Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 102 (1979)

Artikel: Etude biosystématique d'Epilobium dodonaei Vill. et d'E. fleischeri Hochst. (Onagraceae)

Autor: Theurillat, Jean-Paul

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89143

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: 02.07.2025

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

INSTITUT DE BOTANIQUE, UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE ET DE BIOSYSTÉMATIQUE

ÉTUDE BIOSYSTÉMATIQUE D'*EPILOBIUM DODONAEI* VILL. ET D'*E. FLEISCHERI* HOCHST. *(ONAGRACEAE)*

par
JEAN-PAUL THEURILLAT

AVEC 17 FIGURES, 1 PLANCHE ET 9 TABLEAUX

I. Introduction

L'*Epilobium dodonaei* Vill. et l'*E. fleischeri* Hochst. doivent-ils être considérés comme deux espèces distinctes ou comme deux sous-espèces ? Cette question n'a pas encore été résolue clairement. Ainsi, l'*E. fleischeri* a été souvent considéré comme une variété d'*E. dodonaei*, notamment par Haussknecht (1884), Burnat (1889), Schinz et Keller (1900). Ces derniers auteurs, en 1905, les séparent spécifiquement puis reviennent en arrière et en font deux sous-espèces (1923).

Les floristes contemporains, tels Fournier (1977), ainsi que Hess et Landolt (1970), les considèrent comme des espèces distinctes. Rouet (1950) a donné une réponse partielle à ce problème dans son étude comparative d'une population des Alpes Maritimes, où il a trouvé côte à côte l'*E. fleischeri*, l'*E. dodonaei* et une série d'individus intermédiaires. Toutefois, cet auteur n'a pas envisagé l'aspect cytologique (nombres chromosomiques et étude de la méiose) et n'a pas fait de cultures comparées.

Des intermédiaires naturels avaient déjà été signalés, entre autres par Prantl (1883) dans le Haut-Adige et par Gelmi (1900) dans le Trentin. Dalla Torre et Sarntheim (1909) ont appelé l'hybride *E. fleischeri* × *dodonaei* : *E.* × *prantlii*.

En suivant la suggestion du professeur Raven, directeur du Jardin botanique de Saint-Louis (Missouri), qui est le meilleur spécialiste actuel des Onagracées et de leur biosystématique, nous avons pensé que ce problème méritait une étude approfondie, comprenant les aspects morphologiques, cytogénétiques, palynologiques et écologiques.

La présente publication résume le travail de licence intitulé : « Obtention d'hybrides artificiels entre *Epilobium dodonaei* Vill. et *E. fleischeri* Hochst. *(Onagraceae)* et recherche des intermédiaires naturels ». Ce travail (177 pages) est déposé à la bibliothèque de l'Institut de botanique de Neuchâtel et peut être consulté sur demande.

II. Matériel et méthodes

Afin de pouvoir comparer les deux taxons et d'obtenir des hybrides artificiels, nous avons ramené au Jardin botanique de Neuchâtel des plantes d'*E. dodonaei* récoltées dans la Côte de Chaumont (Tête-Plumée, alt. 670 m), au-dessus de Neuchâtel, et au Valais (rives de la Lotsentse, près de Leytron, alt. 500 m), et des individus d'*E. fleischeri* provenant des bords du Trient (alt. 1340 m), en Valais. Tous les individus ont été cultivés dans des conditions identiques.

Lors des croisements, les plantes castrées ont été protégées contre les insectes par des bonnets en plastique transparent, fixés sur des baguettes. La castration se faisait en début de matinée et la pollinisation en fin de matinée.

Dans le cadre de notre travail, nous avons aussi procédé à des croisements avec l'*E. angustifolium*, le troisième représentant de la section *Chamaenerion* Tausch. en Europe. Le matériel nécessaire a été obtenu à partir de graines récoltées en nature à Champex (VS).

Pour étudier le nombre chromosomique d'*E. dodonaei* et d'*E. fleischeri*, ainsi que la méiose des hybrides, nous avons fixé de jeunes anthères selon la technique de Carnoy (45 cc d'alcool absolu, 15 cc d'acide acétique glacial, 20 gouttes de carmin acétique et 10 gouttes d'acétate de fer). Les observations ont été faites par la méthode des squashes, après coloration au carmin acétique, renforcé par quelques gouttes d'acétate de fer.

Toutes les mensurations ont été faites sur du matériel d'herbier soigneusement pressé à cet effet.

Pour observer le pollen, nous avons utilisé deux méthodes, l'acétolyse acide pour l'observation de l'ornementation de l'exine, d'après Erdtman (1960), et la coloration au Hrishi-Müntzing (1960) pour une observation rapide de la fertilité.

L'étude phytosociologique a été conduite d'après la méthode de Braun-Blanquet.

III. Cytogénétique

1. Obtention des hybrides artificiels

Les croisements : *E. dodonaei* × *E. fleischeri* et le croisement réciproque, *E. angustifolium* × *E. dodonaei* et le croisement réciproque, ainsi que *E. angustifolium* × *E. fleischeri* et le croisement réciproque avaient déjà été tentés par Geith (1924). Il n'avait obtenu des résultats positifs que dans les croisements entre l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri*. Toutefois, ces résultats peuvent difficilement être pris en considération, vu le petit nombre de pollinisations effectuées. Geith n'avait pas non plus entrepris une étude morphologique et cytogénétique approfondie des hybrides.

TABLEAU I

Croisements et résultats obtenus

	Nombre d'individus pollinisés	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de fruits obtenus	% de fruits sur l'ensemble des pollinisations	Taille moyenne du fruit (mm) [1]	Nombre d'ovules par fruit	% de graines d'apparence normale
Ed × Ef	13	328	78	24	46 (30-69)	81 (67-98)	55 (30-70)
Ef × Ed	4	106	58	55	38 (27-58)	101 (72-159)	29 (3-63)
Ed × Ed	1	15	4	27	46 (30-63)	85 (70-99)	47 (1-67)
Edf × Ef	3	26	21	81	48 (34-67)	83 (70-99)	58 (21-73)
Efd × Ef	2	13	11	85	37 (35-38)	80 (57-104)	60 (40-70)
Ed					72 (54-84)	99 (84-112)	61 (23-82)
Ef					40 (38-43)	94 (81-124)	45 (10-90)
Ea × Ed	2	17	10	59	30 (25-48)	— [2]	0
Ed × Ea	2	44	19	43	48 (37-56)	—	1
Ea × Ef	3	81	27	33	32 (25-40)	—	0
Ef × Ea	4	68	56	82	35 (20-46)	—	1
Ea × Edf	1	10	4	40	—	—	0
Edf × Ea	7	35	16	46	43 (30-59)	—	1

Abréviations : Ed = *E. dodonaei* ; Ef = *E. fleischeri* ; Edf = *E. dodonaei* × *fleischeri* ; Efd = *E. fleischeri* × *dodonaei* ; Ea = *E. angustifolium.*

[1] Le premier chiffre des colonnes 6 à 8 indique la moyenne, les chiffres entre parenthèses les extrêmes. Ces résultats ne sont pas statistiquement valables et doivent être pris à titre indicatif. Les moyennes, sauf dans les cas Ed × Ed et Ea × Edf, ont été calculées sur 10 fruits pour le moins.

[2] Non calculé.

Ajoutons que si les croisements sont possibles et fréquents entre les espèces de la deuxième section du genre *Epilobium* L., la section *Lysimachion* Tausch., ils ne sont généralement pas possibles ou difficiles entre les espèces de la section *Chamaenerion*, ainsi qu'entre les espèces des deux sections (LEHMANN (1925), MICHAELIS (1925), RAVEN (1962), MOSQUIN (1966)).

De notre côté, nous avons effectué les croisements suivants : *E. dodonaei* × *E. fleischeri* et le croisement réciproque, *E. dodonaei* × *E. dodonaei* (autofécondation), *E. (dodonaei* × *fleischeri)* × *E. fleischeri* (back-cross), *E. (fleischeri* × *dodonaei)* × *E. fleischeri* (back-cross), *E. angustifolium* × *E. dodonaei* et le croisement réciproque, *E. angustifolium* × *E. fleischeri* et le croisement réciproque, *E. (dodonaei* × *fleischeri)* × *E. angustifolium* et le croisement réciproque.

Tous ces croisements ont été réalisés au Jardin botanique de Neuchâtel, en 1977 et 1978, sauf une partie des croisements *E. fleischeri* × *E. dodonaei* qui ont été faits au Jardin alpin de Champex et en nature, en 1977. Les résultats de ces croisements sont contenus dans le tableau I.

Il ressort donc que les croisements *E. dodonaei* × *E. fleischeri* et le croisement réciproque ont parfaitement réussi. On obtient un pourcentage moyen de réussite (55 %) comparable à celui obtenu dans l'autofécondation (47 %) et dans les fécondations libres en nature. Le pourcentage moyen de réussite plus faible (29 %) dans le cas d'*E. fleischeri* × × *E. dodonaei* est dû au fait que, dans le croisement effectué en nature, nous avons manqué de pollen du parent mâle.

Les back-cross avec l'*E. fleischeri* donnent des résultats comparables, quel que soit le sens du croisement par lequel l'hybride F_1 a été obtenu.

Quant aux croisements avec l'*E. angustifolium*, ils ont échoué lorsque l'*E. angustifolium* était utilisé comme parent femelle. Aucune des graines avortées n'a présenté un signe quelconque de développement. Quelques graines fertiles ont été obtenues lorsque l'*E. angustifolium* était utilisé comme parent mâle. Dans ces cas toutefois, un fort pourcentage de graines présente un développement de la testa et offre l'aspect de graines fertiles, mais celles-ci sont vides. Nous ne pensons pas qu'il s'agit d'une induction tégumentaire des parois de l'ovule par la présence des tubes polliniques, mais bien d'un développement de l'embryon, qui avorte par la suite, comme l'a montré MICHAELIS (1925) dans son étude sur le développement de l'embryon dans des croisements entre espèces des deux sections.

Il est frappant de constater qu'on obtient des résultats similaires dans les croisements de l'hybride *E. dodonaei* × *fleischeri* par *E. angustifolium* (voir tableau I).

Toutefois, le croisement *E. angustifolium* × *E. dodonaei* est possible. Il a été réussi à la Station fédérale de Recherches agronomiques, Centre des Fougères, à Conthey (VS). Cet hybride possède des anthères vides. Les hybrides *E. angustifolium f. album* × *dodonaei* et réciproque ont aussi été obtenus, mais les individus n'ont pas pu se développer et ont péri avant de fleurir (PERRAUDIN et REY, non publié, *in litteris*).

