

La Camarine noire *Empetrum nigrum* et *Empetrum hermaphroditum* en Suisse

Autor(en): **Favarger, C. / Richard, J.-L. / Duckert, M.-M.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **69 (1959)**

PDF erstellt am: **13.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-48675>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

La Camarine noire

Empetrum nigrum et *Empetrum hermaphroditum* en Suisse

Par C. Favarger, J.-L. Richard et M.-M. Duckert

Institut de botanique, Neuchâtel

Manuscrit reçu le 7 juillet 1959

1. Introduction et historique

Depuis les recherches classiques de Hagerup (15), on sait qu'il y a lieu de distinguer dans l'espèce collective *Empetrum nigrum* L. deux «races», l'une diploïde et généralement dioïque, l'autre tétraploïde et bisexuée. La distribution géographique de ces deux taxa n'est pas la même, le deuxième s'avancant plus loin vers le nord que le premier. L'exemple des deux *Empetrum* est reproduit dans tous les ouvrages modernes de taxinomie et de géographie des plantes vasculaires. Il fut, concurremment avec les recherches de Tischler au Schleswig-Holstein, le point de départ de la fameuse théorie de Hagerup-Tischler sur la distribution des polyploïdes.

Si la répartition des deux *Empetrum*, dans le Nord de l'Europe est actuellement assez bien connue grâce à une série de travaux dont nous parlerons ci-dessous, il n'en est pas de même en Europe centrale, où à notre connaissance aucune numération chromosomique n'a été entreprise jusqu'ici sur cette plante. C'est cette lacune que nous avons essayé de combler en étudiant tout d'abord quelques populations du Jura et des Alpes.

Nous commencerons par donner un résumé des travaux des botanistes scandinaves et britanniques. En 1927, Hagerup (15) publie ses premières observations sur une population d'*Empetrum* de la côte orientale du Groenland. Ces plantes ont des fleurs hermaphrodites ou plus rarement sont monoïques et l'examen cytologique révèle qu'il s'agit de tétraploïdes ($n = 26$). Par contre, les individus qui croissent au Danemark sont toujours dioïques et leur nombre chromosomique est diploïde ($n = 13$). Hagerup pense qu'il y a lieu de faire de ces taxa deux espèces différentes qu'il appelle respectivement *Empetrum nigrum* L. et *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup. Les principales différences sont d'ordre cytologique et morphologique-biologique (nombre chromosomique et répartition des sexes). Toutefois Hagerup en signale quelques autres.

L'*Empetrum nigrum* est en général peu fertile et possède de longues tiges rougeâtres plus ou moins rampantes s'enracinant facilement (multiplication végétative). *Empetrum hermaphroditum* produit des fruits en abondance; il a des pousses annuelles aux entre-nœuds épais et courts. La plante est plus robuste, son port est plus érigé, ses branches, sans racines latérales. Les feuilles sont relativement plus grandes. Enfin, les plantules d'*Empetrum hermaphroditum* développent des écailles protectrices avant leur première hibernation, alors que chez *Empetrum nigrum* les plantules d'un an ont des bourgeons nus.

Les deux espèces peuvent croître ensemble, par exemple aux Féroés, toutefois l'*Empetrum hermaphroditum* pénètre beaucoup plus loin vers le nord (jusqu'au 79° de latitude nord au Groenland). L'espèce tétraploïde se rencontre au Canada (Terre-Neuve), en Islande, aux Féroés, en Scandinavie, en Finlande, au Spitzberg et en Sibérie. Se basant uniquement sur la distribution des sexes, l'auteur reconnaît *Empetrum hermaphroditum* dans des échantillons des Alpes suisses, du Mont-Dore et des Vosges. Il se demande enfin si *Empetrum nigrum* se rencontre en Europe centrale et laquelle des deux espèces croît aux Pyrénées.

L'auteur danois, en 1928, étend ses observations à d'autres Ericales (16) et observe en tout quatre couples d'espèces dont le représentant tétraploïde occupe un territoire situé plus au nord que celui du diploïde (*Arcostaphylos*, *Kalmia*, *Clethra*, *Empetrum*).

