Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 124 (2001)

Artikel: Polymorphisme caryologique du genre Luzula DC. (Juncaceae) dans le Sud-Ouest et le Centre de l'Europe

Autor: del Carmen Garcia-Herran, Maria

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89553

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 12.07.2025

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

POLYMORPHISME CARYOLOGIQUE DU GENRE *LUZULA* DC. (JUNCACEAE) DANS LE SUD-OUEST ET LE CENTRE DE L'EUROPE

MARIA DEL CARMEN GARCIA-HERRAN

Institut de Botanique, Laboratoire de Botanique évolutive, Université de Neuchâtel. 11, rue Emile-Argand, 2000 Neuchâtel, Suisse

Mots-clés: *Luzula*, agmatoploïdie, polyploïdie, centromère diffus, nombres chromosomiques, péninsule Ibérique, Europe.

Key-words: *Luzula*, agmatoploidy, polyploidy, diffuse centromere, chromosome numbers, Iberian Peninsula, Europe.

Résumé

Quelque 71 populations européennes de *Luzula* ont fait l'objet d'une analyse caryologique. Pour tous les taxons analysés (*L. campestris* subsp. *campestris, L. multiflora* subsp. *multiflora, L. congesta,* le groupe *L. pediformis – L. caespitosa, L. lutea, L. nivea, L. lactea, L. luzuloides* subsp. *rubella, L. alpinopilosa, L. desvauxii, L. forsteri* et *L. elegans*), les nombres chromosomiques observés dans la péninsule Ibérique coïncident avec ceux publiés jusqu'ici pour d'autres populations eurasiatiques (http://www.unine.ch/caryo/luzula). En dépit de la présence d'un centromère diffus chez les *Luzula*, la variabilité caryologique par agmatoploïdie n'est pas généralisée, sauf dans le sous-genre *Pterodes* où toutes les espèces sont agmatoploïdes. La polyploïdie vraie semble limitée à la section *Luzula*. Le nombre de base $x=6AL$ apparaît comme le plus primitif, alors que les nombres $x'=12BL$ (produit par agmatoploïdie ascendante) et $x''=3A_0L$ (produit par agmatoploïdie descendante ou symploïdie) sont considérés comme dérivés.

Abstract: *Caryological polymorphism in the genus Luzula DC. (Juncaceae) in southwestern and central Europe.*

Some 71 European populations of *Luzula* are the subject of a caryological analysis. Of the taxa analyzed, (*L. campestris* subsp. *campestris, L. multiflora* subsp. *multiflora, L. congesta,* le groupe *L. pediformis – L. caespitosa, L. lutea, L. nivea, L. lactea, L. luzuloides* subsp. *rubella, L. alpinopilosa, L. desvauxii, L. forsteri* et *L. elegans*), the observed chromosome numbers on the Iberian Peninsula coincide with those previously published based on Eurasian populations (http://www.unine.ch/caryo/luzula). In depicting the presence of a diffuse centromere in *Luzula*, caryological variability by agmatoploidy is not common, except in subgenus *Pterodes* where all species are agmatoploid. True polyploidy appears to be limited to section *Luzula*. The base chromosome number of $x=6AL$ appears to be the most primitive, whereas the numbers $x'=12BL$ (produced by ascending agmatoploidy) and $x''=3\ A_0L$ (produced by descending agmatoploidy or symploidy) are considered to be derived.

INTRODUCTION

Le genre *Luzula* DC. (Juncaceae, Liliopsida), largement distribué dans les régions tempérées et froides de l'hémisphère boréal, est subdivisé en quatre sous-genres: *Luzula* (avec les sections *Luzula*, *Nivales*, *Alpinae* et *Nodulosae*), *Anthelaea*, *Pterodes* et *Marlenia* (KIRSCHNER, 1996). Il offre une diversité maximale en Europe où 31 des 75 espèces de luzules ont été recensées (CHRTEK & KŘÍSA, 1980).

Les premiers travaux caryologiques consacrés au genre *Luzula*, publiés entre 1947 et 1954, mettaient en évidence les caractéristiques caryologiques particulières du genre: centromère diffus, divisions méiotiques inversées (la division équationnelle précède la division réductionnelle), agmatoploïdie (variation du nombre chromosomique liée à la fragmentation des chromosomes) et/ou polyploïdie (MALHEIROS & GARDÉ, 1947; MALHEIROS, CASTRO & CÁMARA, 1947; CASTRO, CÁMARA & MALHEIROS, 1949; NORDENSKIÖLD, 1949; CASTRO, 1950; MALHEIROS-GARDÉ & GARDÉ, 1950, 1951; MALHEIROS-GARDÉ, 1950; GARDÉ, 1951; NORONHA-WAGNER & CASTRO, 1952a; CASTRO, NORONHA-WAGNER & CÁMARA, 1954). Le travail de NORDENSKIÖLD (1951) constitue l'unique synthèse des connaissances cytologiques relatives au genre *Luzula* ; il les complète aussi d'une manière importante. Dans les travaux plus récents, les données caryologiques "brutes" sont souvent publiées sans commentaires taxonomiques ou cytogéographiques. Font exception les travaux de KIRSCHNER (1992, 1996) qui ne concernent toutefois que la section *Luzula*. L'ensemble des données caryologiques disponibles dans la bibliographie sont à disposition du lecteur sur le site http://www.unine.ch/caryo/luzula.