2. *Recherche des intermédiaires naturels*

Ainsi que nous l'avons signalé dans notre introduction, des intermédiaires naturels ont déjà été signalés à plusieurs reprises, en différents endroits.

Nous avons recherché en Valais des stations où les deux taxons poussent côte à côte, afin de découvrir d'éventuels hybrides. Nous avons repéré quatre endroits de ce genre. Le premier sur le flanc nord du Catogne, dans un éboulis assez grossier, mais avec beaucoup de matériel fin (alt. 660-760 m), le deuxième à Pomeyron au-dessus de Conthey, dans un éboulis de matériel morainique (alt. 980-1030 m), le troisième le long de la route qui mène de Savièse au Sanetsch, dans des éboulis de calcaires schisteux (alt. 760-840 m), et le quatrième dans une gravière abandonnée au-dessus de Drôme (alt. 955 m).

Une observation attentive nous a permis d'affirmer que nous avions affaire à d'authentiques hybrides dont nous avons récolté et photographié plusieurs échantillons.

Il semble que l'on puisse trouver assez facilement l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri* dans la même station, en Valais, entre 900 et 1100 m d'altitude sur le versant exposé au sud, entre (600) 700-900 m sur le versant exposé au nord. A ces altitudes, on rencontre encore assez fréquemment l'*E. fleischeri*, qui se trouve en abondance plus haut (étage subalpin). L'*E. dodonaei* croît en assez grande abondance jusque vers 1300 m dans les milieux qui lui conviennent.

D'après nos observations, partout où l'on trouve côte à côte l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri*, on trouve aussi des individus intermédiaires.

3. *Etude du nombre chromosomique et de la méiose*

Les nombres chromosomiques d'*E. dodonaei* et d'*E. fleischeri* ont déjà été déterminés par Michaelis (1925). Notre travail confirme les comptages antécédents. Nous avons trouvé $n = 18$ pour l'*E. dodonaei*, sur du matériel provenant du Valais (bords de la Losentse) et de Neuchâtel (Tête-Plumée), de même que pour l'*E. fleischeri*, sur du matériel provenant du Valais (Trient) et du Jardin botanique de Neuchâtel.

La méiose des hybrides artificiels, quel que soit le sens du croisement, est *tout à fait régulière*. A la métaphase I, on observe 18 bivalents (voir fig. 1). La méiose est du type simultané (voir fig. 2) et se déroule de façon similaire à celle des parents. La formation des grains de pollen est régulière et aucune aberration n'a été observée de ce côté. La méiose ne traduit donc pas la nature hybride du matériel. Cela signifie que les génomes parentaux sont identiques quant à la structure, ou du moins très voisins.

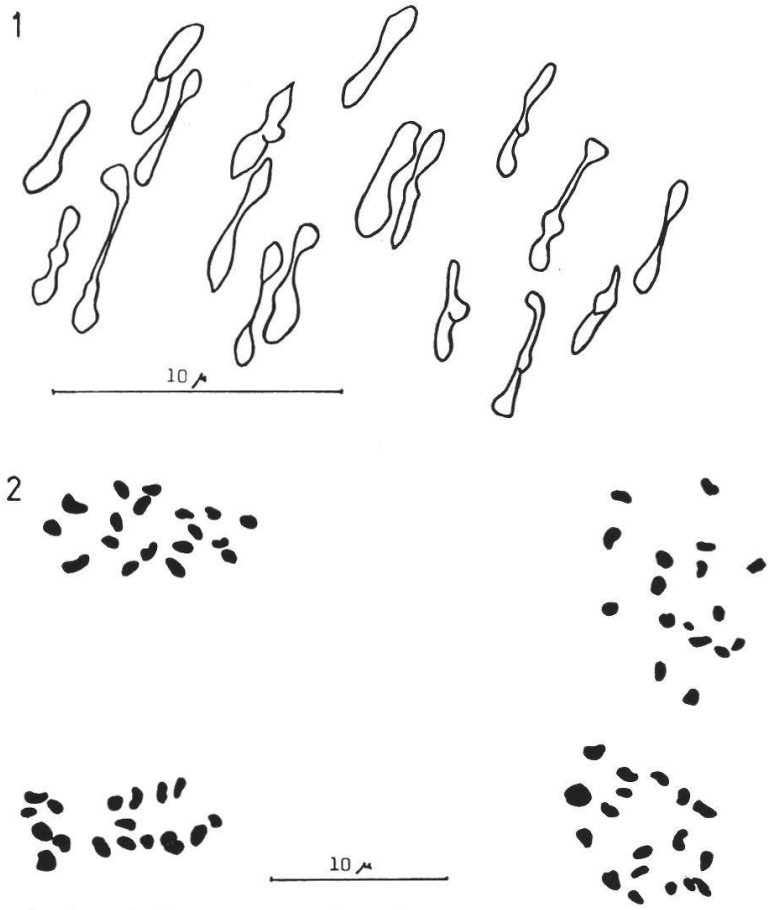

Fig. 1. *E. fleischeri* × *dodonaei*, métaphase I.
Fig. 2. *E. dodonaei* × *fleischeri*, anaphase II.

IV. Morphologie

Nous ne donnerons ici que les principaux résultats de l'étude de la feuille (analyse biométrique), des verticilles floraux, de la graine et du pollen. Auparavant, voici le résumé des principaux critères utilisés dans les flores pour différencier l'*E. dodonaei* de l'*E. fleischeri*.

	E. dodonaei	*E. fleischeri*
Tige	simple, dressée, de 20 à 100 cm	basse, couchée-ascendante, rameuse, de 20 à 40 cm
Feuilles	aciculées, étroitement linéaires, entières généralement, 10-14 fois plus longues que larges	linéaires-lancéolées, à plus grande largeur dans la moitié inférieure, denticulées, relativement plus larges, vert gai, 8-14 fois plus longues que larges
Calice	rouge pâle, pourpre clair jusqu'à gris	purpurin à rouge brunâtre
Corolle	rose à rose pâle	rose, rarement blanchâtre ; pétales plus arrondis au sommet, généralement plus petits

Les caractères donnés dans les flores sont souvent peu précis et parfois contradictoires.

Bien que GEITH (1924) indique que les hybrides artificiels sont morphologiquement semblables dans les deux sens, une observation attentive permet de les distinguer, même si les différences sont faibles. En règle générale, l'hybride ressemble plus au parent femelle (hérédité matrocline due à l'hérédité plasmique). Nous avons toutefois trouvé un cas très net d'hérédité patrocline, qui fait exception à cette règle.

1. La feuille

Voici brièvement indiqués les principaux caractères foliaires qui distinguent l'*E. dodonaei* d'*E. fleischeri*. Nos observations sont basées sur les feuilles les mieux développées du milieu de la tige.

Chez l'*E. dodonaei*, les feuilles sont étroitement linéaires, longues de (3,0) 4,0-7,0 cm, présentant un rapport longueur/largeur situé entre 10 : 1 et 35 : 1 (SLAVIK 1974). Nous avons cependant mesuré des rapports 6 : 1, 7 : 1 et 8 : 1 chez un authentique *E. dodonaei* obtenu à partir de graines. Le limbe est d'un vert sombre, mat, à bords non enroulés vers la face inférieure (sauf parfois sur du matériel d'herbier), à peu près entiers, munis de quelques petites dents verruqueuses, se terminant en pointe par une glande excrétrice à mucilage rouge-noirâtre, qui peut éclater et donner un aspect desséché ou cassé à l'extrémité de la feuille. On trouve parfois quelques poches à mucilages dans le limbe. La face supérieure est munie de poils raides, sétiformes, courts (0,1 à 0,2 mm), appliqués, toujours présents sur la nervure médiane ou sur les bords.

Chez l'*E. fleischeri*, les feuilles sont moins linéaires, plus courtes, longues de (1,5) 2,0-4,0 (4,5) cm, avec un rapport longueur/largeur allant de 4 : 1 à 12 : 1 (SLAVIK 1974). Le limbe est plus épais, d'un vert clair, brillant, à bords souvent enroulés vers la face inférieure, à nombreuses dents verruqueuses, proéminentes, bien développées. Ce caractère peut s'affaiblir par la culture en plaine, mais nous avons trouvé des individus non denticulés à 1700 m au Catogne (VS). L'extrémité du limbe est arrondie, à glande excrétrice peu ou pas visible, dont l'excrétion prend l'aspect d'un très petit mucron. On trouve aussi des poches à mucilages. Les feuilles sont glabres, ou présentent de temps à autre, à la face inférieure, de petits poils courts (0,1 à 0,5 mm), fins, laineux, étoilés, ramifiés, qui se retrouvent parfois à la face supérieure, sur la nervure médiane ou dans son sillon.

Nous avons utilisé le critère du rapport longueur/largeur de SLAVIK *(op. cit.)* dans l'étude des hybrides artificiels (fig. 3 et 4) et naturels (fig. 5). Nous avons comparé les hybrides artificiels avec leurs parents véritables. Toutes les moyennes et les écarts-types sont résumés dans le tableau II.