En 1932, Hagerup (17) revient encore une fois sur le cas des deux *Empetrum*, en insistant sur le fait que la polyploïdie est un caractère constant et héréditaire qui paraît conférer à *Empetrum hermaphroditum* une plus grande vitalité et lui permet en tout cas de vivre dans des contrées septentrionales où la forme diploïde ne peut subsister.

Wanscher (28) s'est occupé du phénomène cytologique de l'association secondaire chez les Ombellifères et les *Bicornes*; s'il compte à nouveau $n = 13$ et $n = 26$ chez *Empetrum*, c'est en se basant sur les préparations d'Hagerup. Il ne s'agit donc pas de comptages nouveaux.

Pugsley (25) est le premier auteur britannique à s'occuper de la distribution des deux *Empetrum*. Il se base uniquement sur la répartition des sexes et ne procède à aucun comptage. Il observe en Suisse, dans la vallée de Saas, du matériel qu'il trouve hermaphrodite. Il constate qu'en général le matériel continental et britannique des herbiers de Kew et du British Museum montre peu de fruits et ne permet pas un diagnostic certain. Toutefois, il trouve dans l'Herbier de Hooker un spécimen étiqueté *Empetrum scoticum* récolté en 1807 et dont les fleurs sont hermaphrodites.

Arwidsson (1), en 1938, compte $2n = 52$ sur du matériel d'*Empetrum hermaphroditum* récolté dans la région du Pite Lappmark (Suède). La même année, Blackburn (6) constate que les botanistes anglais ont tendance à attribuer à *Empetrum hermaphroditum* tous les individus herma-

phrodites rencontrés de-ci de-là en Grande-Bretagne. Or, sur un exemplaire hermaphrodite qu'elle récolte dans le comté de Durham, l'auteur compte $n = 13$. La plante n'a pas le port de l'espèce d'Hagerup (*Empetrum hermaphroditum*) et ne se distingue de l'habituel *Empetrum nigrum* que par ses fleurs bisexuées. Blackburn apporte donc la preuve qu'il peut y avoir parfois discordance entre le nombre chromosomique et la répartition des sexes. Elle pense qu'il faudra de nouvelles recherches pour savoir si *Empetrum hermaphroditum* se rencontre vraiment en Angleterre.

Flovik (13) montre en 1940 qu'*Empetrum hermaphroditum* croît aussi au Spitzberg, où la plante est tétraploïde, comme on pouvait s'y attendre.

Arwidsson (2) revient en 1943 sur ce qu'il appelle «le problème d'*Empetrum hermaphroditum*». Il apporte trois nouvelles déterminations cytologiques¹, sur du matériel suédois, à savoir :

<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Jämtland, Storlien	$2n = 52$
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	Uppland, Blidö	$\left\{ \begin{array}{l} 2n = 52 \\ n = 26 \end{array} \right.$
<i>Empetrum nigrum</i>	Uppland, Upsala	

Il observe à la suite de Faegri et d'Erdtman que la dimension des grains de pollen (tétrades) fournit un critère valable de discrimination.

	Diamètre des tétrades
<i>Empetrum nigrum</i>	28μ (22–34)
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	41μ (34–47)

Se basant sur la répartition des sexes et sans doute aussi la dimension du pollen et l'aspect général des plantes, il étudie un riche matériel d'herbier et publie d'intéressantes cartes de distribution des deux espèces sur le territoire suédois. Il résulte de ces cartes (op. cit. pp. 128 et 129) que les deux espèces s'excluent plus ou moins de leurs territoires respectifs, *Empetrum hermaphroditum* occupant en gros tout le territoire situé au nord du 60^e parallèle et en outre la région de Stockholm, tandis qu'*Empetrum nigrum* se rencontre surtout au sud du 61^e parallèle et en quelques points du Jämtland. Il y a deux légers domaines de chevauchement. L'auteur ajoute quelques observations écologiques : dans l'archipel de Stockholm, *Empetrum hermaphroditum* préfère les rives sablonneuses, tandis qu'*Empetrum nigrum* croît dans des stations boisées et abritées. Dans le Jämtland, les rares stations d'*Empetrum nigrum* sont des tourbières. En Dalécarlie, on ne trouve dans les tourbières que cette dernière espèce. Dans la partie méridionale de son aire de distribution, *Empetrum hermaphroditum* se rencontre seulement dans les stations les plus élevées, ou alors dans l'archipel de Stockholm. L'auteur le considère comme une espèce alpine. Il discute la question soulevée par Blackburn (op. cit.) de la non-concordance éventuelle du degré de polyploïdie et de la distri-

