au hasard, sur une large échelle, dans une grande population, les effets de la sélection pour l'adaptation à un environnement local donné tendent à être noyés par l'influx continu de gènes provenant d'autres localités. De vastes races régionales, mais non des races locales distinctes, peuvent être maintenues par des pressions sélectives d'intensité modérée».

Il ne fait guère de doute que la variation que l'on observe chez le *C. defloratus* soit adaptative, mais il n'est pas possible de dire si la variation de chaque caractère est adaptative. Trouver un avantage sélectif à une certaine forme de

feuille ou à des bractées involucreales plus ou moins allongées n'est en effet pas facile.

Mais l'on sait que la plupart des gènes ont un effet pléiotrope (capacité d'un gène d'affecter plusieurs aspects du phénotype) (voir par exemple GRANT (1975, p. 49) et comme le remarque MAYR (1970): «Chaque fois qu'un gène a été étudié d'une façon particulière, il s'est révélé pléiotrope à une plus ou moins grande échelle».

On peut alors penser que les différences morphologiques que l'on observe entre les races géographiques du *C. defloratus* reflètent des différences physiologiques qui contribuent à adapter ces plantes aux conditions du milieu. Ainsi que le constate MAYR (*op. cit.*): «la survie d'un gène du pool dépend de l'importance de ses contributions à la «valeur adaptative» et non de celle apportée au phénotype visible. Une couleur, un modèle ou un certain détail structural peuvent n'être que le sous-produit accidentel d'un gène maintenu dans le pool pour d'autres propriétés qui sont physiologiques».

Les remarques qui précèdent pourraient certainement être appliquées à la variation de la structure anatomique que nous avons observée au niveau de la paroi de l'akène du *C. defloratus*.

La structure de l'épiderme du péricarpe varie de façon plus ou moins géographique, mais certaines structures n'apparaissent que dans quelques populations et sont difficilement explicables.

Mais la variation géographique que l'on observe aujourd'hui est la résultante des différences de pression de sélection non seulement présentes, mais aussi passées, et des interruptions plus ou moins prolongées du flux de gènes entre des groupes de populations. Les facteurs historiques sont donc très importants pour comprendre la variation des organismes vivants, mais la connaissance de ces facteurs repose sur des hypothèses qu'il est difficile de vérifier.

11. Considérations taxonomiques

Au terme de ce travail de biosystématique, il est légitime de vouloir appliquer les résultats obtenus au traitement taxonomique du groupe étudié.

Or, comme nous l'avons laissé entendre dans l'introduction, on éprouve souvent quelques difficultés à traduire les catégories biologiques, reconnues par les méthodes de la biosystématique, en termes taxonomiques.

Dans le groupe du *Carduus defloratus*, la situation se présente ainsi: bien que la variation morphologique et cytologique soit importante, toutes les populations que nous avons étudiées se sont montrées interfertiles, ce qui implique l'existence d'une seule espèce biologique, selon la définition de MAYR (1970): «Les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables».

La première partie de cette définition a pu être vérifiée expérimentalement, tandis que la réalité de la seconde partie découle de l'observation de la stérilité des hybrides interspécifiques naturels.

WALTERS et BRIGGS (1969) suggèrent que le terme d'« espèce » devait être réservé à la systématique et que la terminologie en « dème » serait mieux adaptée aux catégories microévolutives. Dans ce cas, le *C. defloratus* serait un « hologamodème » selon la définition de GILMOUR et HESLOP-HARRISON (1954).

L'utilisation des termes hologamodème ou espèce biologique, qui sont synonymes, implique que l'on a pu démontrer une parenté génétique entre les groupes de populations comprises dans ces termes, et que l'on considère ces groupes comme des unités microévolutives.

Dans le groupe qui nous intéresse, on observe, en plus d'une unité génétique, une unité morphologique, dans la mesure où les formes extrêmes (les sous-espèces *glaucus* et *carlinifolius*) sont reliées entre elles par toute une série de formes intermédiaires (comme le montre bien les diagrammes d'analyses factorielles).