Chez l'hybride *E. dodonaei* × *fleischeri*, les feuilles les plus grandes atteignent la taille de celles d'*E. dodonaei*, les plus courtes sont à peine plus grandes que celles d'*E. fleischeri*. On constate la situation intermédiaire de l'hybride pour la longueur des feuilles, 3,0-4,5 (5,2) cm,

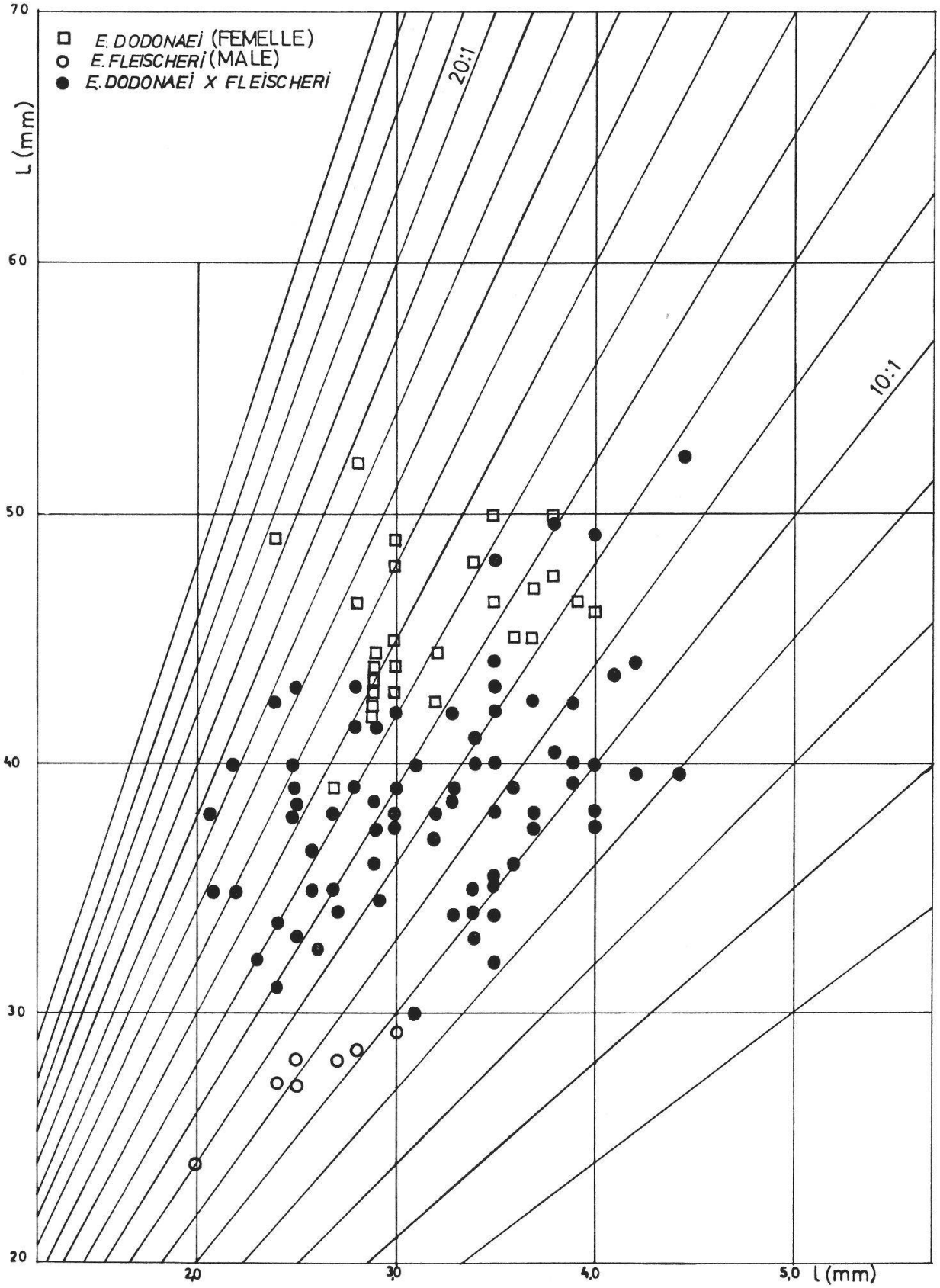

Fig. 3. Feuilles de l'hybride *E. dodonaei* × *fleischeri*. Représentation de la longueur (L) en fonction de la largeur (l).

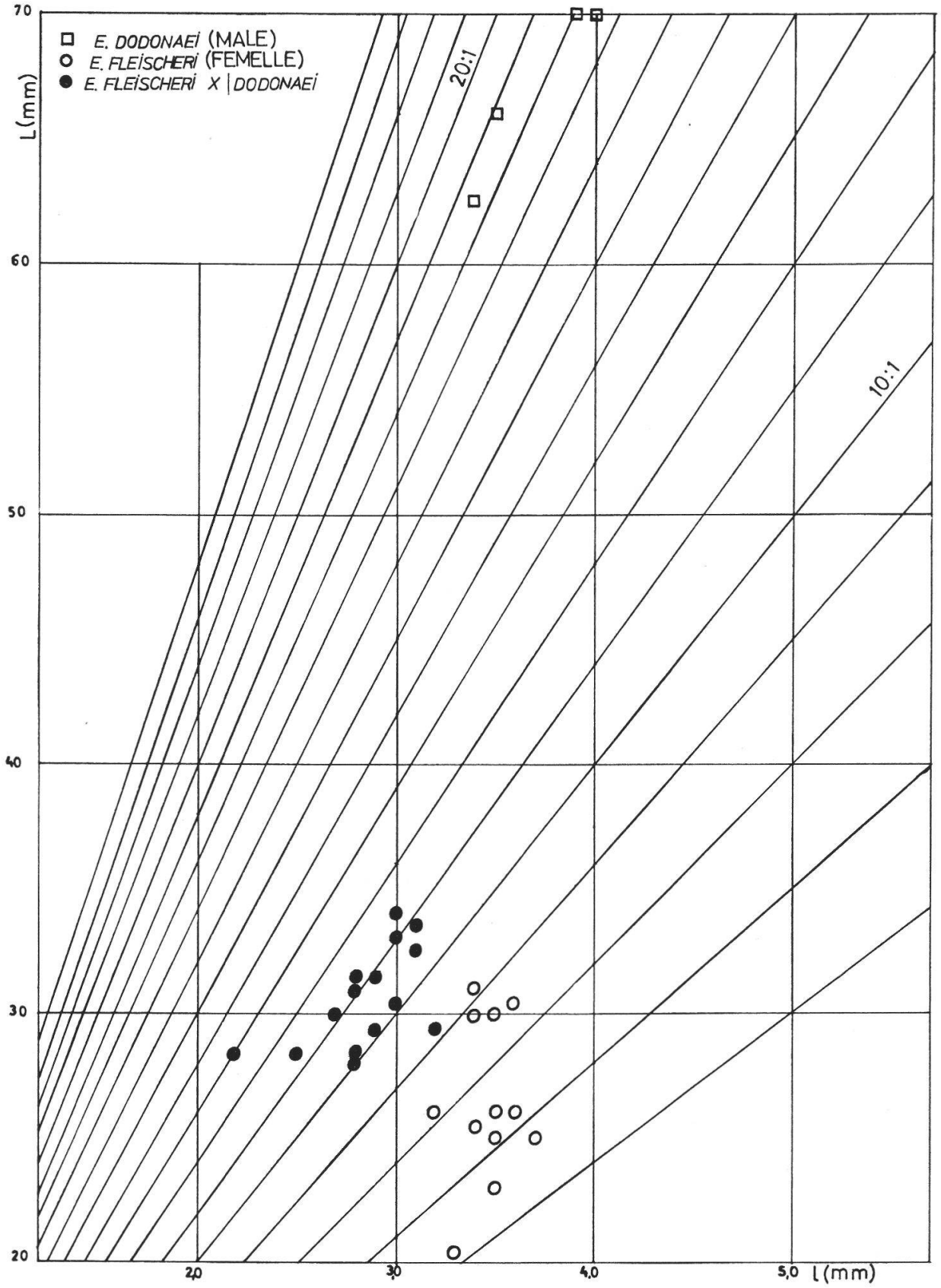

Fig. 4. Feuilles de l'hybride *E. fleischeri* × *dodonaei*. Représentation de la longueur (L) en fonction de la largeur (l).

avec une nette bande de chevauchement des mesures avec celles d'*E. dodonaei* (fig. 3). En comparant les moyennes des longueurs, on voit que la moyenne de l'hybride (38, 54 mm) est intermédiaire, mais plus proche de celle d'*E. dodonaei* (45, 86 mm) que de celle d'*E. fleischeri* (27,50 mm). Quant au rapport longueur/largeur, il varie de 8 : 1 à 19 : 1, et les deux tiers des valeurs sont situées dans le domaine séparant l'*E. dodonaei* d'*E. fleischeri* (10 : 1 à 12 : 1) d'après Slavik *(op. cit.)*. Le limbe est de couleur vert sombre, mat, de même consistance que chez l'*E. dodonaei*, à bords non repliés vers la face inférieure (sauf sur du matériel séché), munis de dents verruqueuses peu nombreuses, petites, mais proéminentes, à l'extrémité rouge-noirâtre, présentant parfois un aspect desséché, mais toujours *arrondie* ! (caractère d'*E. fleischeri*). La glande excrétrice peut être hypertrophiée. Ce caractère semble propre à l'hybride et se retrouve chez le réciproque. De nombreuses poches à mucilages donnent un aspect rouillé à la feuille, qui est généralement glabre ou munie de quelques poils raides, sétiformes, à la surface supérieure, le long du sillon et sur la nervure médiane, ou sur le bord de la feuille.

Chez l'hybride réciproque *E. fleischeri* × *dodonaei*, l'aspect général de la feuille et la taille ressemblent à ceux d'une feuille d'*E. fleischeri*. Ici, de même que précédemment, la longueur, 2,7-3,5 cm, et le rapport longueur/largeur sont intermédiaires entre ceux des parents, mais plus proches du parent femelle (fig. 4). Pratiquement toutes les valeurs des rapports L/l sont situées dans le domaine 9 : 1 à 12 : 1. Le limbe, d'un vert sombre légèrement brillant, possède la même consistance que chez l'*E. dodonaei*. Les bords, légèrement enroulés ventralement, sont munis de dents verruqueuses, grandes, proéminentes, plus nombreuses que chez l'hybride réciproque. L'extrémité de la feuille est parfois rouge-noirâtre, *en pointe* plus ou moins aiguë (caractère d'*E. dodonaei* !). La glande excrétrice peut être hypertrophiée. Poches à mucilages et pilosité comme chez l'hybride réciproque.

Chez les *hybrides naturels*, on observe une variabilité plus grande que chez les hybrides artificiels, avec toutes les transitions entre les types parentaux extrêmes. Les longueurs varient de 2,5-6,0 cm, mais le 70 % des mesures se situe entre 3,0 et 4,5 cm.

En résumé, les caractères foliaires (longueur, longueur/largeur, couleur, enroulement du bord du limbe, dentelure, extrémité et pilosité) sont importants pour faire la distinction entre l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri*. Les feuilles des hybrides artificiels ressemblent à celles de la mère pour l'aspect général, mais à celles du père pour la forme de l'extrémité.

Slavik *(op. cit.)* indique que le rapport longueur/largeur est significatif pour distinguer l'*E. dodonaei* d'*E. fleischeri* et il en fait un critère de détermination. Ce caractère peut être utilisé, pour autant que l'on soit sûr de ne pas avoir à faire à des individus hybrides ! Or, il est souvent difficile de différencier les intermédiaires dans la nature et encore davantage sur du matériel d'herbier. Une longueur plus ou moins intermédiaire des feuilles (entre 3,0 et 4,5 cm) permettrait de dépister d'éventuels hybrides.

