Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 45 (1977)

Artikel: Recherches démographiques et écologiques sur une population hybridogène de Cardamine L.

Autor: Urbanska-Worytkiewicz, Krystyna / Landolt, Elias

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377689

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Recherches démographiques et écologiques sur une population hybridogène de *Cardamine* L.

par

Krystyna URBANSKA-WORYTKIEWICZ et Elias LANDOLT

Table des matières

1. Introduction

2. Etude démographique
   2.1. Méthodes
   2.2. Densité de la population
   2.3. Fertilité pollinique générale et répartition des variantes stériles/fertiles dans les surfaces étudiées

3. Etudes phytosociologiques et écologiques
   3.1. Méthodes
   3.2. Associations végétales et groupes sociologiques d'espèces à Urnerboden
   3.3. Etude du sol
   3.4. Caractéristiques phytosociologique et écologique des taxons de *Cardamine* à Urnerboden

4. Discussion

Résumé - Summary - Zusammenfassung

Bibliographie

1. Introduction

En 1971, une grande population hybridogène de *Cardamine* a été trouvée à Urnerboden (Suisse Centrale); *Cardamine rivularis* Schur, *C. amara* L. et leur hybride s'y rencontraient côte à côte. Ce qui nous a frappé en premier lieu était la prédominance numérique très nette des plantes hybrides bien qu'elles fussent totalement ou presque stériles. L'enquête cytologique a apporté des résultats intéressants: les deux espèces parents se sont révélées diploïdes à 16 chromosomes, mais les hybrides présentaient invariablement le niveau triploïde (2n = 24) contenant 8 chromosomes de *Cardamine amara* et 16 chromosomes de *C. rivularis* (URBANSKA-WORYTKIEWICZ et LANDOLT 1972). Plus tard, on a trouvé à Urnerboden les autoallohexaploïdes à 48 chromosomes; ces plantes fertiles étaient selon toute évidence en train de se répandre dans la station (URBANSKA-WORYTKIEWICZ et LANDOLT 1974, URBANSKA-WORYTKIEWICZ 1977a, 1977b, 1978). Il était donc évident que la station d'Urnerboden a été influencée par des facteurs particulièrement favorables aux hybrides.

Des recherches récemment conclues sur la stratégie reproductive des hybrides triploïdes ont démontré une propagation végétative très importante accompagnée d'une reproduction sexuée à potentiel de recombinaisons fort réduit (URBANSKA-WORYTKIEWICZ 1.c.). Les plantes triploïdes se sont révélées stabilisées et parfaitement adaptées aux conditions de leur biotope prédominant d'une prairie à fauche.

Parallèlement aux études biosystématiques on a poursuivi à Urnerboden une enquête démographique, la phytosociologie et certains facteurs du sol étant également étudiés; les résultats obtenus sont présentés ci-dessous.

Remerciements

Nous tenons à témoigner ici notre reconnaissance à M. P. CAFLISCH qui a prélevé la première série d'échantillons du sol et nous a donné son avis sur les résultats de leur analyse. Les surfaces ont été contrôlées dans le cadre de travaux pratiques de géobotanique de la Faculté des Sciences de l'Ecole Polytechnique de Zürich; nous adressons nos vifs remerciements à tous les participants. M. le professeur F. KLÖTZLI et M. O. PETRINI ont déterminé les mousses; nous leur en sommes particulièrement redevables. M. le Dr. W. DIETL nous a donné des conseils précieux sur le classement phytosociologique des groupements végétaux d'Urnerboden; nous le prions d'agréer notre reconnaissance.

Les analyses du sol ont été effectuées par Mme M. SIEGL et M. E. SCHAEFFER; Mme E. WOHLMANN-BRäM a fait les dessins; qu'ils trouvent tous ici la marque de notre gratitude.

Mme J. BETZ-GUYOT a eu l'amabilité de lire notre manuscrit; nous la remercions sincèrement de ses conseils linguistiques précieux.

2. Etude démographique

2.1. *Méthodes*

L'objectif de notre enquête était d'obtenir des informations sur les aspects suivants: 1) densité de la population de *Cardamine* en général; 2) répartition des taxons respectifs et 3) distribution des variantes stériles et/ou fertiles. Dans ce but, des surfaces de contrôle ont été choisies. Jusqu'à maintenant on a étudié 10 surfaces, presque toutes groupées dans un secteur plutôt limité de la grande population (Fig. 1). Une étude à long terme se poursuit à ce sujet.

Chaque surface de 2 m^2 a été divisée en 100 petits carrés et le nombre de tiges fleurissantes y fut compté. Pour distinguer *Cardamine rivularis*, *C. amara*, *C. insueta* (les hybrides triploïdes) et *C. Schulzii* (les autoallohexaploïdes) on a accepté les critères morphologiques proposés dans

nos publications précédentes (URBANSKA-WORYTKIEWICZ et LANDOLT 1972, 1974; URBANSKA-WORYTKIEWICZ 1977a, 1977b). La qualité du pollen a été étudiée sur les écrasements d'anthères colorés au carmin acétique.

2.2. *Densité de la population*

A l'occasion d'une excursion effectuée à Urnerboden tout au début de la saison de végétation, on a noté que la surface du sol était par endroit presque entièrement couverte par les jeunes rosettes. Les surfaces au peuplement le plus dense s'observaient dans les prairies à fauche clôturées et fumées, alors qu'une densité variée se manifestait dans les pâturages ouverts et dans les canaux de drainage bordés de tourbières. En se basant sur ces observations on a choisi les surfaces étudiées en pleine saison.

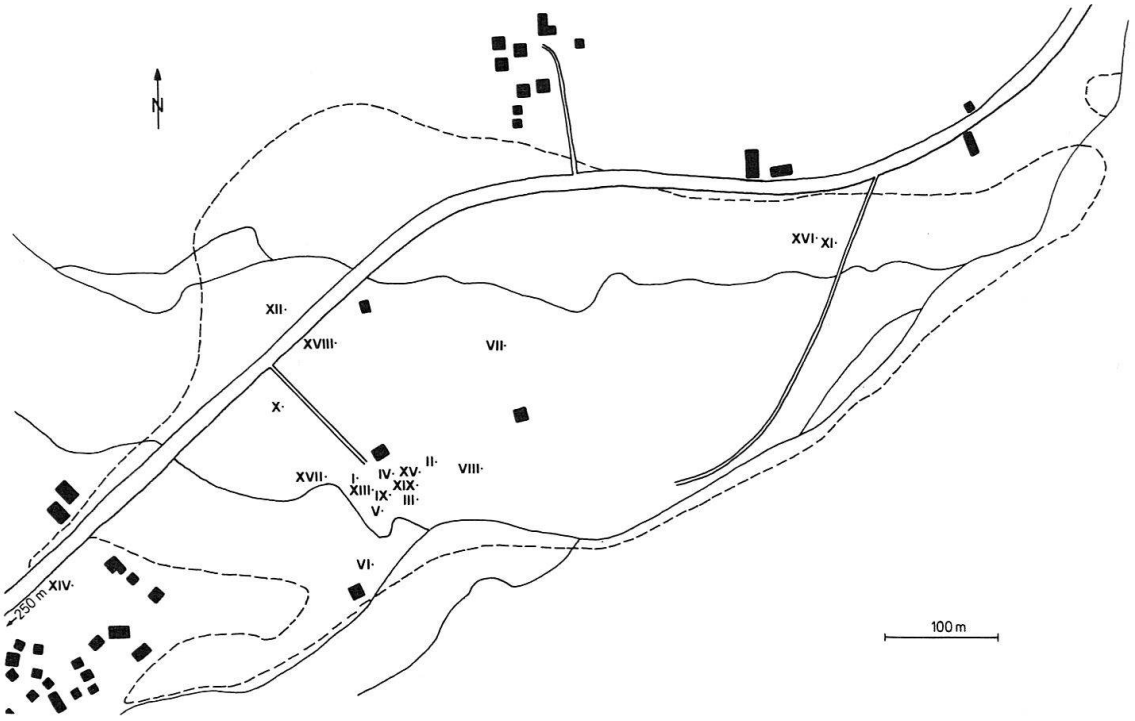


Fig. 1. Population hybridogène de *Cardamine* à Urnerboden (1320 m).
--- Limite approximative de la population. Surfaces de contrôle (I-X); relevés phytosociologiques et échantillons du sol (II, VII-VIII, X-XIX).