¹ Les comptages de chromosomes furent effectués par A. Löve.

bution des sexes. Il pense que pour des raisons théoriques et pratiques, il faut donner la préférence à ce dernier critère. Par contre, il mentionne que Faegri soutient la thèse opposée, à savoir que la différence du nombre chromosomique constitue le critère le plus important.

Enfin, Löve et Löve (20) trouvent tétraploïdes les plantes d'*Empetrum* croissant en Islande.

En résumé, toutes les numérations chromosomiques sur l'espèce collective Empetrum nigrum concernent du matériel nordique ou britannique et à notre connaissance, aucun auteur n'a étudié jusqu'ici la cytologie des populations d'Europe centrale et notamment celles des Alpes. Cela n'empêche pas qu'à la suite d'Hagerup, de nombreux botanistes ont mentionné dans cette chaîne la présence d'*Empetrum hermaphroditum*, mais ils se sont basés uniquement sur la répartition des sexes.

Nous avons vu déjà que Hagerup (15), puis Pugsley (op. cit.) ont reconnu dans les Alpes l'existence d'*Empetrum hermaphroditum*. Les botanistes suisses de leur côté ont prêté attention à ce taxon dont la distribution chez nous est encore incomplètement connue. Braun-Blanquet (7) mentionne une forme à fleurs hermaphrodites, que Beauverd nomme var. *alpinum* Beauv. et qui se rencontre dans les Alpes de Suisse et de Savoie. Ce serait le type alpigène.

Dans leur flore des Grisons, Braun-Blanquet et Rübél (9) laissent ouverte la question de savoir si dans le territoire étudié on ne trouve que la forme à fleurs hermaphrodites (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup).

Becherer (4) cite *Empetrum nigrum* L. var. *hermaphroditum* Lange, dans la vallée de Saas d'après Pugsley. Selon Braun-Blanquet (dans Becherer «in litteris») cette forme serait bien la seule à croître dans le canton des Grisons. Becherer pense que la distribution en Suisse de ce taxon doit être étudiée. D'autre part, cet auteur se rallie à l'opinion de Malte et de Polunin qui se prononcent contre l'attribution du rang spécifique à la variété hermaphrodite.

Depuis lors, plusieurs auteurs ont mentionné celle-ci dans des relevés floristiques ou phytosociologiques. Ainsi Lüdi la trouve dans la réserve de la forêt d'Aletsch (*Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*) (21) et dans la région du Grimsel (22) (sub nomine: *Empetrum hermaphroditum*). Favarger (dans Becherer [5]) l'indique à Buffalora, sur Praspöl et à Cluozza.

Enfin, dans son étude sur la végétation alpine des Pyrénées orientales, Braun-Blanquet (8) écrit ce qui suit: «Il convient d'insister sur le fait que l'*Empetrum*, excellente caractéristique de l'association¹, n'est pas l'espèce indiquée par toutes les flores pyrénéennes (*Empetrum nigrum* L.) mais exclusivement *Empetrum hermaphroditum*, espèce créée par Hagerup et nettement distincte de l'*Empetrum nigrum* des côtes atlantiques.

¹ Il s'agit de l'*Empetro-Vaccinietum*.

Celui-ci n'existe ni dans les Pyrénées orientales, ni dans les Alpes ou dans le Massif central de France. L'espèce de Hagerup diffère de l'*Empetrum nigrum* par son nanisme, par ses branches rampantes d'un brun foncé, et non dressées, à l'écorce rougeâtre, l'hermaphroditisme constant des fleurs, etc.»