La plupart, sinon tous les botanistes peuvent dire d'un échantillon de *Carduus* s'il appartient ou non au groupe du *C. defloratus* ou à *C. defloratus* au sens large, mais ils éprouvent en général plus de difficultés pour attribuer cet échantillon à un des taxons de ce groupe.

Dans cette situation, il est donc raisonnable de ne concevoir qu'une seule espèce, *Carduus defloratus* L., binôme reconnu dans toutes les flores d'Europe, et d'attribuer le rang de sous-espèce aux autres taxons reconnus dans ce groupe, comme nous l'avons fait au début de ce travail.

Ce faisant, nous suivons GUINOCHET (1977) lorsqu'il dit que: « on ne devrait accorder, à l'intérieur des genres, la qualité d'espèce, donc attribuer des binômes, qu'à des groupes morphologiquement séparés, sans aucune ambiguïté possible des groupes les plus voisins ».

Lorsqu'en plus, comme chez le *C. defloratus*, on peut démontrer une unité génétique, l'attribution de ce binôme à tout le groupe nous paraît être la meilleure solution.

Nous sommes cependant en désaccord *partiel* avec GUINOCHET (*op. cit.*) sur l'idée de substituer la terminologie en « dème » aux subdivisions classiques de l'espèce: sous-espèces, variétés, formes.

Nous pensons en effet, qu'aux *sous-espèces*, telles que nous les concevons chez le *C. defloratus*, et qui ont la valeur de races géographiques [voir définition de MAYR (1970), donnée au chapitre I (GREMAUD, 1981a, p. 8)], il est commode d'attribuer un trinôme selon la nomenclature classique, comme cela se fait couramment en zoologie.

En revanche, il est très judicieux d'utiliser la terminologie en «dème» lorsqu'on veut rendre compte d'une certaine variabilité cytologique, morphologique, anatomique, etc., au lieu de créer des variétés ou des formes qui ne font qu'alourdir la nomenclature.

Dans notre exemple, la plupart des sous-espèces du *C. defloratus* sont composées de plusieurs cytodèmes et phénotopodèmes différents.

Toutefois, d'un point de vue strictement pratique, si, dans la rédaction d'une flore, on veut élever les sous-espèces du *C. defloratus* au rang d'espèce, nous pensons que cela ne pose pas de problèmes, à condition de préciser que ce sont des «petites espèces» d'une espèce collective.

Il ne s'agit alors que d'un changement de rang qui n'affecte pas vraiment la réalité biologique des unités reconnues, si l'on prend soin, bien entendu, de garder la même délimitation pour les «petites espèces» et les sous-espèces du *C. defloratus*. Mais, outre que cela provoque une perte d'information sur les liens qui existent entre les petites espèces, la difficulté d'attribuer un échantillon donné à une espèce est plus gênante que lorsqu'il s'agit d'une sous-espèce, et les erreurs éventuellement commises prêtent plus à confusion.

À notre avis, la réalité biologique est cependant mal traduite si l'on suit le traitement taxonomique de KAZMI (1964), surtout lorsqu'il réunit les sous-espèces *medius* et *carlinifolius* dans la même espèce. Bien qu'elles se trouvent dans la même région, les Pyrénées, ces deux sous-espèces constituent deux systèmes de populations différents (voir par exemple la morphologie, l'anatomie de l'akène, l'écologie ou la chorologie).

L'attribution respective, par KAZMI (*op. cit.*), des sous-espèces *glaucus* et *crassifolius* d'une part, et *defloratus* et *rhaeticus* d'autre part, à deux espèces différentes, ne change pas vraiment la réalité des choses, mais fait perdre une information sur leurs liens de parenté et augmente artificiellement le nombre des espèces du genre *Carduus*.

Le traitement taxonomique de ce groupe par KAZMI (*op. cit.*) diffère de celui proposé ici, non seulement sur le nombre d'espèces reconnues, mais aussi sur la distribution géographique des taxons, en particulier des sous-espèces *crassifolius* (KAZMI la signale dans le Jura), *defloratus* (KAZMI l'indique pour les Pyrénées), et *carlinifolius* (jusque dans les Alpes sud-orientales selon KAZMI).