Alors que les *Luzula* témoignent d'incontestables affinités médio-européennes et mésophiles, le genre est paradoxalement bien représenté dans la péninsule Ibérique où 17 espèces différentes, appartenant aux quatre sous-genres, ont été observées. Il nous paraissait intéressant de vérifier si la présence d'un fort contingent de luzules dans la Péninsule impliquait une différenciation caryologique particulière du genre dans le sud-ouest de l'Europe. Le présent travail porte sur la majorité des espèces présentes dans le domaine ibérique, à l'exception des deux complexes *L. spicata s.l.* et *L. sylvatica s.l.* qui feront objet de travaux indépendants.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons analysés proviennent de plantes récoltées dans la nature et mises en culture au jardin expérimental de l'Institut de botanique de l'Université de Neuchâtel. Les témoins sont conservés dans l'herbier de l'Institut de botanique à l'Université de Neuchâtel (NEU).

Les résultats ont été obtenus dans leur majorité sur des mitoses de racines. L'analyse de la microsporogenèse s'est révélée plus aléatoire en raison de la précocité de la méiose. Les techniques caryologiques correspondent à celles couramment employées dans le Laboratoire de botanique évolutive (KRÄHENBÜHL & KÜPFER, 1992). Pour la description des caryotypes, nous avons utilisé la nomenclature introduite par NORDENSKIÖLD (1951) et MALHEIROS-GARDÉ & GARDÉ (1951). Dans les formules chromosomiques, les chromosomes désignés par *AL* correspondent à des chromosomes de taille normale chez les espèces diploïdes à $2n=12$; ceux représentés par *BL*, plus petits, résultent d'une fragmentation de chromosomes *AL*. Enfin les chromosomes appelés A_0L, plus longs, proviennent d'une fusion de chromosomes *AL*.

RÉSULTATS

Les nombres chromosomiques de 71 populations appartenant à 12 taxons ou espèces collectives ont été établis. L'ensemble des résultats est présenté dans le tableau 1 (pp. 68-69). Ils suggèrent les quelques commentaires suivants.

Sous-genre *Luzula*
Section *Luzula*
L. campestris (L.) DC. subsp. *campestris* (fig. 1 et 6)

Dans son travail consacré aux *Luzula* ibériques, MONTSERRAT (1963) reconnaît trois taxons nouveaux inféodés au *L. campestris*: subsp. *iberica*, subsp. *nevadensis*, subsp. *campestris* var. *terana*. En revanche, KIRSCHNER (1996) ne reconnaît dans la Péninsule que deux sous-espèces: le subsp. type, largement répandu, et le subsp. *nevadensis,* présent en Sierra Nevada mais étonnamment aussi dans la région de Barcelona.

Tout notre matériel se rapporte à la sous-espèce type. A l'exception de deux individus portant un chromosome surnuméraire ($2n=13$), tous les autres contrôles caryologiques ont donné $2n=12$ ($12AL$, selon la nomenclature proposée par NORDENSKIÖLD en 1951) et $n=6$, en accord avec les données bibliographiques relatives à d'autres populations ibériques (MALHEIROS & GARDÉ, 1947; GARCÍA-HERRAN, 1991; KIRSCHNER, 1996) ou à du matériel extra-ibérique dont l'origine n'est souvent pas précisée. Les méioses observées se déroulent selon le modèle décrit par NORONHA-WAGNER & CASTRO (1952a) pour *L. campestris.* Toutefois, on n'a noté aucun indice suggérant la fragmentation des bivalents au cours de l'anaphase I ou la fusion bout à bout des chromatides homologues lors de la deuxième division.