Ainsi donc, l'idée s'accrédite de plus en plus que dans les hautes montagnes de l'Europe centrale, l'espèce de Hagerup remplace l'*Empetrum nigrum*, à tel point que les catalogues de graines de divers jardins botaniques (par ex. celui du Lautaret) offrent en échange des graines d'*Empetrum hermaphroditum* récoltées dans la nature. Toutefois personne encore, à notre connaissance, n'a confirmé cette assertion par un examen cytologique.

2. Observations personnelles

L'étude cytologique de la Camarine noire offre quelques difficultés. En effet, les chromosomes y sont petits et ont une tendance très forte à s'agglomérer sur les métaphases somatiques. C'est à la méiose seulement que l'on peut espérer faire un comptage précis. D'après nos observations dans le Jura et les Alpes, la méiose dans les anthères a lieu à la fin d'août ou au début de septembre (cf. Favarger [12]), soit environ un mois plus tard qu'en Suède (centre et sud du Dalarne) d'après Samuelsson (26) qui observe le stade synapsis le 23 juillet, et déjà quelques tétrades le 28 juillet. Sur une plante récoltée par nous au Crêt-de-la-Neige (Jura français) le 25 juillet 1958, les étamines étaient déjà bien formées, toutefois les cellules-mères n'étaient pas encore différenciées. Quoi qu'il en soit, le degré de préparation des boutons floraux est très remarquable dans cette espèce, aussi bien dans ses stations alpines et jurassiennes que dans le Nord de l'Europe; les boutons hivernent avec leurs tétrades polliniques formées et il s'écoule environ 8 à 9 mois entre la méiose dans les étamines et l'anthèse.

Sur une plante récoltée au Gantrisch par M. O. Hegg à la fin de septembre 1958 et que nous avons examinée le 1^{er} octobre, les grains de pollen étaient déjà binucléés. Selon Samuelsson (op. cit.), en Suède, la division du noyau pollinique ne se produirait qu'au printemps suivant.

Comme il n'est pas toujours possible de fixer des boutons dans la nature au moment de la méiose, nous avons cultivé au jardin botanique des plantes de diverses provenances. Nous nous sommes aperçu alors qu'il était possible de faire des comptages, au moins approximatifs, sur les jeunes bourgeons végétatifs, en utilisant une coloration au carmin acétique précédée d'un mordantage. Bien qu'il ne soit pas possible de compter les chromosomes à une unité près, dans les numérations suivantes, le degré de polyploïdie est en tout cas assuré.

Résultats

Ils sont consignés sur le tableau de la page suivante.

Espèce	Phénotype	Provenance	N	2N	Stade observé
1. <i>Empetrum nigrum</i>	dioïque	Creux-du-Van	13		Méiose dans les anthères
2. <i>Empetrum nigrum</i>	dioïque	Tourbière des Rousses N° 58/1255		env. 26	Métaphase somatique dans bourgeon
3. <i>Empetrum hermaphroditum</i>	fleurs hermaphrodites	Crêt-de-la-Neige		env. 52	Métaphase somatique dans jeunes étamines
4. <i>Empetrum hermaphroditum</i> ? ¹		Lautaret N° M/6		env. 52	Métaphase somatique dans bourgeon
4. <i>Empetrum hermaphroditum</i>	fleurs hermaphrodites	Simplon		env. 52	Métaphase somatique dans les racines de germinations
6. <i>Empetrum hermaphroditum</i> ? ²		Hohgant (alt. 1700 m) N° 58/1353		env. 52	Métaphase somatique dans bourgeon
7. <i>Empetrum hermaphroditum</i>	fleurs hermaphrodites	Hohgant (alt. 2080 m) N° 58/1352		env. 52	Métaphase somatique dans bourgeon
8. <i>Empetrum hermaphroditum</i>	fleurs uniquement femelles ³	Val d'Arpette N° 56/931		env. 52	Métaphase somatique dans pièces florales (ovaire ou stigmatate)

¹ Graines reçues du jardin alpin du Lautaret. N'ayant pas de témoin séché de cette plante qui n'a pas encore fleuri, nous n'avons pu observer le phénotype.

² Nous n'avons pas vu les fleurs de cette plante qui nous a été aimablement communiquée par M. O. Hegg que nous remercions ici. La plante n'a pas encore fleuri au jardin botanique.

