

Rcherches cytotaxinomiques sur les populations alpines d'*Arenaria ciliata* L. (sens. lat.)

Autor(en): **Favarger, C.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **70 (1960)**

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-49478>

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.

Recherches cytotaxinomiques sur les populations alpines d'*Arenaria ciliata* L. (sens. lat.)

Par C. Favarger

Institut de botanique, Université de Neuchâtel

Manuscrit reçu le 19 février 1960

I. Introduction

La variabilité qu'offre dans nos Alpes la sabline ciliée (*Arenaria ciliata* L.) ne paraît pas avoir retenu beaucoup l'attention de nos floristes suisses. Dans leur flore critique, Schinz et Keller (34) mettent sur un même plan un certain nombre de variétés dont quelques-unes se signalent par une pubescence plus ou moins forte des feuilles ou des sépales (var. *puberula*, var. *subpuberula*) tandis que d'autres diffèrent surtout par le port et le nombre des pousses stériles (var. *multicaulis*, var. *diffusa*). Le seul taxon plus important que ces auteurs distinguent est la ssp. *gothica* dont il ne sera pas question ici. Ce point de vue «égalitaire» ne correspond que médiocrement à la réalité des formes vivantes et n'est pas fait en tout cas pour encourager l'observation.

Pourtant les anciens auteurs avaient eu le pressentiment d'unités taxinomiques plus importantes que de simples formes. Wahlenberg [ds. Gaudin (17)] distingue deux variétés d'*Arenaria ciliata*¹: Celle des altitudes élevées qui a des pédoncules solitaires et des feuilles assez étroites et qu'il nomme α *subuniflora* et celle des altitudes plus basses, dont les tiges sont multiflores, les feuilles plus larges et les fleurs plus petites, et qu'il baptise β *multicaulis*. Il note que cette dernière offre une certaine ressemblance avec *Arenaria serpyllifolia*. Ce point de vue fut adopté par Gaudin (loc. cit.).

J. Murr (28) découvre en 1904 dans le val Gamperdona, une plante qu'il identifie d'abord avec *Arenaria jugensis* Genty. Plus tard (29), il reconnaît qu'il ne s'agit pas du même taxon et baptise sa plante *Arenaria moehringioides*, précisant que par son habitus et la forme de ses feuilles,

¹ La distinction en réalité remonte à Linné ainsi que le nom d'*Arenaria multicaulis*. Toutefois, il semble d'après Ascherson et Graebner (18) que l'on ne sache pas très bien à quoi correspondait l'*Arenaria multicaulis* de Linné.

elle rappelle à la fois *Arenaria serpyllifolia* et une plante rabougrie de *Moehringia trinervia*. Il insiste sur les différences qui la séparent de l'*Arenaria ciliata* des hautes altitudes du Tyrol.

Dans leur flore du Tyrol, Dalla Torre et Sarnthein (9) adoptent le point de vue de Murr mais en modifiant la nomenclature: *Arenaria moehringioides* devient *Arenaria multicaulis* L., tandis que la plante des altitudes élevées du Tyrol conserve le nom d'*Arenaria ciliata* L. Ils donnent d'intéressantes précisions sur la répartition géographique des deux taxa. Alors que l'*Arenaria ciliata* (*sensu stricto*) est très répandu dans le Tyrol, l'*Arenaria multicaulis* qui serait une espèce occidentale allant des Pyrénées jusqu'à l'Arberg et au Rhätikon, y est beaucoup moins fréquent. Il n'est pas rare, toutefois, dans les éboulis calcaires et dolomitiques des régions inférieures et moyennes de 1300 à 2150 m et habite d'une manière générale les chaînes calcaires du nord des Grisons, du nord-est de la Suisse, du Vorarlberg, de la Bavière et en quelques points du Tyrol.

Graebner, dans le Synopsis de la flore d'Europe centrale (18) commence par diviser l'*Arenaria ciliata* (*Arenaria gothica* exclu) en deux groupes de formes: celles dont le calice est glabre à l'extérieur et celles qui ont des sépales poilus ou au moins ciliés. Parmi les premières, il cite la race *moehringioides* Murr, au port lâche, aux fleurs groupées par 3 à 7, aux feuilles ovales, qui habite les Alpes occidentales, atteignant sa limite orientale au Tyrol et la race *tenella* Kit (qui correspond à peu près à la var. *subuniflora* de Wahlenberg et Gaudin) dont le port est beaucoup plus ramassé, les fleurs plus grandes, isolées ou groupées par 2, les feuilles plus étroites, etc. Cette dernière est une race principalement orientale. Rare dans les Alpes du Dauphiné et de la Provence, disséminée en Suisse, dominant au Tyrol, elle serait la seule forme représentant l'espèce dans les Alpes orientales.

C'est à Braun-Blanquet (5) que revient le mérite d'avoir attiré l'attention des botanistes suisses sur l'importance des deux formes dont il vient d'être question. Se basant, non seulement sur la morphologie et la distribution géographique, mais aussi sur l'écologie, il propose de répartir l'ensemble des populations helvétiques d'*Arenaria ciliata* (la ssp. *gothica* exclue) entre les ssp. *moehringioides* Murr et *tenella* (Kit) Br. Bl. Il critique la classification de Graebner, en ce sens que selon lui, les variétés *puberula* et *subpuberula* sont à subordonner à la ssp. *tenella* (tandis que Graebner les coordonnait). Celles-ci ne représentent sans doute que des formes sans grande importance systématique (petites mutations). Enfin, la var. *diffusa* que Graebner rattache à sa race *moehringioides* serait un accommodat (Wuchsform) de la ssp. *tenella*. Effectivement, Hess (20) a montré que le port de la sabline ciliée pouvait varier d'une façon sensible selon qu'elle croît dans une pelouse ou sur rocher. De plus, Braun-Blanquet complète pour notre pays les indications

géographiques du Synopsis. La ssp. *moehringioides* n'est connue chez nous que des Alpes calcaires septentrionales (Alpes extérieures), du canton de Vaud à celui d'Appenzell. Elle est toujours calcicole. Quant à la ssp. *tenella*, elle habite aussi les massifs granitiques. Sa station préférée est l'*Elynetum*, mais d'une part, elle se rencontre parfois dans le *Firmetum*, d'autre part, elle n'évite pas non plus les pelouses à laïche courbée. Elle croît sur des sols moyennement acides ou neutres. Son amplitude écologique est donc un peu plus grande que celle de la ssp. *moehringioides*. Remarquons en passant que Braun-Blanquet se montre plus réservé que Murr en donnant aux deux formes principales d'*Arenaria ciliata* un statut de sous-espèces. Mais dans sa pensée, il s'agit de taxa bien caractérisés comme le prouve la différence d'écologie et de distribution («denen mindestens [c'est nous qui soulignons] der Wert von Subspezies zukommt»).