Le travail le plus récent sur le genre *Carduus*, celui de FRANCO (1976, *in* TUTIN *et al.*) pour FLORA EUROPAEA, donne lieu, quant à la taxonomie du groupe du *C. defloratus*, à plusieurs remarques.

Cet auteur utilise, entre autres caractères, la pilosité des feuilles pour délimiter le groupe du *C. defloratus*, et ne retient comme appartenant à ce groupe que les plantes à feuilles glabres ou avec des poils multicellulaires très épars.

Or, dans les Pyrénées et une partie des Alpes, presque toutes les plantes que nous avons observées montrent une pilosité à la face inférieure des feuilles, parfois même à la face supérieure [voir chapitre 4, p. 102, (GREMAUD, 1981b)]. Pour FRANCO (*op. cit.*), ces plantes poilues sont des hybrides du *C. defloratus* avec d'autres espèces de *Carduus*, telles que *C. acanthoides* L., *C. personata* (L.) Jacq. ou *C. crispus* L., entre autres.

Il existe effectivement, dans le genre *Carduus*, une hybridation assez fréquente lorsque deux espèces croissent dans la même station, si bien que l'on trouve en général l'hybride avec les parents. Or FRANCO prétend, sur la base d'échantillons d'herbier, pouvoir reconnaître un hybride entre des taxons de *Carduus* parfois morphologiquement très proches.

S'il est possible de reconnaître des hybrides entre espèces à morphologie très différente, telles les *C. defloratus* et *C. personata*, il devient en revanche délicat de se prononcer si les espèces parentales sont peu différentes, sans voir les hybrides présumés dans leur milieu, ainsi que les espèces parentales.

De plus, FRANCO considère plusieurs taxons du groupe du *C. defloratus* comme des hybrides, ainsi *C. viridis* Kern., qui serait un hybride entre les *C. defloratus* ssp. *glaucus* et *C. carduelis*, dont l'aire s'étendrait de l'Est de la Suisse à l'Autriche et au Sud de la Bavière. Or les deux taxons parentaux indiqués par FRANCO ne sont sympatriques sur aucune partie de leur aire de répartition.

On peut trouver un hybride entre les *C. defloratus* et *C. carduelis* dans les Alpes carniques, où il croît en compagnie des parents (au Plöckenpass, par exemple), mais la morphologie de cet hybride et sa rareté ne correspondent pas au *C. viridis* Kern., taxon reconnu par les botanistes autrichiens. Nous pensons plutôt que le *C. viridis* est un topophénodème oriental du *C. defloratus* ssp. *defloratus*.

Le *Carduus rhaeticus* (DC.) Kern. est considéré par cet auteur comme un hybride entre *C. defloratus* ssp. *defloratus* et *C. carlinifolius*. Nous avons montré au cours de ce travail que la sous-espèce *rhaeticus* est un taxon original, proche de la sous-espèce *defloratus* au point de vue morphologique, avec une répartition centre-alpine, et qu'il est fertile, ce qui cadre mal avec une origine hybridogène, du moins récente.

Enfin FRANCO considère le *C. medius* Gouan des Pyrénées comme un hybride entre les *C. argemone* Pourr. et *C. carlinifolius* Lam. Nous avons vu, au chapitre 1, que *C. argemone* pouvait être mis en synonymie avec *C. defloratus* ssp. *medius*.

Nous avons en effet trouvé des populations intermédiaires dans la zone d'intergradation entre les *C. defloratus* ssp. *medius* et *C. carlinifolius*, comme nous l'avons indiqué au cours de ce travail, mais il est inutile d'attribuer un binôme à ces populations hybridogènes.

On remarque par là, que FRANCO, non seulement considère d'une façon qui nous paraît arbitraire certains taxons comme des hybrides, mais qu'il adopte une nomenclature très différente de celle des autres auteurs, ce qui pose beaucoup de problèmes lorsqu'on veut comparer les déterminations faites à l'aide de FLORA EUROPAEA et celles faites avec d'autres flores.