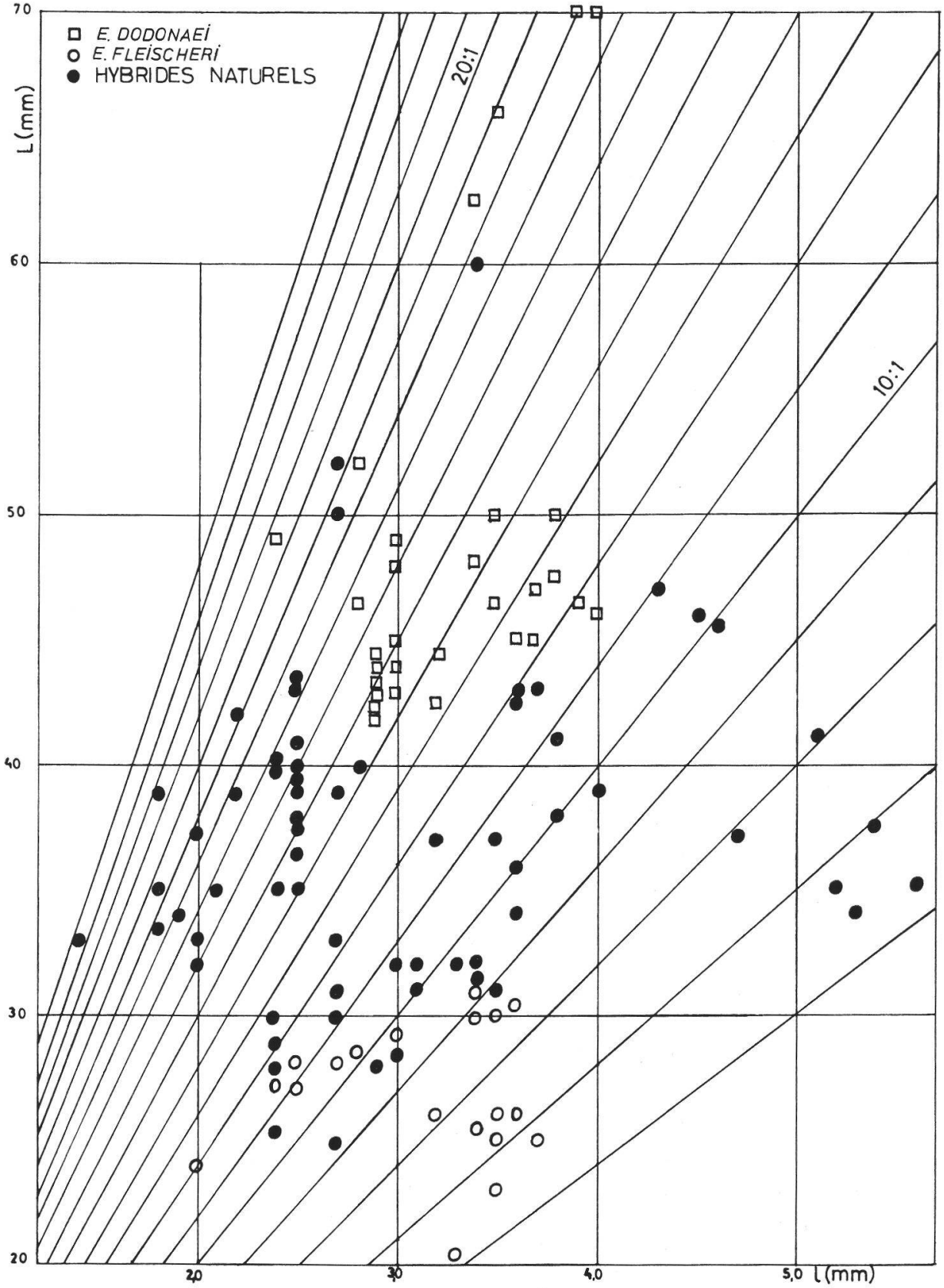

Fig. 5. Feuilles des hybrides naturels. Représentation de la longueur (L) en fonction de la largeur (l).

TABLEAU II

Moyennes et écarts-types des mesures de feuilles

	Ed	× Edf	Ef	Ef	× Efd	Ed	Ed	Ef	Hybr. nat.
Longueur (mm) $\bar{x}$:	45,86	38,54	27,50	26,75	30,82	67,13	47,8	26,98	36,90
s :	2,92	4,19	1,58	3,12	1,95	3,61	7,01	2,60	6,21
Largeur (mm) $\bar{x}$:	3,19	3,20	2,59	3,47	2,84	3,7	3,41	3,2	3,3
s :	0,41	0,57	0,31	0,13	0,23	0,29	0,66	0,51	0,96
Rapport L/l $\bar{x}$:	14,04	11,98	10,38	7,29	10,53	17,5	13,82	8,30	12,72
s :	1,95	2,32	0,92	0,91	0,72	0,58	2,6	1,79	3,94
Nombre de mesures	28	80	8	14	17	4	49	23	68
Nombre d'individus	7	12	1	2	4	1	12	3	14

Abréviations : $\bar{x}$: moyenne ; s : écart-type ; Ed : *E. dodonaei* ; Ef : *E. fleischeri* ; Edf : *E. dodonaei* × *fleischeri* ; Efd : *E. fleischeri* × *dodonaei.*

2. *Les verticilles floraux*

Au niveau des pièces florales, les différences entre l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri* sont très faibles et difficiles à mettre en évidence. Nous nous limiterons à comparer ici l'*E. dodonaei*, l'*E. fleischeri* et les hybrides artificiels.

a) *La corolle*

Chez l'*E. dodonaei*, les pétales, d'un rose franc, sont généralement elliptiques, parfois obovales, atténués en coin à la base, en moyenne plus grands que ceux d'*E. fleischeri*, du moins sur notre matériel. Pour toutes les mesures, voir le tableau III.

TABLEAU III

Mesures des pétales

	E. dodonaei	*E. fleischeri*	*E. dod.* × *fleis.*	*E. fleis.* × *dod.*	Hybr. nat.
Longueur (mm) :	10,1-19,4	11,1-17,5	13,6-20,2	12,0-17,5	9,6-17,8
$\bar{x}$:	15,31	13,89	16,72	15,58	13,88
s :	2,0	1,70	2,27	1,43	2,62
Largeur (mm) :	5,0-8,3	3,2-9,3	3,84-8,48	5,45-7,85	2,9-10,4
$\bar{x}$:	6,29	6,5	6,76	6,68	5,9
s :	0,96	1,39	1,01	0,55	1,72
Rapport L/l :	3,12-5,48	3,4-6,24	2,1-5,5	3,1-4,29	2,69-5,29
$\bar{x}$:	4,0	3,57	4,02	3,66	3,90
s :	0,77	0,82	0,40	0,34	0,66
Nombre de mesures	111	98	117	51	42
Nombre de fleurs	30	27	30	13	11
Nombre d'individus	13	14	17	8	10

Chez l'*E. fleischeri*, les pétales sont plus clairs, d'un rose pâle, elliptiques, obovales, au sommet plus ou moins arrondis, non atténués en coin à la base, relativement plus larges.

Chez l'*E. dodonaei* × *fleischeri*, les pétales ressemblent à ceux d'*E. dodonaei*, mais sont légèrement plus grands (hétérosis) et aussi plus minces et d'un rose un peu moins foncé.

Chez l'*E. fleischeri* × *dodonaei*, les pétales sont plus proches de ceux d'*E. fleischeri*, mais sont un peu plus grands. La couleur est identique à celle de l'hybride réciproque. Un individu a produit deux fleurs sur le type trois, parfaitement régulières.

b) *Le calice*

Il n'y a pas de différences morphologiques évidentes entre les sépales des différents taxons. Pour les mesures, voir le tableau IV.

Chez l'*E. dodonaei*, l'intensité de la coloration des sépales est fonction de la coloration des pétales. Cette coloration est pratiquement identique chez l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri*. Comme les pétales d'*E. fleischeri* sont plus clairs que ceux d'*E. dodonaei*, le contraste est ainsi beaucoup plus marqué avec les sépales. Le critère de la différence de coloration entre pétales et sépales est valable, mais il faut faire attention à ne pas utiliser seulement la couleur des sépales, comme le fait Rouet (1950), pour classer et différencier des échantillons. Chez les hybrides artificiels, les sépales présentent la même coloration que les pétales. Le rapport de la moyenne des longueurs des sépales/la moyenne des longueurs des pétales est pratiquement identique chez l'*E. dodonaei*, l'*E. fleischeri*, l'*E. dodonaei* × *fleischeri* et les hybrides naturels. Il est légèrement plus faible chez l'*E. fleischeri* × *dodonaei*.

TABLEAU IV

Mesures des sépales

	E. dodonaei	*E. fleischeri*	*E. dod.* × *fleis.*	*E. fleis.* × *dod.*	Hybr. nat.
Longueur (mm) :	9,6-13,8	8,8-14,9	11,7-16,8	5,4-14,6	9,3-14,6
$\bar{x}$:	12,51	11,25	13,74	11,65	11,66
s :	1,01	1,35	1,19	2,37	1,48
Largeur (mm) :	1,76-2,88	1,3-3,0	1,4-3,2	1,3-2,6	1,4-4,6
$\bar{x}$:	2,38	2,11	2,29	2,18	2,08
s :	0,73	0,39	0,41	1,24	0,49
$\bar{x}$Lsép/$\bar{x}$Lpét	0,82	0,81	0,82	0,76	0,84
Nombre de mesures	113	103	117	49	44
Nombre de fleurs	30	27	30	13	11
Nombre d'individus	13	14	17	8	10

$\bar{x}$Lsép/$\bar{x}$Lpét : rapport de la moyenne des longueurs des sépales/la moyenne des longueurs des pétales.

c) *Le gynécée*

Les caractères du style sont importants, car ils sont déterminants et constants. Ils permettent de différencier à coup sûr chaque taxon.

Chez l'*E. dodonaei*, le style est *droit* à l'ouverture de la fleur (fig. 6) ou à peine courbé. Il va s'allonger et se courber par la suite (fig. 7). La base du style est couverte de poils blancs sur le quart ou le tiers inférieur de la longueur.

Chez l'*E. fleischeri*, le style est *courbé* à l'ouverture de la fleur (fig. 8). Il s'allongera à peine et restera courbé (fig. 9). La base est couverte de poils blancs sur le tiers à la moitié de la longueur, parfois plus.

Chez l'*E. dodonaei* × *fleischeri*, le style est *courbé* et souvent *contourné* à l'ouverture de la fleur (fig. 10). Il se redresse ensuite. Les lobes du stigmate arrivent entre les étamines courtes et les étamines longues (fig. 11). La pilosité de la base est semblable à celle d'*E. dodonaei*, mais parfois elle est nulle.