Bien que les floristes suisses eussent l'attention attirée sur ces deux taxa par les notes que Lüdi (26)¹ puis Becherer (1) publièrent dans les «Fortschritte», en renvoyant à la description de Braun-Blanquet, aucune localité nouvelle de l'une ou l'autre des deux sous-espèces d'*Arenaria ciliata* ne fut communiquée de 1928 à nos jours dans le «Bulletin de la Société botanique suisse». Cela peut s'interpréter à notre sens de deux manières. Ou bien les floristes suisses n'ont pas bien saisi les différences entre les ssp. *tenella* et *moehringioides* ou bien, aucun fait nouveau de distribution n'est venu modifier le tableau esquissé par Braun-Blanquet. Ce savant remarque toutefois que l'on ignore jusqu'où la ssp. *moehringioides* s'avance dans les Alpes centrales.

Dans leur flore des Grisons (6) Braun-Blanquet et Rübel précisent la distribution des deux taxa dans le canton des Grisons. Il se confirme que la ssp. *tenella* est très répandue dans les massifs centraux mais manque aux chaînes calcaires septentrionales et au district de Poschiavo. Quant à la ssp. *moehringioides*, elle ne s'aventure que sur la lisière la plus septentrionale des Alpes centrales (Massif de Sardona).

Enfin, Becherer, dans son Supplément au catalogue de la flore valaisanne (p. 170) observe d'abord que la var. *subuniflora* Gaudin (=ssp. *tenella* Br. Bl.) est probablement la seule qui existe dans le Valais; puis dans ses adjonctions (p. 547), il signale la var. *moehringioides* Murr, découverte par W. Koch en 1955 sur la rive sud-ouest du lac de Derborence. Cela prouve que l'éminent taxinomiste et phytosociologue qu'était Walo Koch distinguait les deux sous-espèces, et que A. Becherer, bien qu'adoptant une nomenclature différente de celle de Braun-Blanquet, et refusant de voir plus que des variétés dans les taxa en question, leur attribuait lui aussi une certaine importance géographique.

¹ Lüdi mentionne une curieuse localité pour *Arenaria moehringioides* à Schwarzenegg (Mittelland bernois), d'après l'herbier v. Rütte. La plante aurait disparu depuis (cf. Fischer et Rytz: Flora von Bern p. 50).

Achevons ce rapide tour d'horizon en consultant la plus récente des flores de France, celle de P. Fournier (16). Celui-ci adopte à peu près le point de vue et la nomenclature de Braun-Blanquet. Il distingue une race occidentale: *Arenaria moehringioides* Murr, et une race orientale (rare dans les Alpes françaises): *Arenaria tenella* Kit, enfin une race pyrénéenne (très rare dans les Alpes)¹: *Arenaria polycarpoides* déjà décrite par Rouy et Foucaud (33). Il est intéressant de relever en passant que les figures données par Coste (8) puis par Bonnier (4) de l'*Arenaria ciliata* se rapportent incontestablement à la ssp. *moehringioides* qui paraît la seule vraiment répandue dans les Alpes françaises.

En résumé, nous voyons d'une part la pensée des systématiciens modernes de la flore alpine se cristalliser autour de deux sous-espèces, ou même de deux espèces d'*Arenaria* du groupe *ciliata*. Mais d'autre part, cette distinction est restée semble-t-il assez académique et les floristes, pourtant friands de nouveauté, n'ont guère mordu à l'hameçon qu'on leur tendait. A preuve que très peu de travaux récents, à part la flore des Grisons et le Supplément à la flore valaisanne n'ont séparé les deux taxa dont l'importance était pressentie déjà par Wahlenberg et Gaudin, voire même par Linné (cf. note infrapaginale p. 126). On peut évidemment se demander si les différences morphologiques sont suffisamment nettes pour entraîner un consentement unanime, ou si elles sont de celles que le botaniste herborisant laisse d'instinct aux spécialistes. Or un simple coup d'oeil jeté sur l'herbier suisse de notre Institut nous a montré qu'à première vue on pouvait distinguer les plantes des Alpes calcaires septentrionales ou des Préalpes (par ex. Moléson, Pilate, Hoher Kasten, Säntis, Gemmi, Scheidegg, etc.) et celles des massifs centraux (par ex. Saas, Riffel, val de Bagnes, Illhorn, Gornergrat, Arosler Weisshorn, etc.). Les échantillons douteux sont très peu nombreux.

II. Observations personnelles

L'étude cytologique des populations alpines d'*Arenaria ciliata* est actuellement fort peu avancée, contrairement à celle des populations nordiques (voir ci-dessous p.135). En 1954 (13), nous avons publié un premier comptage approximatif sur du matériel du Parc national suisse. ($n = 50-60$). En 1959, (14) sur une plante de l'Alpe de Gumen (Glaris), nous observions $n = 20$, ce qui nous permettait d'écrire: «Nous donnons la preuve que l'espèce collective *Arenaria ciliata* est représentée en Suisse par plusieurs races chromosomiques.» Depuis quatre ans, nous avons constitué au jardin botanique de Neuchâtel une collection de plantes vivantes d'*Arenaria ciliata* de diverses provenances pour en étudier la

¹ D'après Braun-Blanquet (loc. cit.) la présence en Suisse de l'*Arenaria polycarpoides* est exclue; elle est peu probable dans les Alpes.

cytologie. A ces matériaux s'ajoutent des graines récoltées par le collecteur de graines de l'Institut et des fixations effectuées par nous-même au cours d'une excursion dans les Alpes maritimes (1959). Nos résultats sont consignés sur le tableau ci-après. On ne s'étonnera pas outre mesure si plusieurs nombres sont approximatifs. En effet, les comptages sur les racines très fines de cette espèce, ne sont pas toujours faciles. D'autre part, la méiose des polyploïdes élevés, offre elle aussi un certain nombre de difficultés. Même lorsque le nombre chromosomique n'a pu être établi avec une précision absolue, le degré de polyploïdie est assuré. (Voir cependant la discussion relative aux polyploïdes élevés.)