³ Au jardin botanique, cette plante n'a donné jusqu'ici que des fleurs femelles, mais il n'est pas exclu que la plante originale ait eu des fleurs hermaphrodites.

3. Considérations générales

1. Pour la première fois, à notre connaissance, la preuve cytologique a été donnée que l'*Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup existe dans les Alpes. Jusqu'à plus ample informé, c'est même la seule espèce d'*Empetrum* qui croîtrait dans l'*Empetro-Vaccinietum* des Alpes, puisque des plantes tétraploïdes ont été reconnues en plusieurs localités éloignées (Simplon, Hohgant, val d'Arpette et Lautaret) et qu'en outre des individus à fleurs hermaphrodites, présumés tétraploïdes, ont été trouvés en beaucoup d'autres endroits (par ex.: val Cluozza, pied du Mont-Noble, etc.).

Nos résultats permettent de rattacher l'*Empetrum hermaphroditum* à l'élément arctico-alpin.

2. Pour la première fois aussi l'*Empetrum nigrum* L. (sensu stricto) a été constaté en Suisse. Jusqu'à présent, nous ne l'avons observé que dans le Jura central (Creux-du-Van, tourbière des Rousses¹. Nos observations permettent donc de répondre partiellement à la question d'Hagerup qui se demandait quelle était la limite méridionale de l'*Empetrum nigrum*.
3. Il est fort intéressant de constater que l'espèce d'*Empetrum* croissant dans le Jura genevois (au sens de Briquet [10]) n'est pas la même que celle du Jura central. D'après les observations de l'un des auteurs (J.-L. Richard), la station d'*Empetrum hermaphroditum* du Crêt-de-la-Neige est le *Lycopodio-Mugetum*. Il s'agit de peuplements clairsemés de pins de montagne croissant sur une couche épaisse d'humus brut, au versant nord de la montagne, à une altitude de 1500 à 1700 m. Le microclimat y est certainement froid. Les sphaignes sont présentes dans une partie des relevés. Cette station offre une grande ressemblance avec celle – classique – du fond du Creux-du-Van où vit l'*Empetrum nigrum*. Là encore, il s'agit d'un *Lycopodio-Mugetum* croissant sur une épaisse couche d'humus brut. La partie profonde du sol y est gelée toute l'année (J.-L. Richard, non publié). La seule différence entre les deux stations est que le pin de montagne est remplacé au Creux-du-Van par des épicéas rabougris. Quant à la station d'*Empetrum nigrum* des Rousses, c'est un *Sphagno-Mugetum*: haut marais à Sphaignes en terrain plat, au bord du lac des Rousses. Or il ne doit pas y avoir entre le *Sphagno-Mugetum* et le *Lycopodio-Mugetum* une différence écologique considérable, comme le prouve la présence de diverses espèces communes à ces deux associations du *Vaccinio-Piceion* (*Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium Vitis-idaea*, *Listera cordata*, *Cladonia rangiferina*).

¹ Cette dernière localité est située sur territoire français.

Il est donc difficile d'expliquer par des considérations écologiques la présence d'*Empetrum nigrum* dans le Jura central, tandis que c'est *Empetrum hermaphroditum* qui végète au Crêt-de-la-Neige. Seules, à notre avis, des causes historiques peuvent avoir déterminé une telle différence.

4. Toute considération d'ordre historique est rendue difficile par le fait que jusqu'ici la plupart des phytogéographes n'ont pas bien séparé les deux espèces. Or, elles semblent appartenir à des types chorologiques différents.

L'*Empetrum nigrum* est rattaché par Meusel (24) au groupe d'espèces orophiles boréales (boreal-montaner Areal-Gürtel) à *tendance océanique*. Hultén (18) le place dans ses espèces boréales circum-polaires sans grande lacune de distribution.

Il est à noter que ce contingent comprend plusieurs espèces qui accompagnent l'*Empetrum nigrum* dans ses stations jurassiennes, p. ex.: *Lycopodium annotinum*, *Lycopodium Selago*, *Saxifraga hirculus*, *Scheuchzeria palustris*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Vaccinium uliginosum*, etc. Braun-Blanquet (7) rappelle que le centre de développement de toute la famille est la région atlantique (Amérique du Nord et Europe). Par contre, l'*Empetrum hermaphroditum*, dont la distribution est encore très imparfaitement connue, nous paraît à rattacher à l'élément arctico-alpin.