Chez l'*E. fleischeri* × *dodonaei*, le style est courbé, comme chez l'*E. fleischeri*, à l'anthèse (fig. 12). Il n'est jamais contourné. Il se redresse ensuite pour prendre la même position que chez l'hybride réciproque (fig. 13). Il est un peu plus court, le stigmate arrivant juste en dessous des étamines les plus courtes. La pilosité de la base est variable, mais jamais aussi prononcée que chez l'*E. fleischeri*. Elle couvre généralement le tiers, parfois moins, ou alors au contraire, on trouve quelques rares poils qui arrivent jusqu'à la moitié.

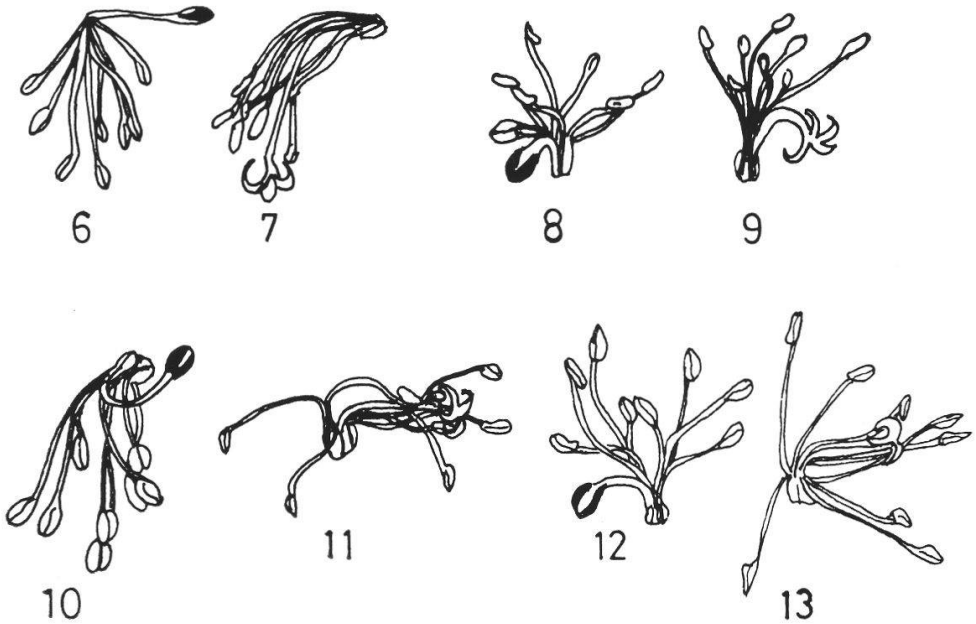

Fig. 6. *E. dodonaei*, ouverture de la fleur.
Fig. 7. *E. dodonaei*, ouverture du stigmate.
Fig. 8. *E. fleischeri*, ouverture de la fleur.
Fig. 9. *E. fleischeri*, ouverture du stigmate.
Fig. 10. *E. dodonaei* × *fleischeri*, ouverture de la fleur.
Fig. 11. *E. dodonaei* × *fleischeri*, ouverture du stigmate.
Fig. 12. *E. fleischeri* × *dodonaei*, ouverture de la fleur.
Fig. 13. *E. fleischeri* × *dodonaei*, ouverture du stigmate.

d) *L'androcée*

Les huit étamines de cette fleur obdiplostémone sont disposées sur deux verticilles, dont l'un de longues et l'autre de courtes. La différence entre les étamines longues et les courtes est variable. La longueur des filets n'est pas identique non plus pour un même verticille. Les fleurs sont nettement protandres, mais présentent un dispositif particulier tendant à un retour vers l'autogamie. Ce dispositif est différent suivant les taxons, ce qui permet de les différencier.

Chez l'*E. dodonaei*, les étamines sont généralement toutes déjetées du même côté à l'anthèse (fig. 6), puis elles vont converger totalement vers le style qu'elles entourent (fig. 7).

Chez l'*E. fleischeri*, les étamines, plus courtes que chez l'*E. dodonaei*, sont plus ou moins déjetées du même côté (fig. 8) à l'ouverture de la fleur, et convergent rarement vers le style. En tous les cas, elles restent au-dessus du stigmate (fig. 9). L'autogamie est possible ici par le fait que parfois les étamines et le stigmate s'ouvrent dans le bouton.

Chez l'*E. dodonaei* × *fleischeri*, les étamines sont déjetées du même côté à l'anthèse (fig. 10), comme chez l'*E. dodonaei*, et elles vont converger vers le style qu'elles entourent (fig. 11). La convergence ne se passe pas toujours ou n'est souvent pas complète, mais l'autogamie est quand même possible.

Chez l'*E. fleischeri* × *dodonaei*, les étamines sont plus courtes que chez l'hybride réciproque et ne convergent jamais, bien qu'elles soient souvent déjetées du même côté. Ici, la protandrie est presque nulle, le stigmate s'ouvrant souvent en même temps que les anthères, ce qui rend l'autogamie possible.

3. *La floraison*

Dans des conditions naturelles identiques, l'*E. fleischeri* est plus précoce que l'*E. dodonaei*. Les hybrides ont une floraison intermédiaire.

4. *La graine*

Chez l'*E. dodonaei*, les graines (fig. 14) sont largement obovoïdes et droites en vue frontale. L'aigrette est située sur une sorte de crête au sommet de la graine. La surface de la testa est ornementée de papilles verruqueuses, bien visibles aux extrémités, surtout distale, où elles sont plus allongées qu'ailleurs. Pour les mesures de la taille, voir le tableau V.

Chez l'*E. fleischeri*, les graines (fig. 15) sont plus petites et de forme un peu différente. Elles sont obovoïdes, brusquement atténuées en pointe, arquées en vue frontale. L'aigrette est placée sur une sorte de « cou », excroissance de la chalaze, et non pas sur une crête. Les papilles ornementant la testa, plus petites que chez l'*E. dodonaei*, ne sont pas plus allongées à l'extrémité distale qu'ailleurs.

Concernant les hybrides artificiels, nous avons observé les graines issues de l'autofécondation de la F_1.

Chez l'*E. dodonaei* × *fleischeri*, les graines (fig. 16) ressemblent à celles d'*E. dodonaei*, mais en diffèrent par une taille plus petite, par la présence d'une petite excroissance et non pas d'une crête. Elles sont légèrement arquées en vue frontale. Les papilles de l'extrémité distale sont de taille intermédiaire entre celles d'*E. dodonaei* et d'*E. fleischeri*.

Chez l'*E. fleischeri* × *dodonaei*, les graines (fig. 17) diffèrent de celles d'*E. fleischeri* par une taille plus grande. Elles sont relativement moins arquées en vue frontale. L'excroissance qui coiffe le sommet est moins grande. Les papilles ornementant la testa semblent identiques à celles de l'hybride réciproque.

Les graines issues directement du croisement *E. dodonaei* × *E. fleischeri* sont semblables à celles d'*E. dodonaei*. Celles provenant du croisement inverse ressemblent à celles d'*E. fleischeri*.

Les graines résultant du back-cross des hybrides avec l'*E. fleischeri* sont aussi identiques à celles obtenues par autofécondation.

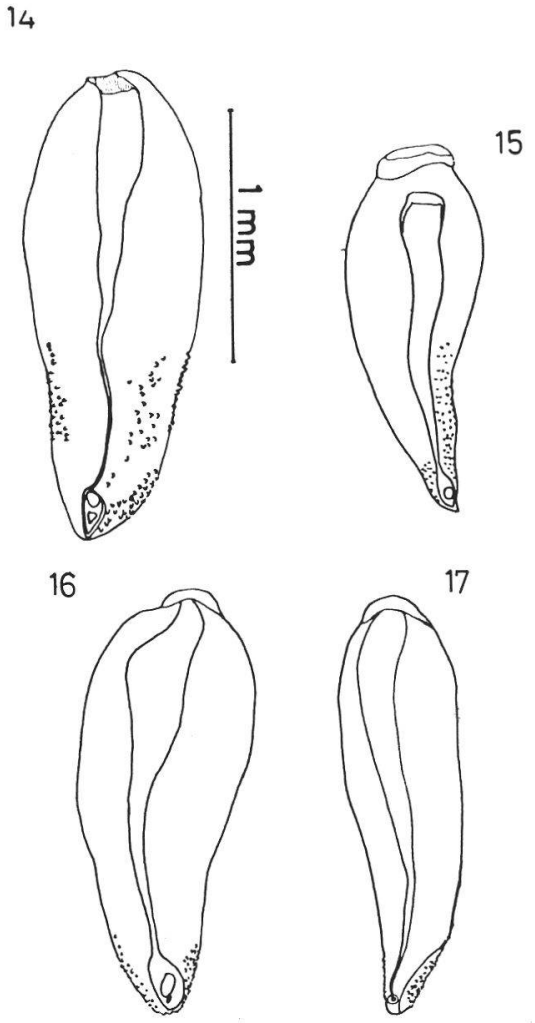

Fig. 14. *E. dodonaei.*
Fig. 15. *E. fleischeri.*
Fig. 16. *E. dodonaei* × *fleischeri.*
Fig. 17. *E. fleischeri* × *dodonaei.*

TABLEAU V

Mesures de la taille des graines

	Ed	Ef	Edf	Efd	Ed × Ef	Ef × Ed
Longueur (mm) :	1,27-1,71	1,04-1,36	1,06-1,48	1,15-1,53	1,32-1,61	0,93-1,45
$\bar{x}$:	1,48	1,21	1,29	1,34	1,46	1,15
s :	0,11	0,09	0,11	0,10	0,07	0,14
Nombre de mesures	40	40	40	40	40	40
Nombre d'individus	2	3	3	2	2	2

5. *Le pollen*

Les grains de pollen des espèces de la section *Chamaenerion* possèdent les caractéristiques générales du pollen des Onagracées, dont les deux principales sont la présence de filaments de viscine, de nature sporo-pollénique (résistance à l'acétolyse), attachés à la surface de l'exine et partant de la face proximale, et l'absence de tétrades. Ce dernier caractère, avec d'autres, séparent nettement les espèces de la section *Chamaenerion* de la section *Lysimachion*, dont les grains de pollen restent groupés en tétrade, et certains auteurs ont voulu voir là des arguments pour créer un nouveau genre (*Chamaerion*, Holub 1972). Toutefois, la structure générale de l'exine et des filaments de viscine appartiennent au même type (Ting 1966, Skvarla et *al.* 1976, 1978).

Le pollen diffère remarquablement entre les deux taxons *E. dodonaei et E. fleischeri* quant à la couleur à l'état frais, la forme du grain et l'ornementation de l'ectexine.