Tableau I

Provenance	Altitude	Morphologie	N	2N
Grigna settentrionale	1500 m	ssp. moehringioides	20	—
Grigna meridionale	2100 m	»	20	—
Alpe de Gumen (Glaris)	2000 m	»	20	40
Vallon des Morthveys (Frib.)	1500 m	»	20	—
Pilate	2000 m	»	—	env. 40
Combe de Nünenen (Berne)	1900 m	»	—	env. 40
¹ Environs de Samoëns (Savoie)	?	»	—	env. 40
Entre Cry d'Err et Bellalui	2300 m	»	—	40
² Chamrousse (Massif de Belledone Isère)	1800–2000 m	?	—	env. 40
³ Région du Lautaret	env. 2000 m	?	—	env. 40
⁴ Col de la Cayolle	2350 m	?	—	env. 40
⁵ l'Authion	1900 m	?	—	env. 40
Entre Solalex et Anzeindaz	1700–1800 m	moehringioides	—	env. 40
Mont-Nuoble	2420 m	ssp. tenella	—	env. 80
Mont-Gauthier	2400 m	»	40	—
Col de Balme	2200 m	»	40	—
⁶ Schienhorn	2300 m	»	env. 40	—
Furka	2500 m	»	—	env. 80
Gemmi	2500 m	»	—	env. 80
Riffelberg	2600 m	»	—	env. 80
Il Compass (Albula)	2350 m	»	—	env. 80
Val Stavelchod (Parc national)	2450 m	?	env. 60	—
Ofenpass	2140 m	?	—	100–120
Arête du Gantrisch	1900 m	?	100–120	—

¹ Graines reçues du *Muséum de Paris* «sub. nomine» *Cerastium arvense* et venant de la nature (récoltées par les soins du jardin la Jaysinia).

² Graines reçues du jardin botanique de Montpellier (pas de témoin séché).

³ Graines reçues du jardin alpin du Lautaret (pas de témoin séché).

⁴ Plantes un peu jeunes pour permettre une détermination précise de la ssp.

⁵ Les plantes cultivées à Neuchâtel n'ont pas encore permis une détermination certaine de la ssp. D'autres récoltées à l'Authion en 1959 mais non fixées se rapportent à la ssp. *moehringioides*.

⁶ Méiose un peu irrégulière avec parfois 35–38 bivalents.

Des matériaux de 24 provenances différentes, échelonnées des Alpes maritimes à la frontière autrichienne, ont été examinés. La plupart d'entre eux ont été récoltés en Suisse. Ce tableau suggère les constatations suivantes.

1. La sous-espèce *moehringioides* Murr offre partout le nombre gamétique $n = 20$ (Fig. 2) ou le nombre zygotique $2n = 40$ (Fig. 1). Partout où nous l'avons observée, la méiose nous a paru tout à fait régulière. Si l'on prend comme nombre de base $x = 10^1$ ce taxon est donc *tétraploïde*.

2. La sous-espèce *tenella* (Kit) Br. Bl. offre une moins grande uniformité caryologique. Dans les parties occidentales de son aire (Valais, Suisse centrale) elle est *octoploïde* avec $n = 40$ (Fig. 3) ou $2n = 80$. Dans la Basse-Engadine (val Stavelchod, Ofenpass) elle paraît *dodécaploïde*

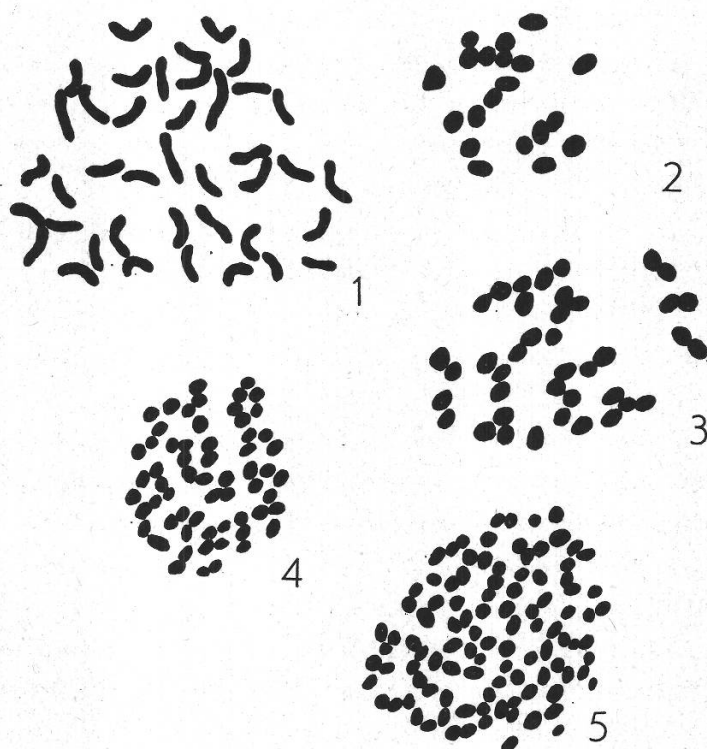


Figure 1: *Arenaria ciliata* ssp. *moehringioides*. Cry d'Err.
Métaphase somatique (racine)

Figure 2: *Arenaria ciliata* ssp. *moehringioides*. Grigna meridionale.
Métaphase II

Figure 3: *Arenaria ciliata* ssp. *tenella*. Mont-Gauthier.
Métaphase II

Figure 4: *Arenaria ciliata*. Val Stavelchod.
Métaphase II

Figure 5: *Arenaria ciliata* ssp. «bernensis».
Métaphase I

¹ Ce nombre se rencontre par ex. chez *Arenaria Marschlinsii*, *Arenaria serpyllifolia* ssp. *leptoclados* (cf. Tischler 38).