Kulczynski (19) sans faire la distinction entre les deux espèces, range *Empetrum nigrum* (sensu lato) dans son *élément d'origine boréale, dont la présence en Europe centrale date des glaciations* (élément historique nordique), conclusion qui nous paraît applicable à *Empetrum hermaphroditum*.

Braun-Blanquet (op. cit.) fait observer que dans les Alpes, la distribution d'*Empetrum nigrum* (=hermaphroditum) se confond avec celle de *Loiseleuria procumbens*. Dans la suite de la discussion, il convient de garder en mémoire que nos deux espèces n'ont pas la même signification géographique et partant historique.

5. Dans un ouvrage classique, Briquet (10) a fixé la limite entre le Jura genevois et le Jura central un peu au sud du lac des Rousses. D'après cet auteur, dont les idées ont été développées par S. Aubert (3), seul le Jura genevois aurait reçu la plus grande partie de sa flore alpine du sud-ouest (massif de la Chartreuse ou autres refuges plus rapprochés) «tandis que le Jura central et le Jura septentrional ont eu en général d'autres voies valléculaires que la vallée du Rhône».

Or, il est intéressant de constater que la limite tracée par Briquet sépare le domaine jurassien de l'*Empetrum hermaphroditum* (Jura genevois) de celui de l'*Empetrum nigrum* (Jura central).

6. Il n'est pas douteux que l'*Empetrum hermaphroditum* a colonisé le Jura genevois à partir des Alpes, en compagnie de nombreuses espèces alpines telles que: *Hutchinsia alpina*, *Soldanella alpina*, *Rhododendron ferrugineum*, *Senecio Doronicum*, *Cerastium strictum*, etc. Cette migration a peut-être suivi le retrait des glaciers. Mais on peut aussi se demander si ces plantes n'ont pas enduré la dernière glaciation sur place, les hauts sommets du Jura genevois (au sens de Briquet) leur ayant servi de refuge, alors que la flore alpine du Jura central était en grande partie détruite par l'extension würmienne. Merxmüller (23) a insisté récemment avec raison sur le rôle joué par les grands refuges, tant au nord-est des Alpes qu'à l'ouest (refuge du Jura suisse). Cela contribuerait à expliquer la pauvreté relative en espèces alpines du Jura central.
7. L'étude cytologique a permis de déceler une autre différence floristique significative entre Jura méridional et central. A La Dôle et au Mont-Rond, c'est le *Cerastium strictum* que l'on trouve, tandis que dans le Jura central, c'est le *Cerastium commune*, d'origine vraisemblablement postglaciaire (cf. Söllner [27]).
8. Il paraît difficile d'admettre que l'*Empetrum nigrum* ait pu endurer les glaciations sur place dans ses stations du Jura central (tourbière des Rousses, Creux-du-Van). La station du Creux-du-Van, en tout cas, fut occupée par un glacier local. Il est donc probable que cette espèce a immigré avec le contingent d'espèces boréales qui occupe de nos jours encore les marais tourbeux. On sait que l'extension des marais tourbeux est maximale dans le Jura central.

Comme l'ont fait remarquer Briquet (op. cit.) et Aubert (op. cit.), le Jura central a été recolonisé surtout à partir de l'Allemagne du Sud. Nous pensons donc que l'*Empetrum nigrum* nous est venu de la région rhénane, peut-être à travers la Franche-Comté, après le retrait des glaciers quaternaires, en même temps que beaucoup d'espèces des marais tourbeux et de quelques espèces alpines (*Androsace lactea* par exemple)¹. A la même époque, elle aurait gagné les Vosges et la Forêt-Noire. Il conviendra d'étudier les populations des Vosges et de la Forêt-Noire².