Chez l'*E. dodonaei*, le pollen frais est gris-vert clair à gris-vert foncé (le plus souvent), ou gris-bleu. Ce caractère de la couleur n'est pas utilisé comme critère systématique, bien qu'il soit un élément distinctif entre l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri*. On observe parfois, de même que chez l'*E. fleischeri*, du pollen de couleur jaune, qui est généralement stérile.

Le pourtour de la section équatoriale est un triangle équilatéral, dont les côtés sont droits, et les apertures ne sont pas ou seulement très peu protubérantes. L'ectexine, épaisse de 2 à 2,5 μ, est granulée. Elle comporte de nombreuses petites bosses, bien visibles au microscope optique. L'endexine est aussi épaisse que l'ectexine. Elle est renforcée au niveau de l'aperture, où elle forme une sorte de bourrelet. Le haut des parois de l'aperture est dépourvu d'endexine (voir pl. III, fig. 18). Pour les mesures de la taille et de l'aperture, voir tableau VI.

Le pollen est caractérisé par la présence régulière d'un faible pourcentage de grains biporés, fertiles (fig. 22, tableau VII). On peut aussi trouver des grains monoporés fertiles.

Chez l'*E. fleischeri*, le pollen frais est gris clair à rose (le plus souvent) ou gris rougeâtre.

Le pourtour de la section équatoriale est triangulaire, mais les faces sont bombées et les apertures sont nettement protubérantes. L'ectexine est plus mince que chez l'*E. dodonaei* et mesure environ 1,5 μ. Elle est donc plus fragile et pour cette raison, les grains sont souvent déchirés après l'acétolyse. La surface du grain apparaît lisse ou très finement ponctuée. L'endexine possède les mêmes caractéristiques que chez l'*E. dodonaei* (fig. 19).

Le pollen est caractérisé par la présence régulière d'un faible pourcentage de grains quadriporés (fig. 23), fertiles, et parfois de grains pentaporés, fertiles également. On peut aussi trouver quelques grains mono- et biporés (tableau VII).

TABLEAU VI

Mesures du pollen [1]

	E. dodonaei	*E. fleischeri*	*E. dod.* × *fleis.*	*E. fleis.* × *dod.*
Acétolyse :	71,4-89,0	64,6-81,6	64,6-91,8	68,0-91,8
$\bar{x}$:	76,16	76,8	77,91	78,37
s :	4,29	4,6	5,61	5,1
Nombre de mesures	20	20	90	20
Hrishi-Müntzing :	71,4-92,4	71,4-85,0	81,6-85,0	78,2-115,6
$\bar{x}$:	81,43	79,9	83,64	91,69
s :	7,52	5,1	1,7	7,14
Nombre de mesures	20	10	10	30
Apertures (acétolyse) :	8,4-14,0	7,0-13,3	5,6-10,5	6,3-9,8
$\bar{x}$:	9,66	9,84	7,79	8,09
s :	1,4	1,96	1,26	0,91
Nombre de mesures	20	20	30	20

[1] Les mesures présentées ne sont pas statistiquement valables et doivent être considérées à titre indicatif.

TABLEAU VII

*Présence de grains de pollen mono-, bi-, quadriporés chez l'*E. dodonaei

Provenance	Echantillon	Monoporés	Biporés	Quadriporés
Couloir de la Monnaie, Catogne (VS)	14, 15	—	env. 1%	—
Derborence (VS)	16	—	env. 2%	—
Grimisuat (VS)	17	—	env. 2%	+
Bayes de Clarens (France)	32	—	env. 2%	—
Montségur, Drôme (France)	33	—	env. 2%	—
Martigues, Bouches-du-Rhône (France)	34	—	—	—
Steinbrücken bei Baden (Autriche)	35	—	env. 5%	—
Tête-Plumée, Neuchâtel	50	+	10%	—
Hauterive (NE)	51	—	env. 1%	—

+ : un ou deux grains observés, nettement inférieur à 1%.

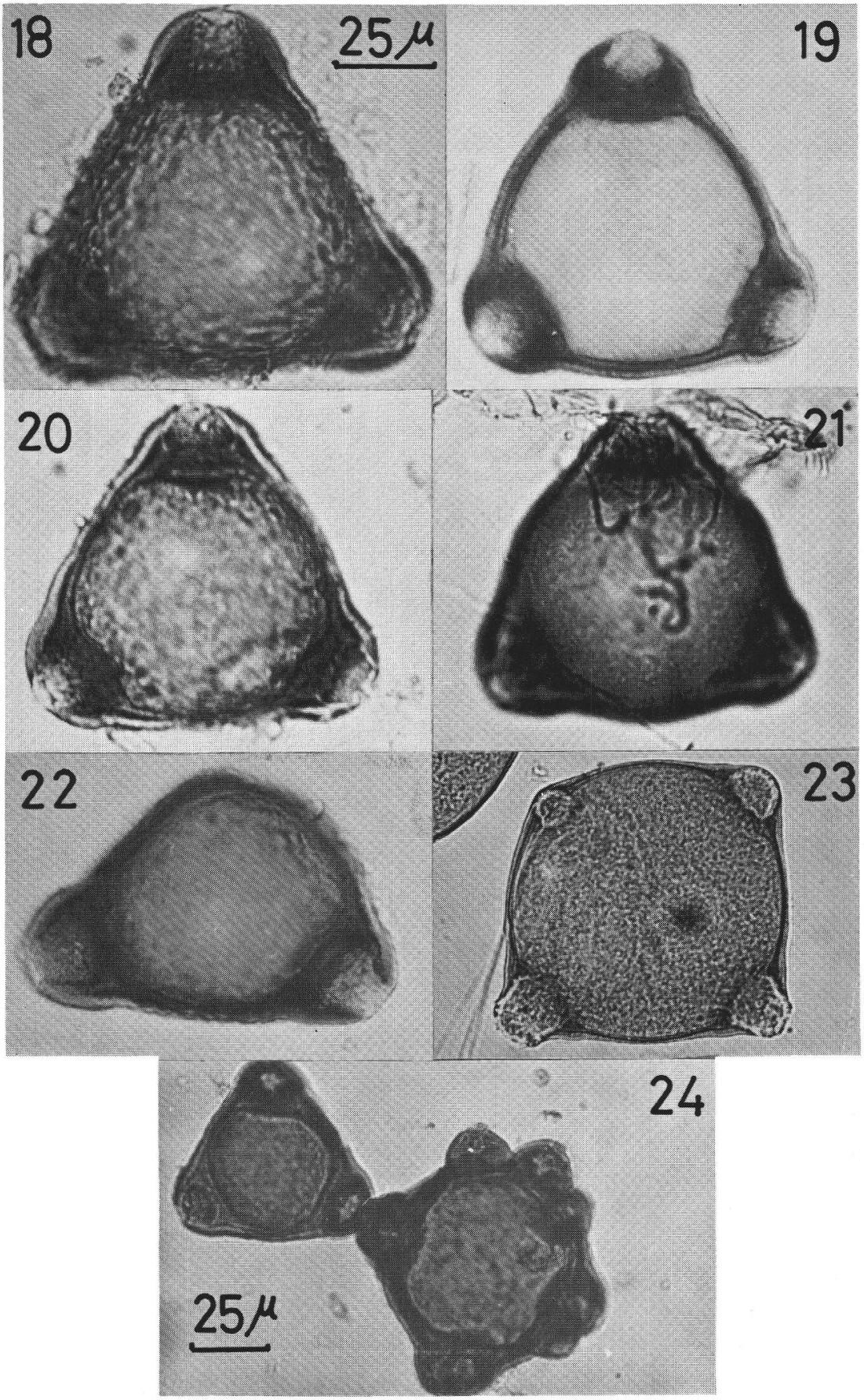

Fig. 18. *E. dodonaei*, Tête-Plumée, Neuchâtel, acétolyse, vue équatoriale.
Fig. 19. *E. fleischeri*, Jardin botanique Neuchâtel, acétolyse, vue équatoriale.
Fig. 20. *E. dodonaei* × *fleischeri*, (78-1047$_1$), acétolyse, vue équatoriale.
Fig. 21. *E. fleischeri* × *dodonaei*, (78-1052$_1$), acétolyse, vue équatoriale.
Fig. 22. *E. dodonaei*, Tête-Plumée Neuchâtel, grain biporé, acétolyse.
Fig. 23. *E. fleischeri*, Jardin botanique Neuchâtel, grain quadriporé, Hrishi-Müntzing.
Fig. 24. Hybride naturel, route du Sanetsch (VS), grains triporé et heptaporé stériles, Hrishi-Müntzing.
Les figures 19-22 sont à l'échelle de la figure 18. La figure 23 est à l'échelle de la figure 24.

Chez l'*E. dodonaei* × *fleischeri*, le pollen frais est d'un gris-vert à gris-bleu, aux tons plus pâles, moins foncés, que chez l'*E. dodonaei*. Il présente un aspect tout à fait *normal*, *régulier* et un *pourcentage élevé de fertilité* (90-98 %), identique à celui des parents. La fertilité se remarque aussi dans le succès des back-crossing. Tous les grains sont semblables. L'aspect général est proche de celui d'*E. dodonaei* (fig. 20). Le pourtour de la section équatoriale est triangulaire et les côtés sont nettement bombés. Les apertures sont proéminentes et possèdent une ouverture plus petite que chez les parents. L'ectexine est granulée, bosselée, mais d'une façon moins prononcée que chez l'*E. dodonaei*. Son épaisseur est identique à celle de ce dernier. L'endexine présente les mêmes caractéristiques que chez les parents et que chez l'hybride réciproque.

On trouve parfois des grains biporés, mais dans un pourcentage et une fréquence d'apparition beaucoup plus faible que chez l'*E. dodonaei*. Nous avons relevé une fois la présence d'un grain quadriporé.

Chez l'*E. fleischeri* × *dodonaei*, le pollen frais montre la même coloration que chez l'hybride réciproque.