($2n = 120$). En général, les plantes octoploïdes ont une méiose régulière, toutefois une plante du Schienhorn (Simplon) présentait quelques irrégularités et le nombre des bivalents ne dépassait pas 35–38. L'étude de cette plante en culture à Neuchâtel sera poursuivie, car il se peut que ces troubles soient accidentels.

La plante de Stavelchod, que nous avons étudiée déjà en 1954, ne nous avait pas permis d'abord de comptage précis ($n = 50$ à 60). Nous avons fait de nouvelles coupes dans le reste de notre matériel et sur deux métaphases assez bonnes, encore que les chromosomes fussent serrés, le nombre 60 nous a paru le plus vraisemblable, l'erreur ne pouvant porter sur plus de 3 ou 4 éléments (Fig. 4). Il est d'ailleurs probablement illusoire d'obtenir un comptage précis dans ce matériel emparaffiné, car les vues de profil des métaphases montrent presque toujours quelques chromosomes en dehors de la plaque (univalents ?).

Une autre plante de la Basse-Engadine (Ofenpass) paraît dodécaploïde. Sur une méiose de la racine, nous avons dénombré 114 chromosomes, et ce nombre parle pour $2n = 120$. En tout cas, le nombre habituel à la ssp. *tenella* ($2n = 80$) est exclu.

Qu'en est-il de la morphologie des plantes dodécaploïdes ou présumées telles ? L'échantillon de Stavelchod, récolté le 17 juin 1953 est trop jeune pour qu'on puisse le déterminer avec une certitude absolue. Il ne semble pas différer beaucoup de la ssp. *tenella*. D'ailleurs la flore des Grisons de Braun-Blanquet et Rübel mentionne la ssp. *tenella* (et elle seule) dans la région du Parc national. L'échantillon de l'Ofenpass, récolté en graines par notre collecteur était en trop mauvais état pour permettre un diagnostic sûr. Toutefois, il paraît appartenir lui aussi à la ssp. *tenella*. Il sera fort intéressant d'étudier la cytologie des populations autrichiennes de la ssp. *tenella*, pour savoir si elles sont aussi dodécaploïdes. En cas d'affirmative, il conviendra de voir s'il est possible de les distinguer par la morphologie des populations octoploïdes du Valais et de la Suisse centrale. Avant de nous prononcer sur la valeur taxinomique à donner aux plantes dodécaploïdes, il convient d'étudier un matériel plus étendu et surtout de l'observer en nature, ce que nous nous proposons de faire prochainement.

3. Dans la région du Gantrisch, nous avons récolté en 1959, une plante qui nous avait frappé par la taille inusitée de ses fleurs. La longueur des pétales atteignait (sur le sec) 8 mm et l'envergure de la fleur 17 mm¹. L'étude cytologique de cet individu s'est révélée très difficile. Sur une métaphase II (méthode d'écrasement) nous avons compté $n = \text{env. } 100$. Sur une préparation obtenue par la méthode des coupes, nous avons dénombré à la métaphase I, 104 chromosomes (Fig. 5); mais ceux-ci étant

¹ Hegi (19) donne 10 mm, exceptionnellement 13, comme diamètre de la fleur dans l'espèce collective *Arenaria ciliata*.

très serrés et tendant à former des chaînes, ce nombre est probablement en dessous de la réalité. De plus, comme le révèlent les métaphases vues de profil, il y a toujours quelques chromosomes en dehors de la plaque équatoriale (sans doute des univalents). Etant donné nos observations sur la plante de Stavelchod, il est tentant de supposer que l'individu du Gantrich est 24-ploïde avec $n = 120$, ou tout au moins 20-ploïde avec $n = 100$. Morphologiquement, cette plante possède un caractère «gigas» assez net. Ses feuilles atteignent 7 mm de long, ce qui est élevé même pour la ssp. *moehringioides*. Leur forme rappelle plutôt celle des feuilles de la ssp. *tenella*. On ne peut se défendre de l'idée qu'il s'agit peut-être d'un hybride fixé des deux sous-espèces. Une seconde plante trouvée dans la même région avait aussi un certain gigantisme, son nombre chromosomique impossible à déterminer en toute rigueur, nous a paru supérieur à 100 (nombre zygotique). L'étude de cette curieuse population à laquelle nous donnons le nom provisoire de ssp. «bernensis» nob. (nomen nudum) sera poursuivie prochainement¹.