Si actuellement, elle n'est pas plus répandue, c'est sans doute que le réchauffement postglaciaire (surtout pendant la période xérothermique) et dans une certaine mesure aussi l'activité humaine l'ont fait disparaître d'une partie du territoire qu'elle avait occupé. On sait que plusieurs espèces des hauts marais jurassiens sont actuelle-

¹ Il ne faut pas oublier que la Camarine noire peut être propagée à distance par les oiseaux.

² C'est ce que l'un de nous va faire prochainement.

ment en voie de disparition (*Saxifraga hirculus*, *Minuartia stricta*). Godet (14), par exemple, signale *Empetrum* à La Vraconnaz où elle aurait disparu d'après Chastain (11).

9. On voit une fois de plus combien l'expression de *relique glaciaire* est ambiguë. Appliquée à *Empetrum hermaphroditum*, au Crêt-de-la-Neige, elle signifie que cette plante arctico-alpine a gagné le Jura méridional à partir des Alpes pendant une période plus froide que l'actuelle, soit à la fin des temps rissiens, soit à la fin de la période würmienne. Appliquée à *Empetrum nigrum*, elle veut dire qu'une espèce orophile boréale refoulée pendant les glaciations dans les plaines du Nord de la France ou du Sud de l'Allemagne, a envahi les territoires montagneux du Jura central lors du réchauffement postglaciaire. Il vaudrait mieux parler ici de *relique boréale*.
10. Un point mérite encore d'être souligné, c'est la correspondance que nous avons observée entre le nombre chromosomique et la répartition des sexes. En effet, dans le Jura, à une distance de 30 km seulement, on peut observer deux populations, l'une tétraploïde et hermaphrodite (Crêt-de-la-Neige), l'autre unisexuée et diploïde (Les Rousses). Cette correspondance n'est toutefois pas absolue, puisqu'une plante du val d'Arpette, tétraploïde, s'est révélée en culture comme un individu à fleurs femelles. On peut penser toutefois que la culture en plaine a modifié le sexe. Ceci nous incline à penser que la distinction des deux espèces doit être basée en premier sur le nombre chromosomique. (Rappelons que Miss Blackburn a observé en Grande-Bretagne des plantes diploïdes à fleurs hermaphrodites qui n'avaient pas le port de l'espèce d'Hagerup.) En effet, c'est avec ce dernier critère que la distribution géographique coïncide et non avec la répartition des sexes. Dans les Alpes, nous n'avons trouvé jusqu'ici que des plantes tétraploïdes.

Il est assez curieux que Ch.-H. Godet (14), excellent connaisseur de la flore du Jura ait introduit dans sa flore la note suivante à propos d'*Empetrum nigrum*: «Notre plante jurassienne est à peine dioïque. D'après les observations de M. Shuttleworth, on rencontre toujours à la base du fruit les étamines persistantes parfaitement conformées.» Il est possible que Shuttleworth n'ait eu sous les yeux que des échantillons du Jura méridional. Au Creux-du-Van et aux Rousses, nous n'avons vu que des plantes dioïques. Les échantillons d'herbier venant du Creux-du-Van, dont certains récoltés par Godet (Herb. de l'Institut de botanique, Neuchâtel), paraissent tous dioïques.

11. Il faut attendre de mieux connaître la distribution en Europe des deux espèces avant de discuter l'origine monotopique ou polytopique de l'*Empetrum hermaphroditum*. D'emblée, disons cependant que l'origine monotopique de cette espèce dans la région arctique, suivie

de sa migration dans les Carpathes, les Alpes et les Pyrénées à l'époque glaciaire nous paraît parfaitement soutenable. L'*Empetrum nigrum*, plus exigeant au point de vue thermique, se serait réfugié dans les territoires non glaciés (nord-ouest et sud-est de l'Europe)¹, et de là aurait gagné à la fin des glaciations le Jura central, les Vosges, la Forêt-Noire, les Carpathes orientales, où la plante s'est maintenue à une altitude moyenne de 1000–1200 m.

Nous ne discuterons pas ici la question taxinomique, à savoir s'il convient de donner à *Empetrum hermaphroditum* un statut d'espèce ou de sous-espèce. Quoiqu'il en soit, la traiter comme une simple variété ne nous paraît pas correspondre aux données exposées ci-dessus.