Nous ferons une dernière remarque, cette fois à propos de la flore suisse. HESS et LANDOLT (1972) considèrent trois « petites espèces » dans le groupe du *C. defloratus*: *C. defloratus* L., *C. crassifolius* Willd. et *C. carlinifolius* Lam.. Les deux premières petites espèces correspondent respectivement aux sous-espèces *defloratus* et *crassifolius*, tandis que le *C. carlinifolius* au sens de HESS et LANDOLT doit être rapporté à la sous-espèce *rhaeticus*.

REMERCIEMENTS

Ma gratitude va en premier lieu à mon maître, M. le professeur C. FAVARGER, qui m'a proposé le sujet de ce travail et m'a fait profiter de toute son expérience.

Pour avoir fait partie du jury de thèse, M. le professeur G. MANGENOT trouvera ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Mes remerciements chaleureux vont à M. le professeur Ph. KÜPFER et à tous mes collègues et amis de l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel.

Je remercie également les responsables du Fonds National suisse de la recherche scientifique pour son aide financière et ceux de la Fondation J.M. AUBERT pour m'avoir permis d'effectuer des voyages de recherche.

Plusieurs institutions m'ont permis de consulter du matériel d'herbier: Conservatoire et Jardin botanique de Genève, Institut für Systematische Botanik de Graz, Centro Pirenaico de Biologia experimental de Jaca, Musée botanique cantonal de Lausanne, Institut Botanique de l'Université de Neuchâtel, Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris, Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Toulouse, Naturhistorisches Museum de Vienne, Botanisches Institut und Botanischer Garten des Universität de Vienne. Que les directeurs de ces institutions trouvent ici toute ma reconnaissance.

Mes remerciements vont aussi à M. le professeur J.L. Hamel qui a accepté de publier mon manuscrit dans cette revue.

Enfin, toute ma gratitude va à ma femme et à mes parents qui m'ont soutenu tout au long de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ARÈNES (J.), 1949. — Contribution à l'étude du genre *Carduus*. *Mém. Mus. natl. Hist. nat. Paris, nouv. sér.*, 24: 183-255.
- BAKSAY (L.), 1958. — The chromosome numbers of Ponto-Mediterranean plant species. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.*, 50, sér. nov. 9: 121-125.
- BATTAGLIA (E.), 1964. — Cytogenetics of B-Chromosomes. *Caryologia*, 17: 245-299.
- BEGUIN (C.), 1972. — Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura. *Mat. levé géobot. Suisse*, 54.
- BIDAULT (M.), 1968. — Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s.l. dans le Sud-Est de la France. *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, 31: 217-356.
- BIDAULT (M.), 1973. — Sur l'intérêt de la phytosociologie sigmatiste en taxonomie. *Bol. Soc. Brot.*, 47: 143-156.
- BLAISE (S.), 1969. — Les méthodes de l'analyse factorielle des correspondances appliquées à la biosystématique de quelques espèces de *Myosotis* L. *C.R. Séances Soc. Biol.*, 163: 83-86.
- BRIQUET (J.), 1931. — Voir BURNAT (E.), 1931.
- BRUNERYE (L.), GORENFLOT (R.) et ROUX (M.), 1969. — Application de l'analyse factorielle des correspondances au traitement numérique de populations de *Senecio helenitis* (L.) Cuf.. *Rev. gén. Bot.*, 76: 217-256.
- BURNAT (E.), 1931. — Flore des Alpes maritimes. Vol. 7. Genève, Bâle et Lyon.
- CARSON (H.L.), 1958. — The population genetics of *Drosophila robusta*. *Adv. Genet.*, 9: 1-40.
- CARTIER (D.), 1970. — Étude biosystématique de quelques espèces du genre *Plantago* (Tourn.) L. (sections *Coronopus* DC et *Oreades* Decne.). Thèse Doct. Sci. Nat., Orsay.
- CHOUKSANOVA (N.A.) et al., 1968. — A new evidence on chromosome numbers in species of the family Compositae. *Citologija*, 10: 381-386.
- CLAIR-MACZULAJTYS (D.) et BORY (G.), 1980. — Les glandes à sécrétion lipidique chez *Kirkia acuminata* Oliv. (Simarubacées). *Rev. gén. Bot.*, 87: 85-96.
- CORREVOY (P.) et FAVARGER (C.), 1979. — Croisements expérimentaux entre « Races Chromosomiques » dans le genre *Erysimum*. *Pl. Syst. Evol.*, 131: 53-69.
- COUDERC (H.), 1974. — Apport de l'étude de la biologie florale et du développement hétéroblastique à la systématique des taxons infrasécifiques méditerranéens de l'*Anthyllis vulneraria* L. *Colloques Internationaux du C.N.R.S.*, 235, Montpellier: 519-529.
- COUDERC (H.), 1975. — Étude biosystématique des espèces françaises du genre *Anthyllis* L. et notamment de l'*A. vulneraria* L. Thèse Doct. Sci. Nat., Orsay.
- DARWIN (C.), 1859. — On the origin of species by means of natural selection. Londres.
- DAVIS (P.H.) et HEYWOOD (V.H.), 1963. — Principles of Angiosperm Taxonomy. Edinburgh & London.
- DE BILDE (J.), GORENFLOT (R.) et BRIANE (J.P.), 1977. — Traitement numérique de populations du *Silene nutans* L. d'Europe nord-occidentale et centrale. *Rev. gén. Bot.*, 84: 341-354.
- DITTRICH (M.), 1966. — Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. *Bot. Jahrb. Syst.*, 88: 70-162.
- DITTRICH (M.), 1968. — Morphologische Untersuchungen an Früchten der Subtribus *Cardueae-Centaureinae* (Compositae). *Willdenowia*, 5: 67-107.
- DITTRICH (M.), 1969. — Anatomische Untersuchungen an den Früchten von *Carthamus* L. und *Carduncellus* Adans. (Compositae). *Candollea*, 24: 263-277.
- DITTRICH (M.), 1970. — Morphologische und anatomische Untersuchungen an Früchten der *Carduinae* (Compositae). 1. Morphologischer Teil. *Candollea*, 25: 45-67.