Tableau I. Densité de la population dans les surfaces étudiées.

No de la surface	Type écologique	Nombre de tiges	Densité	Répartition des taxons
II	prairie à fauche	685	grande, uniforme	par secteurs
VII	prairie à fauche	299	moyenne, uniforme	un seul taxon*
VIII	prairie à fauche	898	grande, uniforme	un seul taxon
III	canal de drainage	398	moyenne, uniforme	irrégulière
I	pâturage ouvert	139	moyenne, irrégulière	par secteurs
IV	pâturage ouvert	270	moyenne, irrégulière	irrégulière
V	pâturage ouvert	78	faible, irrégulière	irrégulière
VI	pâturage ouvert	63	faible, irrégulière	irrégulière
IX	pâturage ouvert	105	moyenne, irrégulière	irrégulière
X	pâturage ouvert	170	moyenne, irrégulière	un seul taxon

* à la bordure de la surface, une petite tige de *C. amara* a été trouvée.

Tableau II. Peuplement des surfaces de contrôle par les taxons respectifs.

No de la surface	Taxon*			
	CR	CA	CI	CS
II	-	445	240	-
VII	-	(1)	298	-
VIII	-	-	898	-
III	32**	-	219	147
I	91	-	27	21
IV	261	-	-	9
V	72	-	-	6
VI	46	-	-	17
IX	76	-	27	2(3)
X	170	-	-	-

* CR = *Cardamine rivularis*; CA = *C. amara*; CI = *C. insueta* (= hybride triploïde); CS = *C. Schulzii* (= autoallohexaploïde).

***C. rivularis* se rencontre uniquement sur les bords du canal et non en son milieu.

La densité de la population a été étudiée d'abord sur le plan global, puis par rapport aux taxons particuliers (Tableau I). Les trois surfaces situées dans une prairie à fauche ainsi que celle placée dans un canal de drainage ont montré une densité générale uniforme, contrairement aux pâturages où les plantes ont été réparties d'une façon irrégulière et séparées par de petites surfaces non-peuplées.

La répartition des taxons particuliers ainsi que la densité à l'intérieur des surfaces étudiées se sont révélées très instructives (Tableau II, Figs 2 - 6). Dans les prairies à fauche, deux surfaces ont été peuplées uniquement par *Cardamine insueta* (Fig. 2); la troisième contenait *C. insueta* et *C. amara* réparties par secteurs (Fig. 3). Des sept autres surfaces étudiées, une seule n'a été peuplée que par *Cardamine rivularis* (Fig. 4) alors que les autres contenaient un mélange de deux ou trois taxons mais jamais de *Cardamine amara*. Dans une de ces surfaces, *Cardamine rivularis* et les hybrides ont été réparties par secteurs (Fig. 5), mais dans d'autres surfaces les taxons respectifs ont formé de petits groupes ou bien encore ont été mélangés d'une façon irrégulière (Fig. 6).

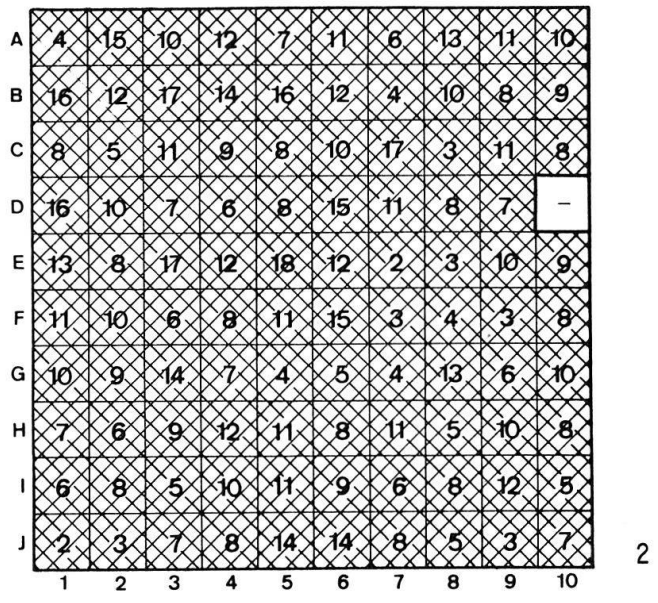
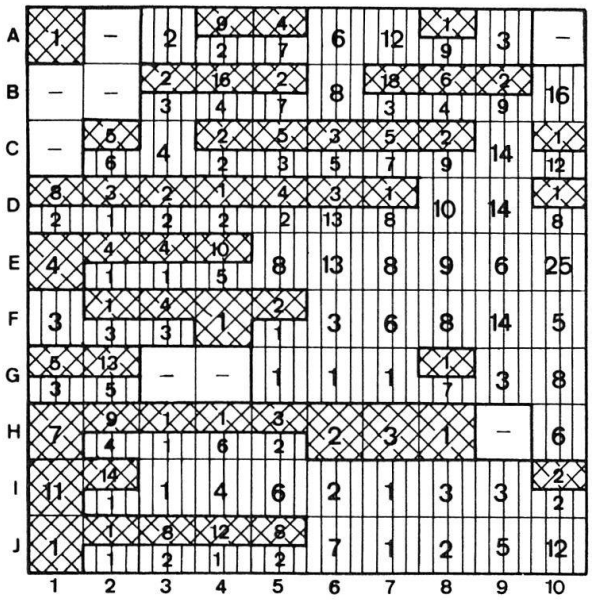


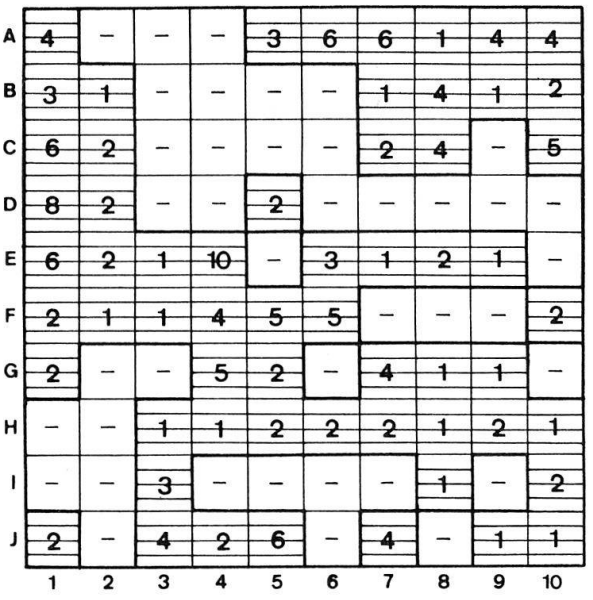
Fig. 2. Surface de contrôle No VIII située dans une prairie à fauche fumée.