De même que dans le cas précédent, le pollen est tout à fait normal et possède un degré élevé, identique, de fertilité. Tous les grains sont semblables. L'aspect général est intermédiaire entre celui des parents, mais il est plus proche de celui d'*E. fleischeri* (fig. 21). Le pourtour de la section équatoriale est triangulaire. Les côtés sont bombés, mais moins que chez l'*E. fleischeri*. Les apertures sont légèrement proéminentes et leur ouverture est aussi plus petite que chez les parents. L'ectexine est

TABLEAU VIII

*Présence de grains de pollen mono-, bi-, quadri-, pentaporés chez l'*E. fleischeri

Provenance	Echantillon	Monoporés	Biporés	Quadriporés	Pentaporés
Jardin botanique Neuchâtel	4	—	+	env. 1%	—
Trient (VS)	6	—	—	env. 2%	—
Derborence (VS)	12	—	—	env. 1%	—
Lens (VS)	13	—	—	env. 7%	—
Couloir de la Monnaie, Catogne (VS)	18	—	—	env. 1%	—
Route Orsières-Champex (VS)	19	—	—	env. 2%	+
Jardin alpin, Champex (VS)	20	—	—	—	—
Maloja (GR)	21	—	—	env. 1%	—
Glacier du Rhône (VS)	22	—	—	env. 20%	—
Alpes de Savoie (France)	30	—	—	—	—
Alpes de Bormio (Italie)	31	—	—	env. 5%	+
V. di Genova (Italie)	36	—	—	env. 8%	+
Alpes de Bavière (Allemagne)	37	+	+	env. 2%	—

+ : un ou deux grains observés, nettement inférieur à 1%.

finement granulée, d'une façon plus prononcée que chez l'*E. fleischeri*, et elle est plus épaisse que chez ce dernier.

De même que chez l'*E. dodonaei* × *fleischeri*, on trouve quelques grains biporés, mais dans un pourcentage et une fréquence d'apparition aussi beaucoup plus faibles que chez l'*E. dodonaei*.

Chez les hybrides naturels, la couleur du pollen est variable et peut présenter tous les types. En général, le pollen est normal et régulier. On note la présence de grains biporés en faible pourcentage (moins de 1 %). Chez deux individus, caractérisés par de forts pourcentages de stérilité du pollen (40 % et 60 %), on trouve des grains bi-, tri-, quadri-, penta-, octoporés fertiles et des grains heptaporés stériles (fig. 24). Ces deux individus appartenaient à la même population.

L'étude du pollen des parents et des hybrides artificiels nous a permis de mettre en évidence l'influence prédominante du parent femelle sur le parent mâle dans la transmission des caractères concernant l'ornementation de l'exine et la forme du grain. En outre, nous avons mis en évidence le contrôle sporophytique (diploïde) de ces caractères, puisque tous les grains ont toujours un aspect identique et homogène dans le même sens de croisement.

La différence morphologique entre les grains d'*E. dodonaei* et d'*E. fleischeri*, qui sont des taxons très proches l'un de l'autre, n'est pas exceptionnelle. On trouve un phénomène un peu semblable chez les *Linum* du groupe *perenne* (Ockendon 1968 et 1971), où Küpfer (1974) a trouvé des pollens différents chez le subsp. *alpinum* et le subsp. *montanum*, en dépit de l'identité du nombre chromosomique (4 *x*) observée par lui dans ces populations.

La pollinisation est entomogame (Hyménoptères). Les filaments de viscine sont une adaptation à ce mode, car ils permettent au pollen de rester en une seule masse, qui s'accroche et se colle aux poils des insectes attirés par le nectar sécrété à la base des pièces florales. Grâce à ces filaments, les fourmis, malgré leur petite taille, pourraient jouer un rôle non négligeable dans la pollinisation.

V. Écologie

L'*E. dodonaei* possède une écologie assez stricte et se rencontre principalement dans trois biotopes naturels qui sont : *a)* les éboulis calcaires chauds avec du matériel fin, mais où le matériel grossier peut être abondant, *b)* les rives graveleuses des rivières de plaine, en dessus de la zone d'inondation, et *c)* dans une moindre mesure, les fentes et fissures des parois et des dalles de certaines roches calcaires (calcaires schisteux et marno-calcaires). Il colonise aussi facilement les milieux secondaires ressemblant aux milieux primaires (gravières, murs, parois de rocher en bordure de route et dans les carrières, les remblais des talus des voies ferrées, des routes, des digues). C'est donc une espèce pionnière, qui est caractérisée par sa préférence pour les sols neutres à calcaire. Ainsi, on ne

TABLEAU IX

	STIPETUM CALAMAGROSTIS							EPILOBIETETUM FLEISCHERI	
Relevé No	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Altitude (m)	965	1030	980	670	720	710	760	1270	1240
Exposition	SSE	SSE	SSE	SSE	NNE	NNE	W	WSW	WSW
Pente (°)	40	45	40	40	45	45	55	45	45
Recouvrement (%)	35	5	10	35	30	15	5	25	40
Surface (m^2)	100	10	40	150	100	30	200	80	50
Nombre d'espèces	23	12	18	17	30	23	33	15	2
Espèces caractérisitiques et différentielles d'association et d'alliance (Stipetum, Stipion calamagrostis)									
C Stipa calamagrostis	2.3	+	1.2	1.2	1.2	+	+.2	.	.
C Epilobium dodonaei	1.1	+	+	2.2	1.2	+	1.1	.	.
C Epilobium dodonaei x fleischeri	.	.	+	.	1.2	+	1.1	.	.
C Rumex scutatus	1.1	.	.	+	+	+	.	.	.
C Satureja mollis (Jord.) Briquet	1.1	+	+	.	.	.	.	.	.
C Galeopsis angustifolia	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.
d Leontodon hyoseroides	.	+	+	.	+	(+)	+	+	.
d Leontodon pseudocrispus	+	.	.	.	+	.	.	.	.
d Teucrium montanum	.	(+)	.	.	.	.	+	.	.
d Teucrium botrys	+	.	+	.	.	.	.	.	.
Espèces caractéristiques et différentielles d'ordre et de classe (Thlaspietalia, -etea)									
C Hieracium staticifolium	.	+	.	(+)	+	+	1.1	1.1	.
C Epilobium fleischeri	.	.	+	.	+	1.1	+	2.1	2.3
C Campanula cochleariifolia	.	.	.	.	1.1	+	.	(+)	.
C Geranium robertianum	+	.	.	.	.	+	.	.	.
C Galeopsis ladanum	+	.	.	.	.	.	.	.	.
C Trisetum distichophyllum	.	.	.	.	.	+	.	.	.
C Valeriana montana	.	.	.	.	.	.	+	.	.
C Gypsophila repens	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.
C Athamanta cretensis	.	.	.	.	.	.	.	+	.
C Adenostyles glabra	.	.	.	.	.	.	.	+	.
C Dryopteris robertiana	.	.	.	.	.	.	.	.	+
d Arrhenatherum elatius	+	.	.	.	+.2	+	.	.	.
Compagnes									
Sanguisorba minor	+	+	+	+	.	.	+	+	.
Prunus mahaleb	(+)	.	r°	.	+	+°	+	.	.
Epipactis atropurpurea	.	.	+	.	+	+	.	+	.
Lactuca perennis	+	+	+	.	.	.	+	.	.
Cornus sanguinea	(+)	+	.	.	.	.	+	.	.
Melica ciliata	1.2	.	+	.	.	.	.	.	.
Clematis vitalba	1.1	.	+	.	.	.	.	.	.
Teucrium chamaedrys	.	+	.	.	.	.	+	.	.
Sedum album	.	.	+	.	.	.	.	+	.
Rhamnus alpina	.	.	.	.	.	.	+	+°	.
Euphorbia cyparissias	.	+	.	.	.	.	.	+	.
Valeriana tripteris	.	.	.	.	1.1	.	.	+	.
Asplenium trichomanes	.	.	+	.	.	.	+	.	.
Hypericum perforatum	.	+	.	.	+	+	.	.	.
Pastinaca sativa ssp sativa	.	.	.	1.1	+	+	.	.	.
Solidago virgaurea	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Picea abies	.	.	.	.	+	.	+°	.	.
Carlina silvestris	(+)	.	+	.	.	.	.	.	.
Leontodon hispidus sstr.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Chrysanthemum adustum	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Galium pumilum	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Epilobium collinum	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Rubus idaeus	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Anthyllis vulneraria	.	.	.	.	+°	.	1.1	.	.
Erucastrum nasturtiifolium	.	.	.	.	+	.	+	.	.
Sesleria coerulea	.	.	.	.	(+)	.	+	.	.
Calamagrostis varia	.	.	.	.	.	.	+.2°	+.2°	.
Acer pseudoplatanus	.	.	.	.	.	.	+	+	.
Accidentelles	7	0	2	10	5	2	11	1	0

Accidentelles ne figurant pas au tableau

No 1: Lotus corniculatus, Galium cinereum, Sedum mite, Verbascum sp, Rosa sp, Echium vulgare, laserpitium latifolium. No 3: Taraxacum palustre, Lolium sp. No 4: Artemisia campestris, Daucus carota, Campanula rapunculus, Galium lucidum sstr. Sedum montanum, Thymus pulegioides, Hippocrepis comosa, Saponaria ocymoides, Festuca ovina ssp ovina var robusta, Lathyrus silvester. No 5: Alnus viride, Salix caprea, Larix decidua, Carduus defloratus, Epilobium angustifolium. No 6: Fragaria vesca, Pimpinella major. No 7: Pinus silvestris, Tussilago farfara, Populus alba, Corylus avellana, Salix triandra, Galium mollugo sstr. Eupatorium cannabinum, Chrysanthemum leucanthemum, Asperula aristata, Saxifraga aizoides, Saxifraga sp. No 8: Kernera saxatilis.

Localisation des relevés

No 1-3: Pomeyron (590/123), no 4: Les Valettes (571/103), no 5-6: Catogne (575/103) no 7: Route du Sanetsch (590/123), no 8-9: Route de Derborence (585/123)

le rencontre pas sur roche-mère siliceuse. Il peut croître dans de telles régions, dans des endroits particuliers, isolés de la roche-mère, le plus souvent par des dépôts morainiques.

D'après MEUSEL et *al.* (1978), c'est une espèce subméditerranéenne-montagnarde dans le domaine alpien et démontagnarde dans le domaine carpathique. Le côté thermophile d'*E. dodonaei* ressort bien dans sa distribution altitudinale en Valais, où l'on constate qu'il est fréquemment lié aux forêts de pins silvestres de l'Ononido-Pinion (étage montagnard inférieur et moyen essentiellement). Il peut s'élever de 100 à 200 mètres au-dessus de ces dernières, isolément, dans des endroits favorables. La limite supérieure maximale observée sur le terrain est actuellement 1560 m pour le Valais, ce qui dépasse la limite présumée de 1400 m indiquée par BECHERER (1956).