- DOBZHANSKY (T.), 1951. — Genetics and the origin of species. 3^e éd., New York.
- DOBZHANSKY (T.), AYALA (F.J.), STEBBINS (G.L.) et VALENTINE (J.W.), 1977. — Évolution. San Francisco.
- DYER (A.F.), JONG (K.) et RATTER (J.A.), 1970. — Aneuploidy: a redefinition. *Notes roy. bot. Garden Edinburgh*, 30: 177-182.
- EHRENDORFER (F.), 1962. — Les mécanismes de micro-évolution chez les Angiospermes. *Rev. Cyt. Biol. végét.*, 25: 267-275.
- EHRENDORFER (F.), 1964. — Evolution and karyotype differentiation in a family of flowering plants: *Dipsacaceae*. *Proc. XI. int. Congr. Genet.*, The Hague, The Netherlands: 399-407.
- EHRENDORFER (F.), 1970. — Evolutionary patterns and strategies in seed plants. *Taxon*, 19: 185-195.
- EHRENDORFER (F.), 1973. — Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2^e éd., Stuttgart.
- ERRERA (L.) et GEVAERT (G.), 1878. — Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs. *Bull. Soc. bot. Belgique*, 17: 38-248.
- ESTILAI (A.) et KNOWLES (P.F.), 1976. — Cytogenetic studies of *Carthamus divaricatus* with eleven pairs of chromosomes and its relationship to other *Carthamus* species (Compositae). *Amer. J. Bot.*, 63: 771-782.
- FAVARGER (C.), 1962. — L'évolution parallèle du caryotype. *Rev. Cytol. Biol. végét.*, 25: 277-285.
- FAVARGER (C.), 1967. — Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.*, 42: 163-206.
- FAVARGER (C.), 1973. — Cytotaxonomie de quelques orophytes des Abruzzes. *Acta Botanica Acad. Sc. Hung.*, 19: 81-92.
- FAVARGER (C.), 1975. — Cytotaxonomie et histoire de la flore orophile des Alpes et de quelques autres massifs montagneux d'Europe. *Lejeunia*, 77: 1-45.
- FAVARGER (C.), 1978. — Un exemple de variation cytogéographique: le complexe de l'*Erysimum grandiflorum-sylvestre*. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 35: 361-393.
- FAVARGER (C.) et KÜPFER (P.), 1970. — Dysploidie et chromosomes surnuméraires dans l'espèce collective *Carduus defloratus*-L. agg.. *Bull. Soc. bot. Suisse*, 80: 269-288.
- FERNANDEZ-CASAS (J.) et al., 1978. — Numeros cromosomicos para la flora española numeros 60-65. *Lagascalia*, 8: 109-112.
- FIORI (A.) et PAOLETTI (G.), 1904. — Flora analitica d'Italia. vol. 3, Padoue.
- FOURNIER (P.), 1961. — Les quatre flores de France. Paris.
- FRANCO (D.A.), 1976. — voir TUTIN et al.
- GARDOU (C.), 1972. — Recherches biosystématiques sur la section *Jacea* Cass. et quelques sections voisines du genre *Centaurea* L. en France et dans les régions limitrophes. *Feddes Reper.*, 83: 311-472.
- GEORGIADIS (T.), 1980. — Contribution à l'étude phylogénétique du genre *Centaurea* L. (Sectio *Acrolophus* (Cass.)) D.C. en Grèce. Thèse Doct. Sci. Nat., Aix-Marseille.
- GILMOUR (J.) et HESLOP-HARRISON (J.), 1954. — The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica*, 27: 147-161.
- GOLDBLATT (P.), 1979. — Chromosome cytology and karyotype change in *Galaxia* (Iridaceae). *Pl. Syst. Evol.*, 133: 61-69.
- GRANT (V.), 1971. — Plant speciation. New York et Londres.
- GRANT (V.), 1975. — Genetics of flowering plants. New York et Londres.
- GREMAUD (M.), 1977. — Contribution à la cytotaxonomie du genre *Carduus* Bull. Soc. bot. Suisse, 87: 173-181.
- GREMAUD (M.), 1979. — Nouvelle contribution à la cytotaxonomie du genre *Carduus* (Compositae). *Bull. Soc. bot. Suisse*, 89: 133-143.