C. insueta



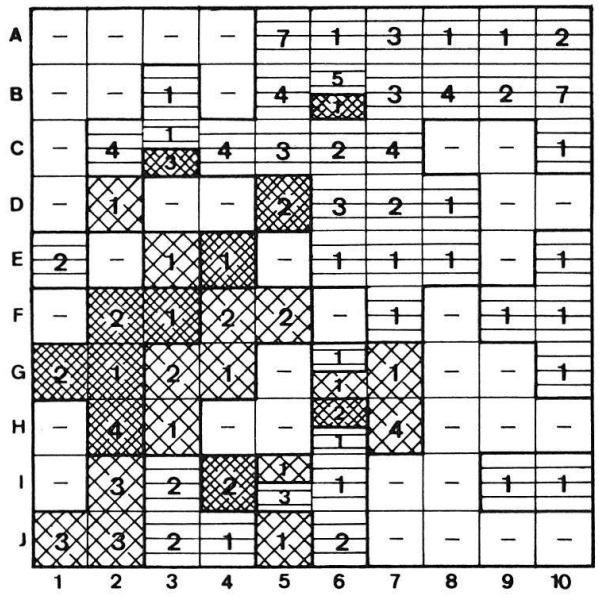
3

Fig. 3. Surface de contrôle No II située dans une prairie à fauche fumée.
C. insueta; *C. amara*.

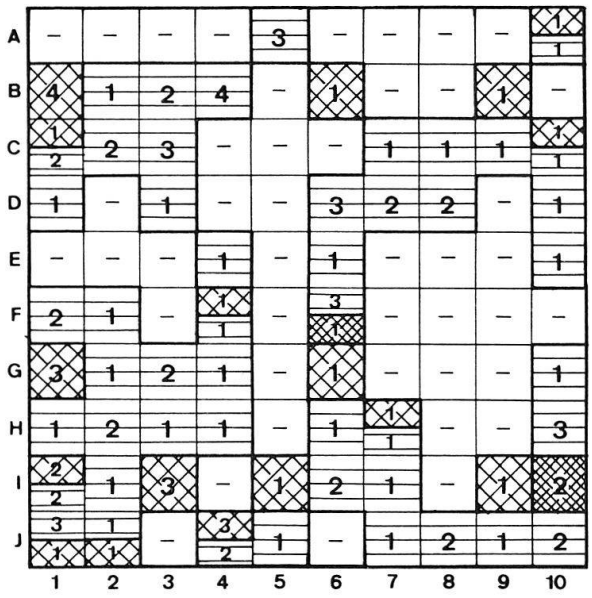


4

Fig. 4. Surface de contrôle No X située dans un pâturage ouvert.
C. rivularis.



5



6

Figs 5-6. Surfaces de contrôle situées dans les pâturages ouverts.
5. Surface No I. 6. Surface No IX.

C. insueta; *C. Schulzii;* *C. rivularis.*

2.3. *Fertilité pollinique générale et répartition des variantes stériles/fertiles dans les surfaces étudiées*

Des quatre taxons présents à Urnerboden, *Cardamine amara* s'est montrée la plus constante par rapport à la fertilité pollinique: 60 plantes testées dans les diverses parties de la population ont invariablement montré un pourcentage élevé de grains viables (86 % - 94 %). Pour cette raison on a renoncé à une enquête détaillée dans les surfaces, en se contentant de tests occasionnels.

Cardamine rivularis d'Urnerboden manifeste une très bonne fertilité pollinique; dans la plus grande partie du matériel étudié (137 plantes sur 167) le pollen était fertile au moins à 60 pour cent, la valeur modale se situant au niveau de 90 % et plus (Tableau III). 10 plantes ont montré une fertilité réduite (30 % - 40 % de pollen viable), ce qui pourrait être attribué à des aberrations méiotiques aléatoires. Des grains non réduits ont été observés de temps en temps et leur proportion était toujours très basse. Tous les résultats correspondent bien à nos observations précédentes sur *Cardamine rivularis* provenant de nombreuses stations alpiennes (URBANSKA-WORYTKIEWICZ et LANDOLT 1974, URBANSKA-WORYTKIEWICZ non publié).

Ce qui pourtant attire une attention particulière dans le matériel d'Urnerboden, c'est l'apparition de quelques plantes à morphologie typique de *Cardamine rivularis* mais dont la fertilité pollinique est extrêmement réduite, c'est-à-dire ne dépasse pas 12 % (Tableau III). De telles plantes ont été notamment obtenues de rétrocroisements réciproques entre *C. insueta* et *C. rivularis*, faisant la preuve du fonctionnement des gamètes polarisés à 8 chromosomes "R" chez *C. insueta* (URBANSKA-WORYTKIEWICZ 1977). Il est probable que les plantes trouvées dans les surfaces de contrôle ne représentent pas une *Cardamine rivularis* "légitime" mais des types issus des rétrocroisements naturels. Leur présence dans les surfaces dominées par *C. rivularis* et non par *C. insueta* (Tableau IV) permet de supposer que 1) les rétrocroisements naturels se réalisent plus facilement si *C. rivularis* est le parent femelle et 2) l'établissement des types de rétrocroisement est plus as-

Tableau IV. Pourcentage de variantes stériles et fertiles dans les surfaces de contrôle.

Taxon	Surface	Fertilité (%)				
		nulle	1-10	11-30	31-50	51-100
Cardamine rivularis	I	-	-	-	-	100
	III	-	-	-	-	100
	IV	-	9	6	-	85
	V	-	-	5	10	85
	IX	-	10	-	-	90
	X	-	3	3	10	84
Cardamine insueta	I	80	20	-	-	-
	II	100	-	-	-	-
	III	43	57	-	-	-
	VII	43	40	17	-	-
	VIII	53	30	17	-	-
	IX	82	18	-	-	-
Cardamine Schulzii	I	-	12	25	13	50
	III	-	-	22	22	56
	IV	12*	-	-	13	75
	V	-	-	-	17	83
	VI	-	-	7	60	33
	IX	-	-	-	-	100

* une seule plante

Tableau III. Fertilité pollinique chez *Cardamine rivularis* (CR), *C. insueta* (CI) et *C. Schulzii* (CS) étudiées dans les surfaces de contrôle.

Taxon	Fertilité pollinique (%)											Total
	0	1-9	10-19	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-100	
CR	-	4	3	6	3	7	9	13	18	38	66	167
CI	96	36	5	5	1	-	-	-	-	-	-	132
CS	1	1	2	4	8	5	4	6	6	9	-	48

assuré aux endroits où la compétition de la part de *C. insueta* n'est pas trop forte.

C. insueta est en grande majorité totalement stérile (Tableau III). Il est toutefois intéressant de noter que les plantes triploïdes à faible proportion de pollen viable se rencontrent dans toutes les surfaces étudiées (Tableau IV); et de telles plantes n'ont été qu'exceptionnellement connues dans nos récoltes précédentes. A cela s'ajoute la découverte de six plantes triploïdes dont la fertilité pollinique se situe entre 20 et 30 pour cent; au cours des années précédentes, seuls cinq individus de ce type ont été trouvés à Urnerboden et cela dans d'autres secteurs de la population (URBANSKA-WORYTKIEWICZ 1977a).