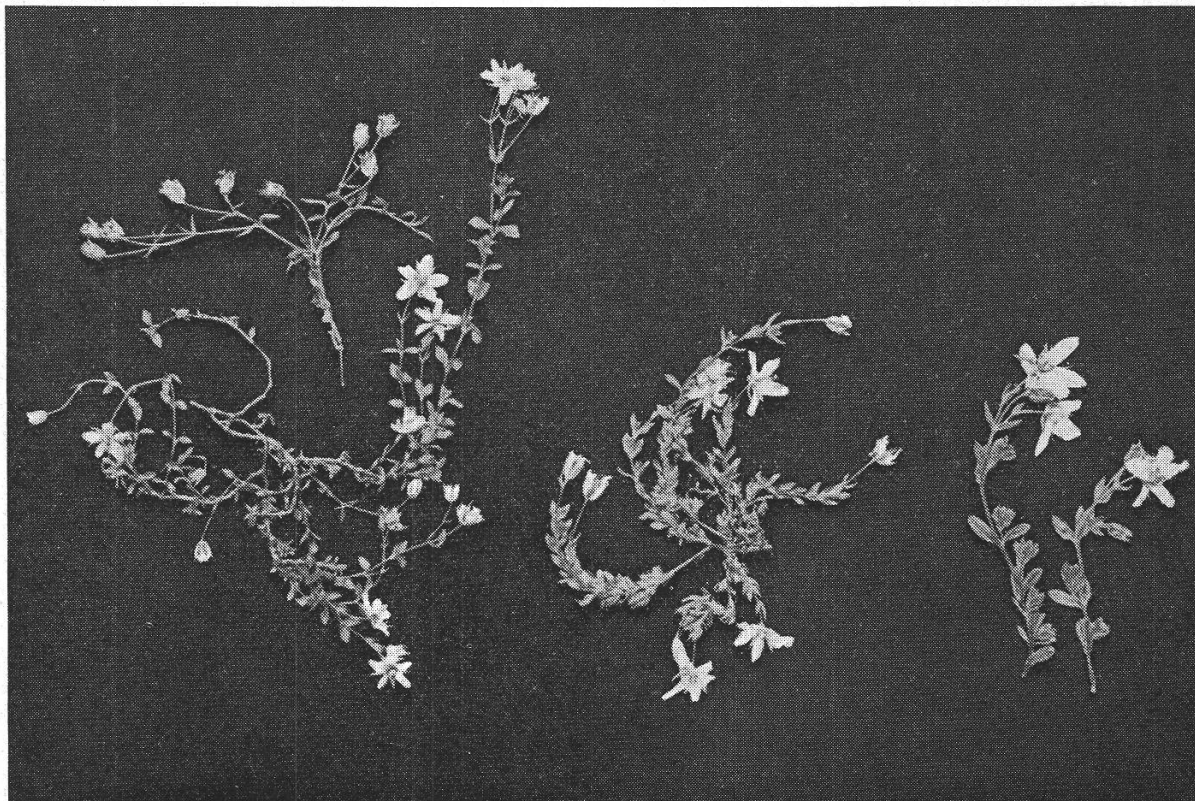


Planche 1

De gauche à droite: *Arenaria ciliata* ssp. *moehringioides* $n = 20$, ssp. *tenella* $n = 40$, ssp. «bernensis» $n = \text{env. } 100-120$

¹ De nouvelles préparations, effectuées en 1960, nous ont permis de dénombrer 117 à 120 chromosomes dans la première plante du Gantrich, et 117 dans l'autre. Ces plantes sont donc sûrement 24-ploïdes (nombre gamétique: 120).

Remarquons pour finir que le degré de polyploïdie atteint par la plante du Gantrisch est exceptionnellement élevé, il dépasse le plus haut degré atteint chez les Caryophyllacées (*Silene ciliata* 16-ploïde avec $2n = 192$). Un tel nombre chromosomique est rare chez les Phanérogames.

Discussion

Une fois de plus, la cytologie apporte une utile contribution à la taxinomie, plus exactement, elle vient confirmer – d'une façon éclatante – les vues des anciens auteurs. L'intuition de ceux-ci, leur «flair» ne cesse de nous émerveiller. Il est juste de dire, à l'adresse des taxinomistes contemporains, ceux d'entre eux surtout qui étudient les plantes dans leur milieu, que leur somme d'observations porte également ses fruits. On ne saurait assez insister sur l'apport des phytosociologues dans les progrès de la floristique. Ce ne sont pas seulement des localités nouvelles que ces savants apportent, mais de très précieuses indications sur l'écologie des plantes d'où se dégagent souvent les véritables unités naturelles du monde vivant. Mais la preuve, «l'experimentum crucis» appartient au cytologiste et au généticien.

Ce curieux *Arenaria moehringioides* qui avant Braun-Blanquet et malgré les études de ce savant n'a éveillé en Suisse qu'un intérêt très médiocre a presque tous les caractères d'une bonne espèce: morphologie, écologie, distribution géographique, nombre chromosomique lui sont personnels. Si pour le moment, nous préférons lui conserver un statut de sous-espèce, c'est d'une part qu'il conviendrait de démontrer encore par des expériences de croisements appropriées, que cette «espèce» est séparée de l'*Arenaria ciliata* (sensu stricto = ssp. *tenella*) par une véritable barrière d'isolement génétique. D'autre part, le problème se pose sur un plan plus général.

En effet, l'espèce collective *Arenaria ciliata*¹ est représentée dans le Nord et aux îles Britanniques par les taxa suivants: *Arenaria ciliata* ssp. *hibernica*, Ostenf. et Dahl (Irlande), *Arenaria norvegica* Gunn. (îles Britanniques, Norvège, Suède, Finlande, Islande) et *Arenaria pseudofrigida* (Ostenf. et Dahl) Juz. (Norvège, Finlande, Russie arctique, Spitzberg, Est du Groenland). L'*Arenaria norvegica* a été souvent considéré comme une espèce distincte. Par contre, l'*Arenaria pseudofrigida* a été érigé récemment en espèce par Juzepzuk alors que Dahl et Ostenfeld (31) le tenaient pour une sous-espèce d'*Arenaria ciliata*. Nous ne connaissons pas la ssp. *hibernica*; d'après Halliday (in litteris) c'est une plante à grandes fleurs. Peut-être se rapproche-t-elle de notre ssp. «bernensis». Nous ne connaissons pas encore son nombre chromosomique.

¹ Dans ce débat, nous laissons provisoirement de côté l'*Arenaria gothica* Fr. Quant à l'*Arenaria humifusa* Wahlenb. il paraît assez différent.

La ssp. *pseudofrigida* dont nous avons vu des exsiccata du Spitzberg ressemble plus à la ssp. *tenella* qu'à la ssp. *moehringioides*. La belle photographie que donnent Seidenfaden et Sørensen (35) d'une plante du Groenland évoque les exemplaires des hautes arêtes du Valais. Les nombres chromosomiques des plantes nordiques sont connus par les recherches de Horn (ds. Darlington et Wylie) de Böcher et Larsen (3) de Jørgensen, Sørensen et Westergaard (22). Ce sont les suivants:

		N	
<i>Arenaria pseudofrigida</i> :	20		Horn; Jørgensen, Sørensen et Westergaard
<i>Arenaria norvegica</i> :	40		Horn; Böcher et Larsen
<i>Arenaria humifusa</i> :	20		Horn
<i>Arenaria gothica</i> :	50		Horn

La ssp. *moehringioides* occupe donc dans l'ensemble de l'espèce collective, une position isolée, car si son nombre chromosomique est le même que dans la ssp. *pseudofrigida*, elle s'en éloigne par sa morphologie (Nous répétons qu'au point de vue morphologique la ssp. *pseudofrigida* ressemble davantage à la ssp. *tenella*). Il ne nous paraît donc pas favorable que les problèmes taxinomiques touchant l'espèce collective *Arenaria ciliata* soient tranchés d'une façon unilatérale par les botanistes alpiens. L'heure est venue où de telles questions ne peuvent être convenablement résolues qu'avec la collaboration des cytotoxinomistes scandinaves et britanniques¹. Mais pour qu'une telle collaboration porte ses fruits, *il faut d'abord que les problèmes propres à chaque région soient débrouillés convenablement par les botanistes qui les connaissent le mieux. En effet, ils ne sont pas seulement morphologiques ou cytologiques, mais aussi écologiques et géographiques.* Cette préoccupation est à la base du présent travail.