- GREMAUD (M.), 1981a. — Recherches de taxonomie expérimentale sur le *Carduus defloratus* L. s.l. (*Compositae*). I. Données taxonomiques. Variation caryologique. *Rev. Cytol. Biol. Vég.-Bot.* 4: 1-75.
- GREMAUD (M.), 1981b. — Recherches de taxonomie expérimentale sur le *Carduus defloratus* L. s.l. (*Compositae*). II. Variation morphologique. Taxonomie numérique. *Ibid.*, 4, 111-171.
- GREMAUD (M.), 1981c. — Recherches de taxonomie expérimentale sur le *Carduus defloratus* L. s.l. (*Compositae*). III. Hybridation expérimentale, cytologie des hybrides F₁; données carpologiques et palynologiques. *Ibid.*, 4: 207-268.
- GUGLER (W.), 1908. — Der Formenkreis des *Carduus defloratus* L.. *Mitt. Bayer. bot. Ges.*, 2: 136-140, 145-156, 158-172.
- GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.), 1933. — Traité de cytologie végétale. Paris.
- GUINOCHET (M.), 1946. — Taxinomie spécifique et intraspécifique des végétaux à la lumière de l'écologie et de la caryologie. *Rev. Sci.*, 84: 29-35.
- GUINOCHET (M.), 1977. — Quelques aspects actuels de la Systématique. *Bull. Soc. bot. France*, 124: 543-596.
- HAYEK (A. von), 1928. — Voir HEGI (G.).
- HEGI (G.), 1928. — Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Vol. 6/2. München.
- HESS (H.E.), LANDOLT (E.) et HIRZEL (R.), 1967 et 1972. — Flora der Schweiz. Vol. 1 et 3., Basel & Stuttgart.
- HEYWOOD (V.H.), éd., 1968. — Modern methods in plant taxonomy. London.
- HEYWOOD (V.H.), éd., 1973. — Taxonomy and Ecology. London & New York.
- HEYWOOD (V.H.), HARBORNE (J.B.) et TURNER (B.L.), éd., 1977. — The biology and chemistry of Compositae. Vol. 1 & 2. London, New York & San Francisco.
- JACKSON (R.C.), 1965. — A cytogenetic study of a three-paired race of *Haplopappus gracilis*. *Amer. J. Bot.*, 52: 946-953.
- JACKSON (R.C.), 1971. — The karyotype in systematics. *Ann. Rev. Écol. Systemat.*, 2: 327-368.
- JONES (K.), 1970. — Chromosome changes in plant evolution. *Taxon* 19: 172-179.
- JONES (R.N.), 1975. — B-Chromosomes systems in flowering plants and animals species. *Internat. Review Cytol.*, 40: 1-100.
- KAZMI (S.M.A.), 1964. — Revision der Gattung *Carduus* (*Compositae*). II. *Mitt. Bot. Staats-samml., München*, 5: 279-550.
- KAZUBOWSKA (T.), 1955. — Studies in the chromosome numbers of two species of *Carduus* L. from the Tatra Mts. *Acta Soc. bot. Polon.*, 24: 189-196.
- KRUSE (J.) et MEUSEL (H.), 1969. — Zur Blattfolge und Blattbildung einiger Cynareen-Gattungen. 1. Echinops. *Feddes Repert.*, 80: 339-356.
- KRUSE (J.) et MEUSEL (H.), 1972. — Zur Blattfolge und Blattbildung einiger Cynareen-Gattungen. 2. Acantholepis, Xeranthemum, Chardinia, Siebera, Amphoricarpus. *Feddes Repert.*, 83: 289-308.
- KÜPFER (P.), 1974. — Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera*, 23: 1-322.
- KYNCLOVA (M.), 1970. — Comparative morphology of achenes of the tribe *Anthemideae* Cass. (Family Asteraceae) and its taxonomic significance. *Preslia (Praha)*, 42: 33-53.
- LADIZINSKY (G.), 1978. — Chromosomal polymorphism in wild population of *Vicia sativa* L. *Caryologia*, 31: 233-241.
- LANDOLT (E.), 1977. — Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröffentl. des Geobot. Inst. Rübel in Zürich*, Heft. 64.