La variation en fertilité pollinique de *Cardamine Schulzii* testée dans les surfaces de contrôle est plus complexe. On pourrait grosso modo distinguer deux groupes, l'un à pollen fertile en 30 - 89 pour cent et l'autre, peu nombreux, dont la fertilité est très réduite (1 - 29 %). Il faut cependant noter que les plantes hexaploïdes représentent le plus petit groupe du matériel testé au cours des études présentes (Tableau III). L'individu complètement stérile dont la morphologie est celle d'un hexaploïde mérite bien une remarque; nous avons obtenu de telles plantes dans les croisements expérimentaux entre *C. insueta* et *C. Schulzii* (URBANSKA-WORYTKIEWICZ 1977b).

3. Etudes phytosociologiques et écologiques

3.1. *Méthodes*

Afin d'étudier les facteurs décisifs pour la distribution des hybrides et de leurs espèces parents, on a choisi pour chaque taxon au moins trois stations dans lesquelles on pourrait lui donner plus que 15 % de recouvrement. Les spectres écologiques possiblement complets des taxons respectifs ont été envisagés. Les relevés phytosociologiques selon BRAUN-BLANQUET ont été alors pris dans les 13 stations, puis rangés selon leurs affinités;

Tableau V. Relevé phytosociologique selon la méthode BRAUN-BLANQUET.
Délimitation des taxons et nomenclature d'après HESS et al. (1967 - 1972)

Relevé No		XIV	XII	X	XIX	XIII	VIII	XVIII	VII	II	XV	XI	XVI	XVII
Groupe sociologique	Taxon													
	Cardamine rivularis	3	3	3	+	+						2		
	C. insueta						4	4	3	3	3	1	1	
	C. Schulzii				2	3					3			
	Cardamine amara					1			+	3	1	1	2	2
1	*Cerastium fontanum*	+	1											
	Luzula sudetica	1	+											
	Carex cf. Oederi	+	+											
	Carex panicea	+	+											
2	*Potentilla erecta*	1	1	1	1									
	Briza media	1	+	1	+									
	Prunella vulgaris	1	1	1										
	Ranunculus nemorosus		+	1	2									
	Carex stellulata		+	+	+									
3	*Poa alpina*	1	+	+	1		1							
	Viola palustris		+	1	1		+							
	Ajuga reptans			1	+		1							
4	*Trifolium pratense*	1	1	1	2	1								+
	Festuca rubra	+	+	+	+	+								
	Carex fusca	+	3	2	1	1	1					1		
	Climacium dendroides	+	+	4	1	3		+						2
	Acrocladium cuspidatum	2	1		+	2								
5	*Silene dioeca*						2	2	3	2	3			
	Rumex arifolius				+		1	2	1	1	2			
	Taraxacum officinale						1	1	2	2	+			
	Chaerophyllum Cicutaria						+	1	2	2				
	Agrostis gigantea								+	+	+			
6	*Equisetum palustre*		+	+	1	1						2	1	1
	Carex rostrata		+		2	3					2	2	3	2
	Galium palustre			1	4	2		+				+		1
	Myosotis palustris		1	+	1	1								1
	Mnium affine		+			2		2				+	+	2
7	*Trifolium repens*	3	3	2	1	2	2	2	2	+	2			
	Alchemilla acutiloba	3	1	2	2	2	1	+	3	2	2			
	Poa supina	2	4	3	1	1	3			3	2			
	Anthoxanthum odoratum	1	2	3	2	+	+	+						+
	Carex canescens		1	+	1	1	2	2	1	+	+			
8	*Carex paniculata*											2	2	3
	Alchemilla glabra											1		2
	Euphrasia montana											1		1
	Philonotis seriata											3		3
	Cratoneuron decipiens											1	1	2
9	*Caltha palustris*	+	+	1	3	4	4	4	3	3	4	2	2	2
	Poa pratensis	+	1	+	+	1	1	3	2	1	2			1
	Ranunculus Friesianus	2	1	2	1	+	2	2	2	3	1	1		+
	Ranunculus aconitifolius	+			3	3	1	4	3	4	+	2	+	3
	Senecio alpinus		+	+	+	1			+	1		1	+	1

De plus on a trouvé les taxons suivants:

3 x : *Crepis paludosa (VIII, XVII, XIX), Epilobium alsinifolium (II, VII, XIX), Juncus filiformis (VIII, XII, XVIII), Brachythecium rutabulum (XV, XVII, XIX).*

2 x : *Angelica silvestris (VII, XVI), Deschampsia caespitosa (VII, XVIII), Festuca pratensis (II, VII), Geum rivale (XIII, XVII), Orchis palustris (XIII, XIX), Ranunculus Ficaria (XI, XV), Ranunculus montanus (X, XIV), Ranunculus repens (VIII, XI), Stellaria Alsine (II, XIII), Taraxacum palustre (XIV, XVI), Trollius europaeus (X, XVII), Bryum pallescens (XII, XVI), Oxyrrhynchium pumilum (II, XV).*

1 x : *Alopecurus pratensis (II), Blysmus compressus (XI), Carum Carvi (XIV), Glyceria plicata (II), Lathyrus Lusseri (XIV), Leontodon autumnale (XIV), Lotus corniculatus (XIV), Nardus stricta (X), Polygonum viviparum (XIV), Sagina Linnaei (X), Stellaria graminea (XIV), Urtica dioeca (VIII), Veronica tenella (X), Brachythecium rivulare (XVIII), Thamnium alopecurus (X).*

enfin on en a fait le tableau de végétation.

Les échantillons du sol ont été prélevés dans 9 stations; pour observer les fluctuations éventuelles, l'échantillonnage a été répété quatre fois, à savoir 1.10.76, 18.5.77 et 6.7.77. Le profil du sol a été étudié dans toutes les stations. Les déterminations préliminaires du pH ont été effectuées sur place selon la méthode de HELLIGER. L'étude au laboratoire a été consacré aux facteurs édaphiques suivants: 1) le pH de l'eau déterminé avec l'électrode à platine en verre; 2) la teneur en eau momentanée; 3) le contenu en $CaCO_3$; 4) la teneur en azote (NO_3 et NH_4), étudiée tout d'abord dans les échantillons frais et pour la deuxième fois après six semaines d'incubation à 25°C. A cela s'ajoutent quelques mesures prises sur quatre échantillons supplémentaires, choisis dans la dernière phase de nos études, donc pas analysés d'une façon complète.

3.2. *Associations végétales et groupes sociologiques d'espèces à Urnerboden*

Les taxons végétaux trouvés à Urnerboden appartiennent à neuf groupes sociologiques répartis dans trois associations (Tableau V). Pour donner une caractéristique écologique aux groupes particuliers et, par conséquent, aux associations végétales, les valeurs indicatrices moyennes selon LANDOLT (1977) ont été calculées (Tableau VI).

L'humidité du sol varie dans les groupes étudiés à partir d'une valeur modérée (Groupe 2) jusqu'à très forte (Groupe 8), l'humidité alternante étant également modérée (Groupe 5) jusqu'à très forte (Groupe 6); le groupe No 8 est le seul à montrer de l'eau de ruissellement. En ce qui concerne la teneur en bases du sol, les groupes particuliers se révèlent plus ou moins comparables, aucun indicateur d'acidité ou d'alcalité n'ayant été trouvé. Les groupes No 1, 2 et 8 indiquent des sols plutôt maigres, alors que les groupes No 5, 7 et 9 correspondent à des sols riches en substances nutritives. Quant à la teneur en humus du sol, les valeurs indicatrices varient entre modérées (Groupe 5) et très élevées (Groupe 6). Tous les groupes étudiés sont typiques pour des sols assez compacts et mal aérés, le Groupe No 6 en étant le plus

Tableau VI. Valeurs indicatrices moyennes de groupes sociologiques, calculées selon LANDOLT (1977).