Bien que notre information sur les populations alpines comporte encore des lacunes, nous avons reporté sur une carte (136) les résultats de nos observations. Cette carte appelle les remarques suivantes:

Les ssp. *moehringioides* et *tenella* se comportent comme un couple de *taxa vicariants*². La vicariance est à la fois *régionale* et *locale*, *horizontale* et dans une certaine mesure *verticale* (cf. Vierhapper 39).

Vicariance horizontale: la ssp. *moehringioides* est probablement la seule à vivre dans les Alpes occidentales. Quoi qu'il en soit, le centre de gravité de son aire est à l'ouest. Celui de la ssp. *tenella* est à l'est. En Suisse, le premier des deux taxa occupe les chaînes alpines et préalpines *septentrionales*, le deuxième les *massifs centraux*. Au point de vue choro-

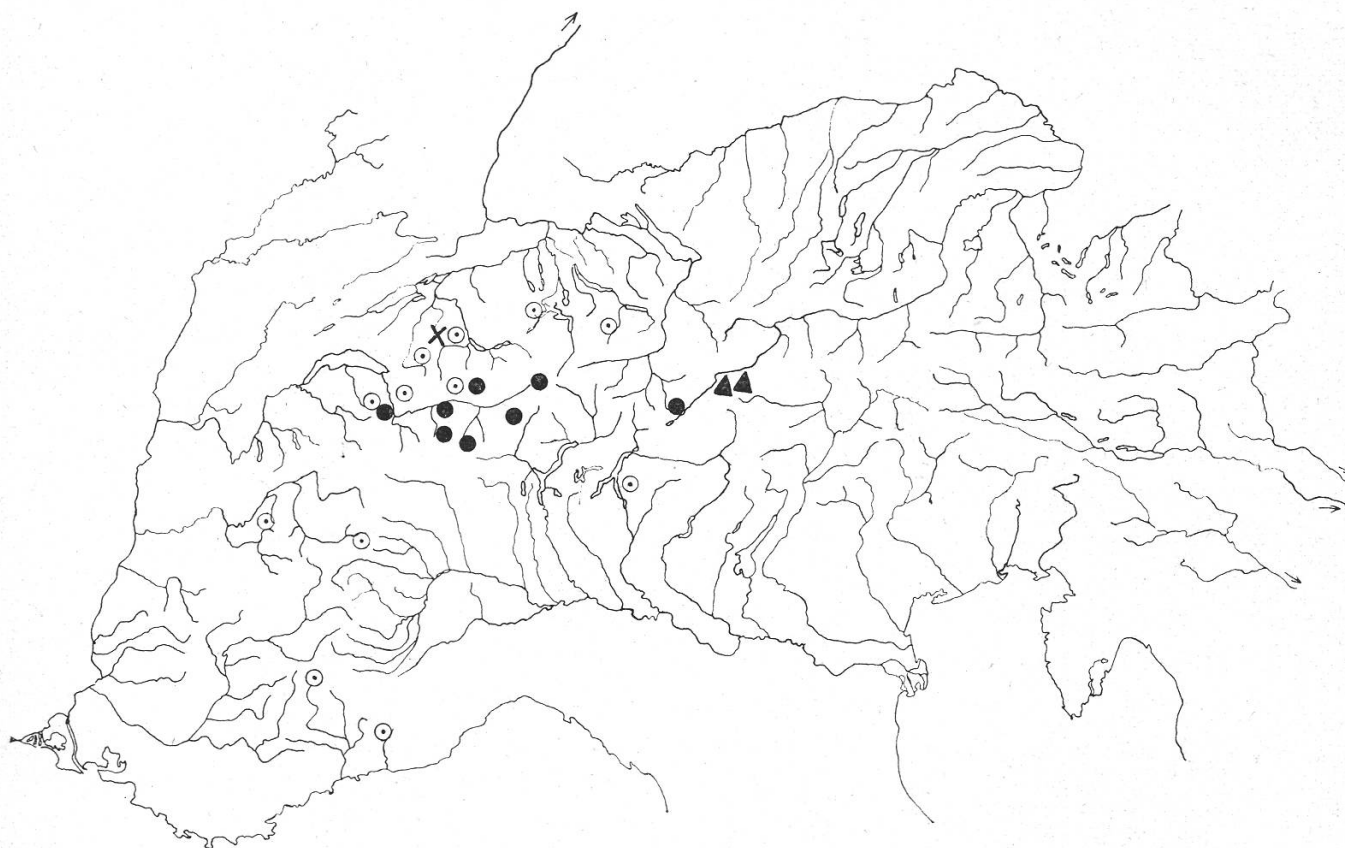
¹ Nous savons que G. Halliday poursuit des recherches sur les populations britanniques et qu'il en est venu à s'intéresser aux formes alpines.

² Nous ne discuterons pas ici du problème de la vicariance fausse ou vraie telle que l'a posé récemment encore Löve (24 et 25) en s'appuyant sur la cytologie.

logique, nous pouvons dire de la ssp. *moehringioides* qu'elle est Ouest, Nord et Sudalpine, de la ssp. *tenella* qu'elle est Centre et Est-alpine.

Vicariance verticale: bien qu'il y ait sans doute quelques chevauchements, la ssp. *moehringioides* croît dans l'ensemble à des altitudes un peu plus basses, comme l'avaient déjà compris Dalla Torre et Sarnthein (op. cit.) cf. Tableau I.

Vicariance locale ou écologique: dans les régions où les aires des deux sous-espèces se touchent, il est probable qu'elles ne croissent jamais ensemble¹. La ssp. *moehringioides* préférant les éboulis calcaires (*Thlaspeion rotundifolii*) de l'étage subalpin et de l'horizon de transition, la ssp. *tenella*, croissant sur les arêtes gazonnées et les rochers de l'étage alpin (*Elynetum*, *Caricion Curvulae*). De nouvelles observations seront nécessaires pour confirmer et préciser tous ces points.