- LAVIALLE (P.), 1912. — Recherche sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. *Ann. Sci. nat. (Bot.)*, sér. 9, 15: 39-152.
- LEFÈVRE (C.), GORENFLOT (R.) et ROUX (M.), 1972. — Traitement numérique de populations d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. d'Europe occidentale et centrale. *Rev. gén. Bot.*, 79: 341-356.
- LÉONARD (J.), 1957. — Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines (Leguminosae-Caesalpinioideae) — Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Acad. roy. Belg., Cl. Sciences*, 30: 1-314.
- LÉONARD (J.), 1958. — Intérêt de l'étude des plantules en systématique. *Naturalistes Belges*, 39: 99-107.
- LÖVE (A.) et SUSNIK (F.), 1973. — Chromosome numbers of yugoslavian plants. I. *Scopolia*, 1.
- LOVKA (M.) et al., 1971. — In IOPB chromosome number reports XXXIV. *Taxon*, 20: 785-797.
- MAJOVSKY (J.) et al., 1974. — Index of chromosome numbers of Slovakian Flora. (part 4). *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.*, 23: 1-23.
- MANGENOT (G.), 1973. — Données élémentaires sur l'angiospermie. *Ann. Université Abidjan*, sér. E., 6: 1-245.
- MARKS (G.E.), 1975. — The Giemsa-staining centromere of *Nigella damascena*. *J. Cell Sci.*, 18: 19-25.
- MATTHEY (R.), 1949. — Les chromosomes des vertébrés. Lausanne.
- MAYR (E.), 1970. — Populations, species and evolution, Harvard University Press.
- MERXMÜLLER (H.), 1970. — Provocation of biosystematics. *Taxon*, 19: 140-145.
- MEUSEL (H.) et KÖHLER (E.), 1960. — Die Blattbildung von *Carlina vulgaris* L. *Bot. Jahrb. Syst.*, 79: 192-207.
- MEUSEL (H.), JÄGER (E.) et WEINERT (E.), 1965. — Vergleichende Chorologie der zentral-europäische Flora. 2 vol., Jena.
- MURRAY (B.G.), 1979. — Unusual chromosome pairing and B-chromosomes in *Briza spicata* (Poaceae). *Pl. Syst. Evol.*, 132: 245-253.
- NIKLFIELD (H.), 1969. — Über die Gattung *Carduus* und die *C. defloratus*-Gruppe in den Ostalpenländern. *Naturwiss. Ver. für Steierm. Floris. Arbeitsgem. Mitt.*, 14: 1-6.
- NYARADY (E.I.), 1957. — Quelques *Carduus* nouveaux de la flore des Carpathes méridionaux et leur position par rapport aux autres membres du groupe *Carduus defloratus* (en roumain, résumé en français). *Studii si cercetari biol. Acad. RPR. Fil. Cluj*, 8: 179-195.
- OBERDORFER (E.), 1970. — Pflanzensoziologische Exhursionsflora für Süddeutschland, 3^e éd., Stuttgart.
- OZENDA (P.), 1966. — Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Document pour la carte de végétation des Alpes*, vol. IV.
- REES (H.), 1974. — DNA in higher plants. In: «Evolution of Genetic Systems», *Brookhaven Symp. Biol.*, 23: 394-418.
- REESE (G.), 1952. — Ergänzende Mitteilung über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen. I. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 64: 241-256.
- RICHARD (J.L.), 1972. — La végétation des crêtes rocheuses du Jura. *Bull. Soc. bot. Suisse*, 82: 68-112.
- RIEGER (R.), MICHAELIS (A.) et GREEN (M.M.), 1976. — Glossary of genetics and cytogenetics. Berlin, Heidelberg et New York.
- ROUY (G.), 1905. — Flore de France. Vol. 9. Asnières, Paris et Rochefort.
- RUTISHAUSER (A.), 1960. — Zur genetik überzähliger Chromosomen. *Archiv. der Julius Klaus-Stiftung*, 35: 440-458.
- SAVULESCU (T.), 1964. — Flora Republicii Populare Romîne. Vol. 9. Bucarest.