Groupe	Valeur indicatrice *					
	F	R	N	H	D	L
1	3.5 1/2 w	2.7	2.5	3.7	4.7	4.2
2	3.0 4/5 w	2.7	2.2	3.6	4.6	3.6
3	3.7 1/3 w	2.7	3.0	3.7	4.3	3.6
4	3.4 3/5 w	2.8	2.8	4.0	4.3	3.7
5	3.6 1/5 w	3.0	3.8	3.2	4.2	3.2
6	4.2 w	3.0	2.8	4.2	5.0	3.5
7	3.6 3/5 w	2.6	3.6	3.6	4.4	4.0
8	4.7 1/2 w½↑	3.2	2.5	3.7	4.5	3.3
9	3.8 2/5 w	3.2	3.8	3.8	4.6	3.2

* F = humidité (1 = sec, 5 = mouillé, ↑ = eau ruisselante, w = humidité alternante); R = acidité/alcalité (1 = très acide, 5 = alcalique); N = teneur en substances nutritives (L = pauvre, 5 = riche); H = humus (1 = pauvre, 5 = riche); D = densité et aération (1 = rocaille, 2 = éboulis rocheux, 3 = bien aéré, 5 = mal aéré); L = lumière (3 = supportant la pénombre, 5 = héliophile).

représentatifs. Les groupes No 1 et 7 sont composés en majorité de plantes héliophiles alors que les autres groupes contiennent un nombre prédominant de plantes capables de supporter également la pénombre.

En se basant sur les résultats présentés ci-dessus, on peut classifier les trois associations végétales d'Urnerboden de la manière suivante:

L'association 1 (relevés X, XII, XIII, XIV et XIX) se caractérise par une combinaison de groupes sociologiques No 2, 3, 4, 7 et 9, particulièrement aussi de No 1 et 6. Le sol est humide jusqu'à très humide, le groupe No 6 étant très nettement représenté dans les relevés XIII et XIX. L'acidité du sol est plutôt prononcée et accompagnée d'une teneur en azote modérée. L'association en question prospère dans les pâturages assez riches en substances nutritives, largement répandus dans les zones montane et subalpine inférieure des Alpes. DIETL (non publié) lui a donné le nom de *Trifolio-Juncetum*, la situant entre l'alliance de Calthion et celle de Cynosurion. Par ailleurs, on y trouve de nombreux taxons de *Caricion canescenti-fuscae*; le groupement végétal d'Urnerboden pourrait être considéré comme une subassociation sur la tourbe, contenant de *Carex fusca*.

Tableau VII. Facteurs édaphiques étudiés.

Association végétale	*Trifolio-Juncetum à Carex fusca*					*Chaerophyllo-Ranunculetum*					*Epilobio-Caricetum*		
Relevé No	XIV	XII	X	XIX	XIII	VIII	XVIII	VII	II	XV	XI	XVI	XVII
Couche d'humus (cm)	10	80	80	80	80	80	80	80	80	80	30	40	40
Hauteur d'eau (cm)													
min.	-50	-70	-70	-20	-15	-70	-70	-70	-60	-30	-20	-30	-30
max.	-10	-50	-50	- 5	0	-50	-50	-50	-40	-15	-10	+10	-10
Eau de ruissellement					+						+	++	++
pH													
1.10.76			5.2	5.2			5.3	4.9	5.2	5.3	7.1	6.9	5.9
18. 5.77	7.0[a]	5.0[a]	6.2	5.7			6.0	5.4	5.5	5.7	7.4	7.4	6.8
13. 6.77		5.9	5.9	5.8			5.3	5.5	5.5	5.7	7.2	7.6	6.5
6. 7.77		5.8	5.7	5.7	5.5	5.4	5.3	5.1	5.7	5.6	7.3	7.3	6.6
Teneur en eau (% du poids frais)													
1.10.76			81.0	83.8			80.0	78.4	82.7	82.8	77.1	76.9	80.8
18. 5.77			77.6	82.7			82.1	83.5	84.1	84.3	80.4	77.8	78.8
13. 6.77		81.3	73.8	82.2			82.0	79.9	78.2	82.0	81.3	72.3	83.0
6. 7.77		79.8	74.9	82.6	82.4	83.1	80.2	79.3	79.3	82.7	83.9	76.3	66.9
Teneur en $CaCO_3$ (% du poids sec)													
1.10.76			0.9	0.0			0.0	0.9	0.4	0.4	17.2	31.2	0.3
18. 5.77	+[b]												
13. 6.77													
6. 7.77		0.3	0.3	0.0	0.3	0.3	0.0	0.2	0.0	0.1	2.6	36.3	0.1
Teneur momentanée en NO_3-N*													
1.10.76			0.8	0.3			1.9	3.4	1.3	0.8	0.2	0.2	0.3
18. 5.77			0.2	0.4			0.4	1.7	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
13. 6.77		0.5	0.7	0.5			2.1	2.5	2.2	1.3	0.5	0.3	0.3
6. 7.77		0.1	0.4	0.1	0.3	1.2	4.5	1.9	1.7	0.7	0.3	0.1	0.0
Teneur momentanée en NH_4-N*													
1.10.76			0.6	2.4			1.0	1.1	0.9	1.1	1.5	1.0	2.2
18. 5.77			0.1	0.3			0.6	0.8	1.7	2.4	3.5	0.5	2.3
13. 6.77		0.4	0.1	0.0			0.1	0.5	1.4	0.0	1.8	0.6	0.1
6. 7.77		0.5	0.5	0.2	0.3	3.6	0.9	0.5	0.3	0.0	0.6	1.5	0.4
Azote total momentané* (valeur moyenne)		(0.8)	0.8	1.0	(0.6)	(4.8)	2.9	3.1	2.5	1.6	2.1	1.1	1.4
Accumulation de NO_3-N* **													
1.10.76			14.4	0.5			38.3	32.7	26.4	24.1	0.4	0.5	0.4
18. 5.77			10.2	7.9			10.3	36.3	22.5	8.8	0.2	0.2	2.3
13. 6.77		6.8	8.0	8.0			26.2	35.3	29.2	16.0	6.8	0.3	3.6
6. 7.77		8.7	5.4	7.8	9.3	35.3	40.0	38.9	33.5	25.0	4.1	0.2	0.2
Accumulation de NH_4-N* **													
1.10.76			3.8	0.5			0.4	0.0	0.0	0.6	1.0	0.0	1.2
18. 5.77			3.4	3.4			0.5	0.7	1.8	0.6	0.1	0.1	1.0
12. 6.77		9.5	3.8	3.4			6.4	3.2	12.2	2.0	0.4	0.4	12.4
6. 7.77		9.6	4.4	3.1	4.1	9.1	6.2	6.1	2.1	3.6	1.5	1.3	1.7
Azote total accumulé* ** (valeur moyenne)		(17.3)	13.4	8.7	(13.4)	(44.4)	32.1	38.3	31.9	20.2	3.7	0.8	5.7

* en mg/100 g de sol sec; ** après 6 semaines d'incubation

a = pH déterminé seulement d'après HELLIGER

b = réaction nettement positive à 0.1 n HCl indiquant plus que 3 % de $CaCO_3$.