<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>moehringioides</i>	$n = 20$	○
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>tenella</i>	$n = 40$	●
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. <i>tenella</i>	$n = 60$	▲
<i>Arenaria ciliata</i> ssp. «bernensis»	$n = \text{env. } 120$	×

Distribution des «races chromosomiques d'*Arenaria ciliata* L. dans les Alpes, d'après les résultats obtenus jusqu'ici.

¹ Dans un travail présenté au Congrès de Montréal (15) nous avons cru qu'au col de la Cayolle et à Chasseral, les deux ssp. (4 x et 8 x) croissaient ensemble. Cette affirmation s'est révélée inexacte.

Toute hypothèse sur l'origine et les migrations des sous-espèces alpines d'*Arenaria ciliata* est prématurée tant que nous ne connaissons pas mieux leurs relations avec les populations nordiques et britanniques. Kulczynski (23) considère la sabline ciliée comme appartenant à l'élément historique tertiaire en Europe centrale. Steffen (37) est du même avis «*Arenaria ciliata* L. hat auf den Alpen und den sudeuropäischen Gebirgen mehrere nähere Verwandte (*Arenaria biflora*, *Arenaria Saxifraga* und *Arenaria balearica*). Während sie in der Arktis sehr isoliert dasteht... Auch in den Ebenen Süd- und Osteuropas fehlt es nicht an Arten der zugehörigen Sektion *Pentadenaria*... Hieraus ergibt sich die Notwendigkeit, den Ursprung der ganzen Sektion nach Südeuropa und somit die Heimat unserer Art nach dem Alpensystem zu verlegen.» D'après ces auteurs, *Arenaria ciliata* sens. lat. appartiendrait à la flore tertiaire alpine (branche méditerranéenne). Remarquons toutefois que l'argumentation de Steffen n'est pas absolument péremptoire, car à notre avis, les *Arenaria biflora* ($n = 11$, cf. Favarger 11) *balearica* et *Saxifraga* ne sont pas si étroitement apparentés à l'*Arenaria ciliata*. D'autre part, l'*Arenaria ciliata* apparaît actuellement moins isolé dans le Nord qu'à l'époque où Steffen écrivait ces lignes (présence de *Arenaria humifusa*!). Le problème de l'origine alpine ou arctique de l'espèce collective *Arenaria ciliata* reste ouvert.

Quoi qu'il en soit, la distribution d'*Arenaria moehringioides* donne l'impression d'une forme préglaciaire ayant enduré les glaciations sur place (refuges des Alpes occidentales, nunatakker des Préalpes et de la Grigna). On comparera avec intérêt notre carte avec la carte des refuges reproduite par Merxmüller (27). La ssp. *tenella* paraît avoir pris naissance pendant les glaciations. Elle habite les territoires autrefois fortement glaciés des massifs centraux.

Nous voudrions insister encore sur un autre aspect de la question. Nous avons mis en évidence dans les Alpes un phénomène assez frappant de vicariance régionale que nous appelons *type occidental-oriental*, dans lequel le taxon le plus fortement polyploïde est toujours le plus oriental (Favarger 1959 b.) Le cas d'*Arenaria ciliata* paraît rentrer dans cette catégorie puisque tous les floristes qui ont distingué les deux sippes s'accordent pour considérer la ssp. *moehringioides* comme une «race» occidentale, et la ssp. *tenella* comme une race orientale. Nous ferons observer toutefois que si la première a son centre de gravité à l'ouest, elle occupe un territoire assez étendu dans les Alpes calcaires septentrionales, jusqu'en Bavière et au Tyrol¹. L'augmentation du degré de polyploïdie vers l'est est rendue encore plus sensible par le fait que des plantes de la

¹ Nous n'avons pas encore pu compter les chromosomes de plantes venant de ces régions, mais il y a de fortes chances pour que tous les échantillons de la ssp. *moehringioides* aient $n = 20$. Enfin ce taxon existe aussi à la Grigna (sud des Alpes).

ssp. *tenella* à $n = 60$ ont été décelées dans la partie orientale des Grisons. Les plantes autrichiennes de cette sous-espèce sont-elles aussi dodécaploïdes ? Il sera bien intéressant de le vérifier.

Il est assez suggestif que le comportement cytologique de l'*Arenaria ciliata* offre une certaine analogie avec celui que nous avons décelé chez *Senecio incanus* (Favarger 12). Ici, en effet, la sippe occidentale = ssp. *euincanus* a toujours le même nombre de chromosomes soit $n = 20$ (des Alpes maritimes au Simplon) tandis que la ssp. *carniolicus* (sippe orientale) offre divers degrés de polyploïdie dans la seule Engadine ($n = 60$ et $n = \text{env. } 80$).

On pourra nous objecter que les plantes les plus hautement polyploïdes appartenant à l'espèce collective *Arenaria ciliata* (ssp. «bernensis») se trouvent à la limite des Alpes occidentales. Mais cette sippe est encore trop peu connue pour qu'on puisse en déduire grand-chose. Nous avons l'impression qu'il s'agit d'un micro-endémisme local, peut-être hybridogène.

Rappelons pour terminer les caractères de la ssp. *moehringioides* qui nous ont paru les plus constants :

Port lâche, diffus, traînant. Feuilles plus espacées que dans la ssp. *tenella*, un peu plus larges et obtuses, avec plusieurs nervures secondaires apparaissant sur le sec. *Inflorescences pluriflores* (le plus souvent 4 à 5 fleurs). Fleurs en général plus petites que dans la ssp. *tenella* (diamètre 7-10 mm). Nombre gamétique des chromosomes $n = 20$.

Résumé

Une étude cytologique portant sur des plantes d'*Arenaria ciliata* L. (sens. lat.) de 24 provenances différentes et croissant des Alpes maritimes à la Basse-Engadine a permis à l'auteur de montrer que la ssp. *moehringioides* Murr des Alpes occidentales ainsi que des Alpes et Préalpes calcaires septentrionales et insubriennes (Grigna) était tétraploïde ($n = 20$) alors que la ssp. *tenella* était octoploïde ($n = 40$) au Valais et dans les Grisons, dodécaploïde ($n = \text{env. } 60$) dans la région du Parc national. La ssp. *tenella* habite les massifs centraux et les Alpes orientales. Tandis qu'il n'a pas été possible encore de déceler de différences morphologiques entre les taxa octo et dodécaploïdes, des plantes du Gantrisch à $n = \text{env. } 120$ se distinguent par un certain gigantisme portant surtout sur les fleurs. L'auteur appelle provisoirement cette race = ssp. «bernensis» (nomen nudum).