- SCHNEPF (E.), 1969. — Über den Feinbau von Öldrüsen. I. Die Drüsenhaare von *Arctium lappa*. *Protoplasma*, 67: 185-194.
- SCHTEPA (I.S.), 1958. — Ad cognitionem pollinis morphologiae generum nonnularum, tribus *Cynareae*, familiae *Compositae*. *Notulae Syst. Geogr. Inst. Bot. Thbilissiensis*, 20: 53-62.
- SIMPSON (G.G.), 1961. — Principles of animal taxonomy. New York.
- STEBBINS (G.L.), 1950. — Variation and evolution in plants. New York.
- STEBBINS (G.L.), 1971. — Chromosomal evolution in higher plants. London.
- STIX (E.), 1960. — Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. *Grana Palynol.*, 2: 41-114.
- TUTIN (T.G.) et al., 1976. — *Flora Europaea*. Vol. 4. Cambridge.
- VALENTINE (D.H.) et LÖVE (A.), 1958. — Taxonomic and biosystematic categories. *Brittonia* 10: 153-166.
- VAN LOON (J.C.) et DE JONG (H.), 1978. — In IOPB chromosome number reports LIX. *Taxon*, 27: 53-61.
- WAGENITZ (G.), 1955. — Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s.l.. *Flora*, 142: 213-279.
- WALTER (H.), 1954. — Einführung in die Phytologie. Bd. 3, 2: Arealkunde. Stuttgart.
- WALTERS (M.) et BRIGGS (D.), 1969. — Les Plantes: variation et évolution. (trad. J. Kovoort). Paris.