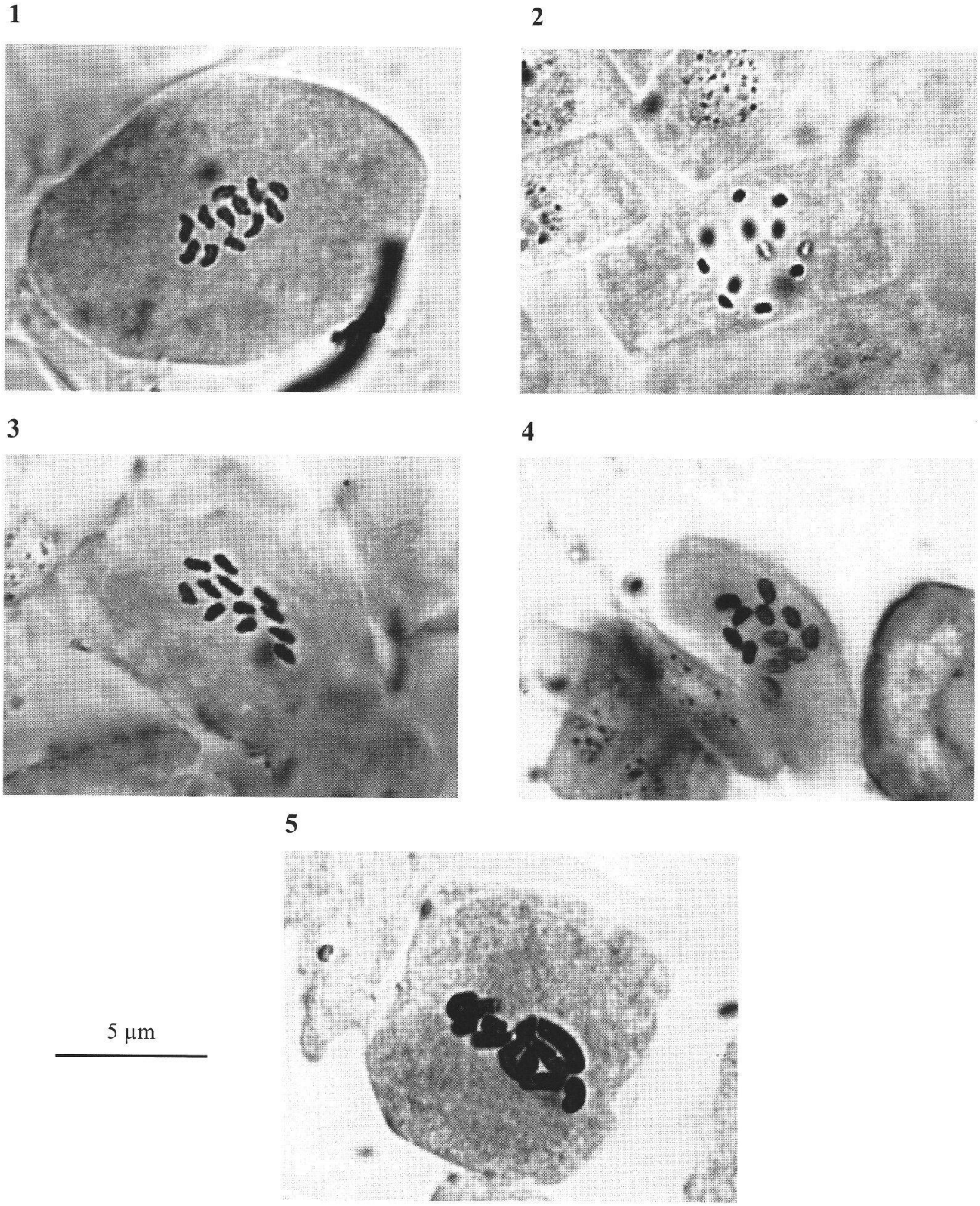
Le caryotype à $2n=13$ correspond à la formule $12AL$ + 1B. Il comprend 12 chromosomes euchromatiques, identiques à ceux des populations diploïdes et un chromosome surnuméraire hétérochromatique, plus court que les chromosomes *AL* que nous interprétons comme un chromosome B. Ce type de chromosome semble peu fréquent dans le genre *Luzula*. Seuls deux travaux en mentionnent chez *L. campestris* (NORONHA-WAGNER & CASTRO, 1952b et CÁMARA, CASTRO & NORONHA-WAGNER, 1959). Comme indiqué par les auteurs précités, le chromosome B se clive une seule fois au cours de la méiose, de telle sorte que seules deux des tétraspores hériteront une chromatide B. Lors des deux mitoses polliniques, le chromosome B se divise normalement. Cependant, alors qu'il persiste dans les noyaux reproducteurs, il semble disparaître au cours de la catachromase dans le noyau végétatif.