Association 2 (relevés II, VII, VIII, XV et XVIII). Une combinaison de groupes No 5, 7 et 9 est caractéristique, ce qui indique le sol très humide mais pas mouillé, le nombre d'indicateurs d'humidité alternante étant relativement petit. Les trois groupes correspondent à des sols très riches en substances nutritives. Cette association se rencontre dans les prairies à fauche régulièrement fumées; elle est comparable au *Chaerophyllo-Ranunculetum aconitifolii* Oberdorfer 1952 appartenant à l'alliance de *Calthion*.

L'association 3 (relevés XI, XVI et XVII) est représentée par une combinaison des groupes No 6, 8 et 9. Le sol est très humide ou mouillé, les indicateurs d'eau de ruissellement, surtout dans le groupe No 8, à savoir *Philonotis seriata* et *Cratoneura decipiens*. Les indicateurs d'alcalité du sol sont relativement fréquents. On trouve cette association au bord des ruisseaux et aux environs des sources; elle est la plus proche de l'*Epilobio-Caricetum rostratae* Berset 1969, de l'alliance de *Caricion rostratae*.

3.3. *Etude du sol*

Les sols étudiés étaient invariablement très humides jusqu'à mouillés, l'humidité étant répartie uniformément jusqu'à la surface du sol. Les observations préliminaires se sont confirmées par les pourcentages élevés (67-85%) obtenus dans l'étude sur la teneur en eau du sol (Tableau VII). Ce qui revient à dire que les sols à Urnerboden sèchent assez peu pendant les années normales, un déficit éventuel d'eau étant comblé immédiatement par la succion capillaire. Les fluctuations en hauteur d'eau, étant variables, ne dépassaient pourtant pas quelques 40 cm.

L'horizon d'humus a atteint 80 cm d'épaisseur dans toutes les surfaces peuplées par le groupement de *Chaerophyllo-Ranunculetum*. Il en était ainsi pour les *Trifolio-Juncetum* à *Carex fusca*, à l'exception d'une station (relevé XIV). D'autre part, l'horizon d'humus s'est révélé nettement moins épais dans les sols habités par l'*Epilobio-Caricetum* (30 - 40 cm, Tableau VII). Deux types d'humus ont été trouvés: dans les échantillons XIV et XVI il y avait du Mull à dépôts minéraux visibles, alors que tous les autres sols étudiés contenaient de la tourbe dont la couche supérieure (10 - 30 cm)

était en fermentation. L'horizon inférieur à celui de l'humus était composé de gley.

La teneur en $CaCO_3$ du sol a été assez élevée dans les échantillons XI, XIV et XVI, ce qui se traduisait également par leur pH; les autres échantillons ont été pauvres en $CaCO_3$. Quant à la teneur en azote du sol, les fluctuations saisonnières se manifestaient d'une façon irrégulière; malgré cela, les associations végétales particulières d'Urnerboden semblent assez distinctes (Tableau VII).

Les résultats obtenus au cours de l'étude du sol sont résumés dans le Tableau VIII; on voit que certains facteurs édaphiques ainsi que l'exploitation différenciée permettent de caractériser les trois associations végétales d'Urnerboden sur le plan écologique.

Tableau VIII. Caractéristique écologique des groupements végétaux d'Urnerboden (variation des valeurs moyennes). *

Groupement végétal	*Trifolio-Juncetum à Carex fusca*	*Chaerophyllo-Ranunculetum*	*Epilobio-Caricetum*
pH	5.6 - 7	5.3 - 5.6	6.4 - 7.3
Hauteur d'eau (cm)	-10 jusqu'à -60	-20 jusqu'à -60	-15 jusqu'à -20
Teneur en eau (%)	76.8 - 82.8	80.3 - 83.0	75.8 - 80.7
Eau de ruissellement	- (+)	-	++
Azote total momentané (mg/100 g)	0.6 - 1.0	1.6 - 3.1	1.1 - 2.1
NO_3-N/NH_4-N momentané	$\lesssim 1$	$\geqslant 1$	$\leqslant 1$
Azote total accumulé (mg/100 g)	8.7 - env. 17	20.2 - 38.3	0.8 - 5.7
NO_3-N/NH_4-N accumulé	$\geqslant 1$	$\gg 1$	$\gtrless 1$
N tot mom/N tot acc	± 1/10	± 1/10	± 1
	intensivement pâturé non-fumé	coupé fumé	occasionnellement pâturé non-fumé

* valeurs caractéristiques pour une association.

Il faut ajouter encore que les résultats des analyses du sol correspondent bien aux valeurs indicatrices (Tableau VI) sauf le chiffre codifiant l'humus qui serait attendu pour un *Chaerophyllo-Ranunculetum* à couche moins épaisse de tourbe que celle trouvée dans notre matériel.

3.4. *Caractéristiques phytosociologique et écologique des taxons de Cardamine d'Urnerboden*

Les associations végétales étudiées d'Urnerboden représentent un spectre écologique presque complet des quatre taxons de *Cardamine*; c'est seulement *C. rivularis* que l'on trouve encore dispersée dans certaines variantes du *Caricetum fuscae* Br.Bl. 1915. Les quatre taxons fuient les stations sèches et très pauvres en substances nutritives; ils sont donc absents dans les pâturages du *Nardetum alpigenum* et dans ceux du *Crepido aureae-Cynosuretum* ainsi que dans les hauts marais et les bas marais basiphiles appartenant aux alliances de *Rhynchosporion albae, Sphagnion fusci* et *Eriophorion latifolii*.

Cardamine rivularis. *C. rivularis* montre les affinités phytosociologiques avec les groupes No 2 et 4 (Tableau V), sa répartition dans la région étudiée étant la plus proche à celle de *Carex fusca* et *Potentilla erecta*. Elle se rencontre le plus fréquemment dans le *Trifolio-Juncetum* contenant de *Carex fusca*. On l'a trouvée une seule fois dans l'*Epilobio-Caricetum* (relevé XI), mais il y avait très peu d'eau ruisselante. Ce qui revient à dire qu'une diminution de la teneur en substances nutritives du sol a réduit la compétition de la part de *Cardamine amara*.

Typiques pour *Cardamine rivularis* sont les conditions écologiques suivantes: 1) teneur modérée en azote du sol, les stations riches étant évitées; 2) ruissellement d'eau très faible ou nul; 3) plan d'eau variable mais sol humide en permanence.

Cardamine amara. Par ses exigences écologiques, *C. amara* correspond bien au groupe No 6 et à *Carex rostrata* en particulier. Son optimum phytosociologique se trouve dans l'*Epilobio-Caricetum rostratae* et dans des variantes mouillées des autres associations. *C. amara* exige que la teneur en azote soit forte, les stations à teneur relativement basse étant alimentées con-

stamment par l'eau ruisselante. Il faut ajouter que le plan d'eau élevé est un trait distinctif des stations peuplées par *C. amara*.

Cardamine insueta. *C. insueta* se comporte phytosociologiquement comme le groupe No 5, ayant sa fréquence maximale dans le *Chaerophyllo-Ranunculetum*. On rencontre également les plantes triploïdes dans l'*Epilobio-Caricetum* ainsi que dans les variantes mouillées du *Poo-Pruneletum*, mais elles y ont un degré de recouvrement assez faible. En ce qui concerne la teneur en eau du sol, *C. insueta* est comparable à *C. rivularis*; d'autre part, elle ressemble à *C. amara* par ses exigences vis-à-vis de la teneur en azote. Grâce à une stratégie reproductive toute particulière, les hybrides triploïdes supportent très bien le fauchage annuel dans le *Chaerophyllo-Ranunculetum* et même en profitent en se multipliant végétativement.