Du point de vue phytosociologique, deux associations des bords de rivière portent le nom de ce taxon. Il s'agit de l'Epilobio-Scrophularietum caninae W. Koch et Br.-Bl. et de l'Epilobio dodonaei-Melilotetum albi Slavik. D'après JENNY-LIPS (1930), c'est une espèce caractéristique de l'alliance du Stipion calamagrostis, ce que nous avons pu vérifier nous-mêmes (tableau IX). BRAUN-BLANQUET (1948) en fait une espèce caractéristique de la classe des *Thlaspeetea*, ce que nous trouvons inexact, l'amplitude écologique d'*E. dodonaei* étant trop limitée. Pour OBERDORFER (1957, 1977), c'est une espèce caractéristique de l'ordre des *Epilobietalia fleischeri*.

L'*E. fleischeri* présente, de même qu'*E. dodonaei*, une écologie uniforme, semblable à celle de ce dernier, mais en altitude. On le rencontre le long des graviers des torrents et sur les moraines de l'étage subalpin et alpin. C'est donc une espèce subalpine, à distribution ouest et centre alpienne (MEUSEL et *al.* 1978).

L'*E. fleischeri* se rencontre encore assez souvent à l'étage montagnard, dans les mêmes milieux qu'*E. dodonaei*, et dans les mêmes stations, où l'on trouve alors les intermédiaires naturels. Il peut ainsi former des colonies importantes dans les éboulis calcaires fins et chauds de l'étage montagnard moyen et supérieur, par exemple dans la région de Derborence (relevés 8, 9, tableau IX). L'*E. fleischeri* a une écologie plus stricte qu'on ne le pense généralement. Les milieux dans lesquels on le trouve, même dans les régions totalement siliceuses, contiennent toujours une certaine quantité de carbonates ou possèdent du moins un pH neutre, au niveau des racines d'*E. fleischeri* (25 à 35 cm), ainsi qu'en témoignent, par exemple, les mesures de Mlle Flury (Institut de géologie, Neuchâtel, communication orale) sur les moraines du glacier d'Aletsch.

Du point de vue phytosociologique, l'*E. fleischeri* est une espèce caractéristique de l'alliance de l'Epilobion fleischeri et de l'association de l'Epilobietetum fleischeri Br.-Bl. 1923.

Les deux taxons sont donc des vicariants altitudinaux. D'après MEUSEL et *al.* *(op. cit.)*, la répartition altitudinale différente serait due à la température, à côté de l'influence océanique. Il y a dans le genre

Epilobium plusieurs paires d'espèces obéissant à cette loi. Les zones de contact sont pratiquement nulles dans la partie orientale du domaine commun aux deux taxons, où l'*E. fleischeri* est cantonné à l'étage subalpin et alpin. Dans la partie méridionale des aires de distribution, les répartitions altitudinales se chevauchent plus largement.

Conclusion

La facilité d'obtenir des hybrides artificiels, leur méiose régulière, la fertilité de leur pollen, les cas fréquents d'intermédiaires naturels, en regard de la difficulté d'obtenir des hybrides interspécifiques dans l'ensemble de la section *Chamaenerion* et les exigences écologiques semblables d'*E. dodonaei* et d'*E. fleischeri* font penser à une relation étroite entre les deux taxons. En outre, les différences morphologiques, bien que remarquables, sont souvent faibles et présentent toujours un domaine de chevauchement plus ou moins important. Tout ceci caractérise bien ce qu'on peut attendre de deux sous-espèces.

Nous proposons donc de réintégrer l'*E. fleischeri* au rang de sous-espèce d'*E. dodonaei* avec la nomenclature suivante, selon Schinz et Thellung :

Epilobium dodonaei Villars ssp. *dodonaei* pour l'actuel *E. dodonaei* Vill., et

Epilobium dodonaei Villars ssp. *fleischeri* (Hochstetter) Schinz et Thellung pour l'*E. fleischeri* Hochst. actuel.

Remerciements

De nombreuses personnes ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail. Qu'il nous soit permis de les remercier ici et en particulier MM. C. Favarger, P. Correvon, P. Küpfer et J.-L. Richard, ainsi que tous les membres du Laboratoire de phanérogamie et biosystématique de l'Institut de botanique de l'Université de Neuchâtel, Mme Moret de l'Institut de mathématique de l'Université, MM. G. Perraudin, A. Reist et Ch. Rey de la Station fédérale de Recherches agricoles, Centre des Fougères à Conthey, et la Fondation Aubert, ainsi que son chef de culture M. E. Anchisi.

Résumé

Les hybrides artificiels ont été obtenus entre l'*E. dodonaei* et l'*E. fleischeri*. Plusieurs stations d'intermédiaires naturels ont été découvertes en Valais. Du point de vue morphologique, les différences séparant l'*E. dodonaei* d'*E. fleischeri* existent, mais présentent toujours un domaine de chevauchement. Au niveau morphologique, les hybrides réciproques sont légèrement différents et possèdent généralement des

caractères proches de la mère. Ils sont fertiles et leur méiose ainsi que leur pollen sont normaux. En tenant compte encore de l'aspect écologique, l'auteur propose de réintégrer l'*E. fleischeri* au rang de sous-espèce d'*E. dodonaei*.

Zusammenfassung

Bastarde zwischen *E. dodonaei* und *E. fleischeri* wurden experimentell erhalten. Natürliche Bastarde wurden im Wallis an mehreren Stellen entdeckt. Morphologisch sind *E. dodonaei* und *E. fleischeri* wohl verschieden, jedoch überschneiden sich die Trennungsmerkmale. Die reziproken Bastarde sind morphologisch etwas verschieden und zeigen meistens eher mütterlichen Charakter. Sie sind fruchtbar, die Reduktionsteilung spielt sich normal ab und der Pollen ist ebenfalls normal. Mit Rücksicht auf ihre Ökologie schlägt der Autor vor, *E. fleischeri* wiederum als Unterart von *E. dodonaei* zu fassen.

Summary

The artificial hybrids between *E. dodonaei* and *E. fleischeri* were obtained. Natural hybrids were found in Valais. Morphological differences separate *E. dodonaei* from *E. fleischeri* but there is always a common field. The reciprocal hybrids being slightly different and generally possessing morphological characters near those of the mother are fertile and their meiosis and pollen are normal. In further considering the ecological aspect the author proposes to reintegrate *E. fleischeri* as a subspecies of *E. dodonaei*.

BIBLIOGRAPHIE

BECHERER, A. — (1956). Florae vallesiacae Supplementum, pp. 320, 323.

BINZ, A. et THOMMEN, E. — (1966). Flore de la Suisse.

BONNIER, G. — (*sine dato*). Flore complète illustrée de France, Suisse et Belgique. IV, pp. 25 et 26.

BRAUN-BLANQUET, J. — (1948). Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens. *Vegetatio* 1 : 29-41 et 129-133.

BURNAT, E. — (1889). Flore des Alpes maritimes. III, 1re partie : 175-178.

COSTE, H. — (1901). Flore de France. II : 77.

DALLA TORRE, K. W. et SARNTHEIM, L. — (1909). Flora von Tyrol. VI-2 : 872.

ERDTMAN, G. — (1960). The acetolysis method. A revised description. *Svensk Bot. Tidskr.* 54 (4) : 561-564.

FOURNIER, P. — (1977). Les quatres flores de France, p. 600.

GEITH, E. — (1900). Experimentell-systematische Untersuchungen an der Gattung *Epilobium* L. *Bot. Arch.* 6 : 123-186.

GELMI, E. — (1900). Nuove aggiunte alla Flora Trentina. *Boll. Soc. Bot. Ital.*, p. 71.

GRENIER, M. et GODERON, M. — (1848). Flore de France, I : 583-584.

HAUSSKNECHT, C. — (1884). Monographie der Gattung *Epilobium*, pp. 45-53.

HESS, H. E., LANDOLT, E. et HIRZEL, R. — (1970). Flora der Schweiz. II, p. 771.

HOLUB, J. — (1972). Taxonomic and Nomenclatural Remarks on *Chamaenerion* auct. *Folia Geobot. Phytotax.* 7 : 81-90.

HRISHI, N. J. et MÜNTZING, A. — (1960). Structural heterozygosity in *Secale Kuprijanovii. Hereditas* 46 : 745-752.

JENNY-LIPS, H. — (1930). Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Fellschutt. *Beih. Bot. Centralbl.* 46(2-3) : 119-296.

KÜPFER, P. — (1974). Liens de parenté entre les flores alpiennes et pyrénéennes. *Boissiera* 23 : p. 226.

LEHMANN, E. — (1925). Die Gattung *Epilobium. Bibliogr. Genet.* 1 : 363-416.

MEUSEL, H., JÄGER, E. et WEINERT, E. — (1978). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Text, II : 34-40 ; Karten, II : p. 298.

MICHAELIS, P. — (1925). Zur Cytologie und Embryoentwicklung von *Epilobium. Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 43 : 61-67.

MOSQUIN, T. — (1966). A new Taxonomy for *Epilobium angustifolium* L. *(Onagraceae). Brittonia* 18 : 167-188.

OBERDORFER, E. — (1957). Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensociologie* 10 : 8-10 ; 15-17.

— (1977). Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil I. *Ibid.* : 54-66.

OCKENDON, D. J. — (1968). Biosystematic Studies in the *Linum perenne* group. *New Phytol.* 67 : 787-813.

— (1971). Taxonomy of the *Linum perenne* group in Europe. *Watsonia* 8 : 205-235.

PRANTL, K. — (1883). Ein neuer *Epilobium*-Bastard aus Tyrol *(E. Fleischeri × rosmarinifolium). Deutsche Bot. Monatsschr.* 1 : 3-4.

ROUET, J.-M. — (1950). *Epilobium dodonaei* et *Epilobium fleischeri* dans les Alpes-Maritimes. *Bull. Soc. Bot. France, 77e Sess. Extraord.*, 97 : 65-69.

ROUY, G. et FOUCAUD, J. — (1901). Flore de France. VII : 169-172.

SCHINZ, H. et KELLER, R. — (1900). Flora der Schweiz, pp. 337-338.

— (1905). *Ibid.*, p. 342.

— (1923). *Ibid.*, p. 466.

SKVARLA, J. J., RAVEN, P. H. et PRAGLOWSKI, J. — (1976). Ultrastructural survey of *Onagraceae* pollen. *Linn. Soc. symp. ser.* I : 447-479.

SKVARLA, J. J., RAVEN, P. H., CHISSOE, F. et SHARP, M. — (1978). An ultrastructural study of viscin threads in Onagraceae pollen. *Pollen et Spores* 20 : 5-143.

TING, W. S. — (1966). Pollen morphology of *Onagraceae. Pollen et Spores* 8 (1) : 10-36.

Adresse de l'auteur : Verger-Rond 15, CH - 2000 Neuchâtel.