Résumé

Au moyen d'une dizaine de comptages chromosomiques portant sur des populations des Alpes, du Jura et des Carpathes orientales (région de Cluj), les auteurs démontrent :

- a) que l'*Empetrum* des Alpes et du Jura méridional appartient à l'espèce d'Hagerup (*Empetrum hermaphroditum* [Lange] Hagerup);
- b) que l'*Empetrum* du Jura central (Les Rousses, Creux-du-Van) est l'*Empetrum nigrum sensu stricto*. La plante roumaine est également l'*Empetrum nigrum*;
- c) que la frontière qui, dans le Jura, sépare les populations diploïdes des tétraploïdes correspond à la limite reconnue par Briquet et Aubert entre le Jura genevois et le Jura central. Cette limite paraît donc fondée sur des données chorologiques et historiques incontestables;
- d) qu'en général, il y a correspondance entre le nombre chromosomique et la répartition des sexes. Toutefois, exceptionnellement, la plante alpine tétraploïde peut avoir des fleurs unisexuées. Il faut donc donner la préférence au critère cytologique.
- e) que la méiose dans les anthères a lieu en Suisse vers le début de septembre (matériel du Creux-du-Van). Au début d'octobre, les grains de pollen sont binucléés (matériel du Gantrisch).

¹ Nous avons trouvé diploïde une plante récoltée par les soins du Jardin botanique de Cluj, dans la région de Cluj (Muntele Mare).

Bibliographie

1. Arwidsson, Th., 1938. Svensk. Bot. Tidskr., **32**, 191–208.
 2. — 1943. Acta Phytogeogr. Suecic., **17**, 1–274.
 3. Aubert, S., 1901. La flore de la Vallée de Joux. Thèse Zurich.
 4. Becherer, A., 1950. Bull. Soc. bot. suisse, **60**, 467–515.
 5. — 1954. Ibidem, **64**, 355–389.
 6. Blackburn, K.B., 1938. The Journ. of Bot., **76**, 306/7.
 7. Braun-Blanquet, J., 1926. In Hegi, Illustr. Flora von Mitteleuropa, **V. 3**, 1602–1715.
 8. — 1948. La végétation alpine des Pyrénées orientales. Barcelone 1–306.
 9. — et Rübel, E., (1932–34). Ver. Geobot. Inst. Rübel, **7**, 1–1695.
 10. Briquet, J., 1891. Engler's Bot. Jahr G., **13**, 47–105.
 11. Chastain, A., 1952. Rec. Trav. Inst. bot. de Montpellier, Suppl. 2, 1–176.
 12. Favarger, C., 1958. Flore et végétation des Alpes. II. Etage subalpin. Delachaux & Niestlé, 1–274.
 13. Flovik, K., 1940. Hereditas, **26**, 430–440.
 14. Godet, Ch.-H., 1853. Flore du Jura. Neuchâtel, 1–872.
 15. Hagerup, O., 1927. Dansk. Bot. Ark., **5/2**, 1–17.
 16. — 1928. Ibidem, **6/1**, 1–27.
 17. — 1932. Hereditas, **16**, 19–40.
 18. Hulten, E., 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden Stockholm, 1–512.
 19. Kulczynski, S., 1922. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres, Série B.
 20. Löve, A., et Löve, D., 1955. Acta Horti Gotoburg, **20**, 4, 65–291
 21. Lüdi, W., 1950. Bull. Murith., **67**, 122–178.
 22. — 1951. Ber. Geobot. Forschungs-Inst. Rübel für 1950, 11–38.
 23. Merxmüller, H., 1952. Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen. Munich, 1–105.
 24. Meusel, H., 1943. Vergleichende Arealkunde, Bd. 1, Berlin, 1–466.
 25. Pugsley, H.W., 1935. The Journ. of Bot., **73**, 168/9.
 26. Samuelsson, G., 1913. Svensk. Bot. Tidskr., **7**, 97–188.
 27. Söllner, R., 1954. Bull. Soc. bot. suisses, **64**, 221–354.
 28. Wanscher, J.H., 1934. New Phytologist., **33**, 58–65.
-