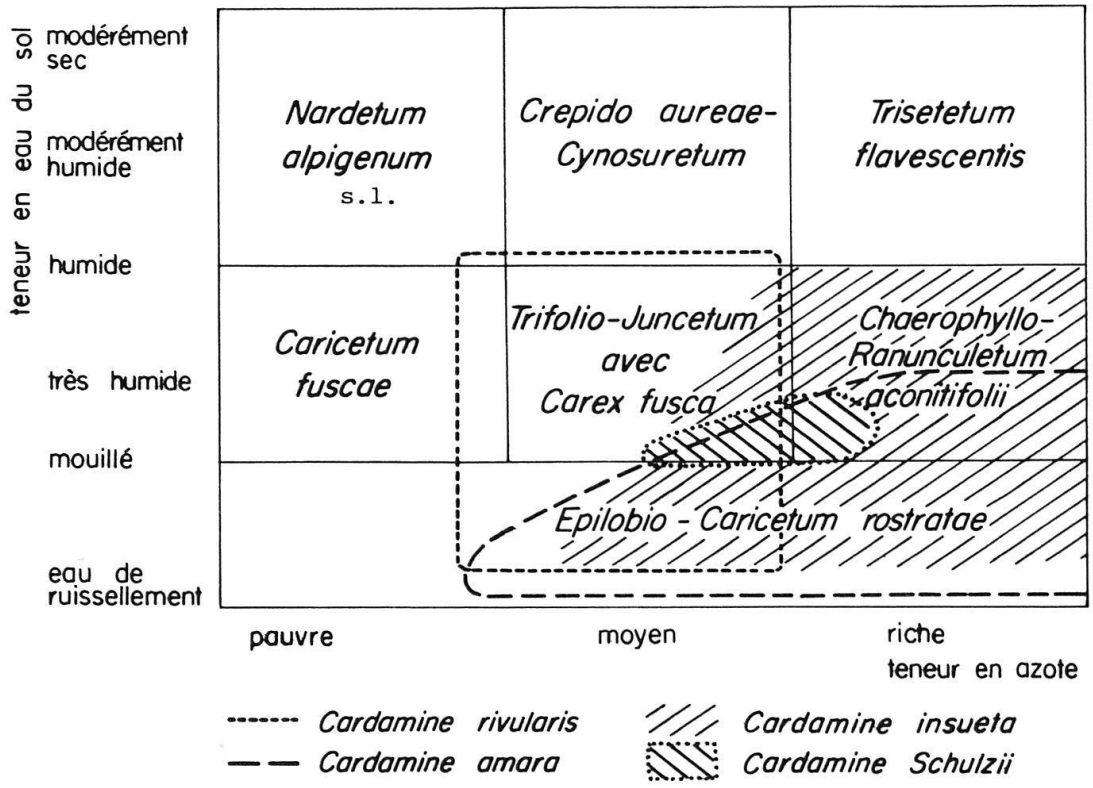


Fig. 7. Répartition des hybrides et de leurs espèces parents à Urnerboden en fonction de la teneur en eau et en azote du sol.

Cardamine Schulzii. Les hybrides à 48 chromosomes, étant en train de se répandre à Urnerboden, ne montrent pas, pour l'heure actuelle, des affinités avec les groupes sociologiques discutés ci-dessus. Leur présence est limitée à des variantes mouillées du *Poo-Pruneletum* et *Chaerophyllo-Ranunculetum*. Il est intéressant de noter à ce propos que le relevé XI où l'on rencontre les hexaploides en abondance, représente un *Chaerophyllo-Ranunculetum* typique; cependant, tout porte à croire que cette surface pourrait évoluer vers *Trifolio-Juncetum* à *Carex fusca*, car son exploitation a changé. La clôture ayant été déplacée il y a deux ans, on a renoncé au fumage et la prairie se transforme graduellement en un pâturage ouvert. Déjà on y note la teneur en azote du sol la plus basse de tous les échantillons de *Chaerophyllo-Ranunculetum* (Tableau VII); on pourrait se demander si les hexaploides ne préfèrent pas un sol moins riche en azote que celui favorable aux triploïdes. En ce qui concerne le plan d'eau, *Cardamine Schulzii* correspond à *C. amara*.

Le spectre écologique des autohexaploïdes n'étant pas encore très précis, il sera très intéressant d'étudier leur expansion à Urnerboden.

Discussion

L'hybridation naturelle est contrôlée en premier lieu par les facteurs génétiques (incompatibilité entre les taxons parents potentiels). D'autre part, les facteurs écologiques y jouent un rôle essentiel. Il est évident que l'isolement géographique ou écologique de deux espèces végétales peut empêcher leur hybridation, mais c'est l'établissement des hybrides qui démontre toute l'importance des facteurs écologiques. Les espèces végétales, au cours de leur évolution, ont atteint une certaine adaptation vis-à-vis de leurs milieux, adaptation acquise par étapes sélectives importantes. Par conséquent, dans une communauté stable et fermée, il n'existe pas beaucoup de chance pour les hybrides dont la valeur adaptive est inférieure à celle des parents. Ce qui revient à dire que la sélection stabilisatrice va les supprimer. Cependant, lorsque les hybrides se montrent compétiteurs

très efficaces, ils peuvent s'établir et même supprimer leurs parents. Le potentiel compétitif des hybrides peut encore être renforcé par des bouleversements du milieu: lorsqu'une station a été perturbée spontanément ou sous influence humaine, la compétition devient moins forte ou bien encore des niches nouvelles, libres de compétition, sont ouvertes aux hybrides. Cette corrélation entre hybridation naturelle et bouleversement du milieu a été énoncée pour la première fois par KERNER (1891). Depuis lors de nombreux auteurs soulignent l'importance des facteurs écologiques dans la formation des hybrides; il suffit de citer STEBBINS (1950) ou GRANT (1971).

Spartina grex *townsendii* en est un exemple déjà classique. Ce groupe contient deux taxons, tels l'hybride stérile de la F_1 et l'allopolyploïde fertile. L'établissement tout à fait spectaculaire d'hybrides stériles est principalement lié à une vaste aire non-colonisée où la compétition était minime non seulement de la part des espèces parents mais aussi par rapport à d'autres espèces végétales (MERCHANT 1967, 1968). A cela s'ajoute l'adaptation des hybrides aux conditions de leur biotope prédominant qui se manifeste dans la faculté bien marquée de fixer des sols boueux grâce à une propagation végétative très importante. Ainsi donc,*Spartina townsendii* est un taxon colonisateur et compétiteur à la fois; l'activité humaine renforce pourtant ces tendances, car la disparition de taxons parents ou leur diminution très forte en Angleterre est, au moins partiellement, due à une pollution de plus en plus grande du littoral.

Nos hybrides triploïdes de *Cardamine* sont comparables à *Spartina* en ce qui concerne leur multiplication végétative très importante et l'adaptation optimale à leur biotope prédominant. Il semble également que l'altération d'une station originale a entraîné une disparition quasi totale de *Cardamine rivularis* et une diminution très nette de *C. amara* dans les prairies à fauche fumées, favorisant ainsi *C. insueta*.