Un nouvel exemple de «races chromosomiques» est ainsi décelé dans la flore alpine. Il corrobore la distinction taxinomique fondée sur la morphologie, l'écologie et la distribution géographique.

Le cas des ssp. *moehringioides* et *tenella* constitue probablement un nouvel exemple de vicariance horizontale du type occidental-oriental dans la flore de nos Alpes.

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude à toutes les personnes qui nous ont apporté leur aide dans l'exécution de ce travail, soit en nous remettant des plantes vivantes, soit en nous fournissant des renseignements bibliographiques. Ce sont M. M. Ch. Baehni (Genève), A. Becherer (Lugano), G. Blanchet (Montpellier), M^{lle} J. Contandriopoulos (Marseille), M. M. G. Deleuil (Marseille) et Cl. Farron (Neuchâtel). Notre collègue et ami Ch. Terrier a bien voulu se charger de photographier nos exsiccata (Pl. 1) Nous lui en sommes très obligé.

Enfin, nous remercions M. G. Halliday, qui poursuit une étude semblable à la nôtre sur du matériel britannique, de nous avoir fait part de ses problèmes et de ses préoccupations. Nous remercions aussi la Commission pour l'étude scientifique du Parc national qui nous a permis de séjourner au laboratoire d'Il Fuorn en 1954.

Bibliographie

- (1) Becherer, A. 1928. Bull. Soc. bot. suisse. **37**, 154.
- (2) — 1956. Florae vallesiacae supplementum. Mém. Soc. Helv. Sc. nat. **81**, 170 et 547.
- (3) Böcher, T.W. et Larsen, K. 1950. Meddel. om. Grønland. **147**, **6**, 16.
- (4) Bonnier, G. Flore complète de France, Suisse et Belgique. II, 54 et Pl. 86.
- (5) Braun-Blanquet, J. 1927 (unter Mitwirkung von C. Coaz und P. Flüttsch) Schedae ad Floram rhaeticam exsiccata. **10**, 279.
- (6) Braun-Blanquet, J. et Rübel, E. 1933. Flora von Graubünden. Veröff. des Geobot. Inst. Rübel. **7**, **2**. 524-526.
- (7) Clapham, A.R. Tutin, T.G. et Warburg, E.F. 1952. Flora of the British Isles. Cambridge. 323-324.
- (8) Coste, H. Flore illustrée et descriptive de la France. 1900. **1**. 210.
- (9) Dalla Torre, K.W. et Sarthein, L. 1909. Die Farne und Blütenpflanzen Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Innsbruck. **6**, **2**. 170-172.
- (10) Darlington, C.D. et Wylie, A.P. 1955. Chromosome Atlas of flowering plants. Londres, 61.
- (11) Favarger, C. 1949. Bull. Soc. neuch. Sc. nat. **72**, 15-22.
- (12) — 1950. Arch. Jul.-Klaus-Stift. 25. Heft 3/4, 472-477.
- (13) — 1954. C.R. VIII^e Congrès intern. botanique. Sections 9 et 10, 51-56.
- (14) — 1959 a. Bull. Soc. neuch. Sc. nat. **82**, 282 (addendum).
- (15) — 1959 b. Quelques problèmes de géobotanique alpine. (Texte photocopié d'une communication présentée au IX^e Congrès intern. bot. Montréal).
- (16) Fournier, P. 1946. Les quatre flores de la France. Paris, 299.
- (17) Gaudin, J. 1828. Flora helvetica. **3**, 190-191.
- (18) Graebner, P. in Ascherson, P. et Graebner, P. 1919. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. **5**, **1**, 504-511.

- (19) Hegi, G. 1911. *Illustr. Flora von Mitteleuropa* **3**, 409–10.
- (20) Hess, E. 1910. *Beih. Bot. Centralbl.* **27**, Abt 2 Heft **1**, 1–170.
- (21) Hulten, E. 1950. *Atlas of the Distribution of vascular plants in N-W. Europe*, 183.
- (22) Jörgensen, C. A., Sørensen, Th. et Westergaard, M. 1958. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk* **9** (No 4), 59–60.
- (23) Kulczynski, S. 1922–23. *Bull. Acad. polon. Sc. et Lettres. Série B.*
- (24) Löve, A. 1954. *Vegetatio* **5–6**, 212–224.
- (25) — 1955. *Acta Soc. pro Fauna et Flora. Fennica.* **72**. No **15**, 1–14.
- (26) Lüdi, W. 1925. *Bull. Soc. bot. suisse.* **34**, 75.
- (27) Merxmüller, H. 1952. *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen.* München. 1–105.
- (28) Murr, J. 1904. *Allg. Bot. Ztschr.* **10**, 39.
- (29) — 1906. *Ibidem*, **12**, 176.
- (30) Nordhagen, R. 1935. *Bergens Museums Arbok Naturvid.* **1**, 1–183.
- (31) Ostenfeld, C.H. et Dahl, O. 1917. *Nyt. Mag. f. Naturv.* **55**.
- (32) Polunin, N. 1959. *Circumpolar arctic Flora.* Oxford. 172–174.
- (33) Rouy, G. et Foucaud, J. 1896. *Flore de France.* **3**, 246–248.
- (34) Schinz, H. et Keller, R. 1914. *Flora der Schweiz. Kritische Flora* 108.
- (35) Seidenfaden, G. et Sørensen, Th. *Meddel. om Grønland.* **101**, **4**, 29–31.
- (36) Steffen, H. 1924. *Botanisches Archiv.* **6**, 7–49.
- (37) — 1925. *Ibid.* **10**. 335–349.
- (38) Tischler, G. 1950. *Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas.* La Haye, 82.
- (39) Vierhapper, F. 1919. *Oesterr. Bot. Ztschrift.* **68**, 1–22.