La stabilisation des hybrides peut se réaliser par la reproduction sexuée si les rétrocroisements suivis d'une sélection particulière des variantes influencent le développement de la population hybridogène. Un exemple intéressant a été rapporté du Canada par MULLIGAN et MOORE (1956, 1961): l'hybridation naturelle entre *Carduus acanthoides* et *C. nutans* suivie de rétrocroisements et d'une ségrégation vers *C. acanthoides* a eu parfois pour

résultat un remplacement total des parents par les individus hybrides, comparables à *C. acanthoides* mais plus agressifs. La reproduction de *C. insueta* offre un aspect différent: la formation des gamètes polarisés à constitution génomique définitive aboutit à la stabilisation de la F_1 sans formation de types intermédiaires car la ségrégation ne suit pas les lois de MENDEL. Par conséquent, les mêmes types triploïdes apparaissent aussi bien dans la reproduction de *C. insueta* que dans les rétrocroisements avec *C. rivularis* (URBANSKA-WORYTKIEWICZ 1977a), contribuant ainsi au développement de la population.

Il existe encore un autre aspect dans le contrôle exercé par le milieu sur l'hybridation naturelle. ANDERSON (1948, 1949) souligne qu'une station altérée, intermédiaire servira aux hybrides d'un type donné, mais une hybridation de la station doit se produire pour que d'autres variantes hybridogènes survivent.

Nos études rélèvent que la station d'Urnerboden est effectivement hybridisée, grâce à des activités humaines variées. Suivant la diversification des niches écologiques, le peuplement varie dans les secteurs différents de la station. Les espèces parents en profitent apparemment, car elles peuvent se maintenir dans certains endroits. Par exemple *Cardamine rivularis*, disparue des prairies à fauche fumées, prospère bien dans certains pâturages ou marais et sa prédominance numérique sur les hybrides y est assez nette. D'autre part, les autoallohexaploïdes sont de toute évidence en train de se répandre dans la station. Apparemment insuffisamment compétitive vis-à-vis de *Cardamine insueta* dans les prairies à fauche, *Cardamine Schulzii* n'y entre pas mais sa présence devient de plus en plus marquée dans les pâturages et les canaux de drainage. On pourrait se demander, si après une période suffisante pour l'augmentation en nombre de hexaploïdes, ces derniers ne vont pas supprimer et *Cardamine insueta* et *C. rivularis* dans les pâturages assez riches en substances nutritives. *C. rivularis* serait alors en retraite et pourrait se réfugier seulement dans les prés marécageux du *Caricetum fuscae*, défavorables aux hexaploïdes.

Le succès biologique des hybrides est fondé sur leurs adaptations à des biotopes donnés. Si ces biotopes changent, les populations hybridogènes

doivent développer des traits adaptifs nouveaux, sinon elles seront décimées ou éliminées. MOORE et MULLIGAN (1964) signalent les changements survenus dans la population hybridogène de *Carduus* dont certains secteurs ont été directement détruits par des activités humaines ou bien encore diminués grâce à la compétition de la part de *Daucus carrota*, renforcée par l'usage des herbicides. Il faut mentionner également les hybrides naturels entre *Rorippa amphibia* et *R. silvestris* de la Suède (JONSELL 1975). Près du Lac de Mäalaren, l'influence de l'Homme a été jadis favorable aux hybrides; cependant, à l'heure actuelle le bord du lac n'étant plus nettoyé, une végétation très compétitive réduit les hybrides dans leurs stations. En ce qui concerne Urnerboden, le fauchage ainsi que le fumage des prairies, le pâturage et le drainage représentent les travaux de routine. Une surveillance de cette exploitation, liée à une étude sur la dynamique de population offre un sujet modèle pour les recherches de génétique écologique qui se poursuivent dans la station.

Résumé

Les aspects démographiques et écologiques d'une grande population hybridogène de *Cardamine* d'Urnerboden (Suisse centrale) sont discutés. Les auteurs considèrent l'hybridation de la station influencée par les activités humaines comme indispensable au développement des hybrides et à leur évolution.

Zusammenfassung

Auf dem Urnerboden (Zentralschweiz) wurde eine grosse hybridogene Population von *Cardamine* demographisch und ökologisch untersucht. Für die erfolgreiche Entwicklung und Evolution der Bastarde erwies sich die Bastardierung des Standorts unter dem Einfluss des Menschen als wesentlich.

Summary

Demographical and ecological aspects of a large hybridogenous population of *Cardamine* from Urnerboden (Central Switzerland) are discussed. The hybridization of the station, influenced by human activities, is considered as indispensable for the development of the hybrids and their evolution.

Bibliographie

ANDERSON, E., 1948: Hybridization of the habitat. Evolution 2, 1-9.

\- 1949: Introgressive Hybridization. N. York. 109 p.

GRANT, V., 1971: Plant Speciation. N.York. 435 p.

HESS, H.E., LANDOLT, E. et HIRZEL, R., 1967-1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. I - III. Bâle. 858 p., 956 p., 876 p.

JONSELL, B., 1975: Hybridization in yellow-flowered European *Rorippa*-species. Europ. Flor. Taxon. Stud. 1975, 101 - 110.

KERNER, A., 1894-1895: The Natural History of Plants. London.

LANDOLT, E., 1977: Zeigerwerte zur Flora der Schweiz. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel *64*, 208 S.

MERCHANT, C.J., 1967: Evolution in *Spartina*. I. The History and Morphology of the Genus in Britain. J. Linn. Soc. Bot. *60*, 381, 1-24.

\- 1968: Evolution in *Spartina*. II. Chromosomes, basic relationships and the problem of *S. townsendii* agg. J. Linn. Soc. Bot. *60*, 383, 381-409.

MOORE, R.J. et MULLIGAN, G.A., 1956: Natural hybridization between *Carduus acanthoides* and *Carduus nutans* in Ontario. Can. J. Bot. *34*, 71-85.

\-- 1964: Further studies on natural selections among hybrids of *Carduus acanthoides* and *C. nutans*. Can. J. Bot. *42*, 1605-1613.

MULLIGAN, G.A. et MOORE, R.J., 1961: Natural selection among hybrids between *Carduus acanthoides* and *C. natans* in Ontario. Can. J. Bot. *39*, 269-279.

OBERDORFER, E., 1950: Beitrag zur Vegetation des Allgäu. Beitr. Naturkundl. Forsch. Südwestdeutschland. *9* (2), 29-98.

STEBBINS, G.L., 1950: Variation and Evolution of Plants. N. York. 643 p.

URBANSKA-WORYTKIEWICZ, K., 1977a: Reproduction of natural triploid hybrids (2n=24) between *Cardamine rivularis* Schur (2n=16) and *C. amara* (2n=16). Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, *44*, 42 - 85.

\- 1977b: An autoallohexaploid in *Cardamine* L., new to the Swiss Flora. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel *44*, 86 - 103.

\- 1978: Ségrégation polarisée chez les hybrides naturels triploides (2n=24) entre *Cardamine rivularis* Schur (2n=16) et *C. amara* L. (2n=16). Soc.bot.Fr.Actualités bot., *1-2*, 91-93.

\- and LANDOLT, E., 1972: Natürliche Bastarde zwischen *Cardamine amara* L. und *C. rivularis* Schur aus den Schweizer Alpen. Ber. Beobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel *41*, 88-101.

\-- 1974: Biosystematic investigations in *Cardamine pratensis* L.s.l. I. Diploid taxa from Central Europe and their fertility relationships. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel *42*, 42-139.

\-- 1974a: Hyridation naturelle entre *Cardamine rivularis* Schur et *C. amara* L., ses aspects cytologiques et écologiques. Acta Soc. Helv. Sci. Nat. 89-90.

Adresse der Autoren: PD Dr. K. Urbanska
Prof. Dr. E. Landolt
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstrasse 38
CH-8044 Z ü r i c h