L. multiflora (Ehrh.) Lej. subsp. *multiflora* (fig. 7)

Les échantillons analysés répondent bien aux caractères mis en évidence par MONTSERRAT (1963) et KIRSCHNER (1996). Le caryotype à $2n=36$ montre des chromosomes tous de même taille, identiques par ailleurs aux chromosomes des luzules à $2n=12AL$. Le nombre chromosomique $2n=36AL$, sans doute issu d'un processus de *polyploïdie vraie,* correspond à une valence chromosomique hexaploïde. Ces résultats concordent avec ceux publiés par KIRSCHNER (1996) pour le complexe *L. multiflora* qu'il a étudié dans différentes régions européennes, mais avec une attention toute particulière dans la péninsule Ibérique.

L. congesta (Thuill.) Lej. ≡ *L. multiflora* subsp. *congesta* (Thuill.) Hyl. (fig. 8)

Le taxon portant l'épithète *congesta* est tantôt subordonné à *L. multiflora*, tantôt reconnu comme une espèce. Dès 1963, Montserrat plaidait déjà en faveur du statut spécifique, opinion qui a été adoptée récemment par KIRSCHNER (1996).



Figures 1-5: Mitoses somatiques de méristèmes radiculaires. 1, 3, 4, 5 : métaphase ; 2 : prophase. **1** *L. campestris* (L.) DC. subsp. *campestris*, NEU 92.248-2, $2n$=12 (12AL). **2** Groupe *L. pediformis-L. caespitosa*, NEU 92.898-8, $2n$=12 (12AL). **3** *L. lutea*, NEU 92.896-5, $2n$=12 (12AL). **4** *L. alpinopilosa* (Chaix) Breistr., NEU 92.969, $2n$=12 (12AL). **5** *L. elegans* Lowe, NEU 91.1163, $2n$=6 ($6A_0L$).

Dans les quatre populations analysées, *L. congesta* présente la même valence, $2n=48AL$. Comme chez *L. multiflora*, le nombre chromosomique résulte ici d'une polyploïdie vraie et doit être considéré comme octoploïde. Ce résultat concorde avec les données relatives à des stations disséminées de la Suède au nord de la péninsule Ibérique (NORDENSKIÖLD, 1951; MELLO-SAMPAYO, 1961; KIRSCHNER, 1992, etc.). KIRSCHNER (1996) a aussi étudié deux populations de Navarra, toutes deux octoploïdes. Dans l'une d'entre elles, un individu présentait aussi le nombre chromosomique hyperoctoploïde $2n=49AL$. Kirschner l'interprète comme la conséquence possible d'une introgression avec *L. multiflora* subsp. *multiflora* ($2n=36$, $36AL$). Du point du vue biogéographique, l'hypothèse tient parfaitement, car les deux taxons sont largement sympatriques non seulement en Euskalherria, mais aussi dans d'autres régions des Pyrénées, dans la Sierra de la Demanda et peut-être aussi dans la Cordillera Cantábrica. En revanche, les irrégularités méiotiques engendrées par l'introgression entre des plantes à $2n=48$ ($48AL$) et à $2n=36$ ($36AL$) devraient produire en majorité des individus à nombres chromosomiques inférieur (hypooctoploïde) à 2n=48 plutôt que supérieur (hyperoctoploïde). Kirschner estime aussi que des taxons encore cryptiques, appartenant au complexe *L. multiflora*, existent dans le nord de la Péninsule.

Section *Alpinae Chrtek & KYísa*
Groupe *L. pediformis- L. caespitosa (fig. 2)*

D'après les données bibliographiques, *L. pediformis* (Chaix) DC. *in* Lamarck & DeCandolle et *L. caespitosa* (E.Mey.) Steud. constituent un couple d'espèces vicariantes sud-ouest européennes. *L. pediformis* s'étend de l'Italie à la péninsule Ibérique, alors que *L. caespitosa* est considéré comme endémique de la partie centre-nord de la Péninsule, sans toucher toutefois les Pyrénées. MONTSERRAT (1963) a défini trois sous-espèces chez *L. caespitosa*: les subsp. *caespitosa, sanabriae* et *iberica*. Nos échantillons témoignent bien de la variabilité morphologique du complexe qui ne paraît pas offrir un caractère géographique. Les populations de Curavacas et de la Sierra de la Demanda, qui entrent dans le domaine géographique de *L. caespitosa*, répondent bien aux caractéristiques de la sous-espèces type et du subsp. *iberica* respectivement. En revanche, nos autres échantillons montrent soit une large variabilité, parfois à l'intérieur d'une même population, soit des caractères intermédiaires, ce qui rend difficile leur classification. Pour cette raison, nous avons préféré inclure notre matériel dans l'ensemble *L. pediformis - L. caespitosa* qui ne représente peut-être qu'une seule et même espèce.

Un nombre chromosomique unique a été observé dans le matériel analysé: $2n=12$ ($12AL$), nombre qui coïncide avec les résultats publiés pour *L. pediformis* (NORONHA-WAGNER, 1949; LAMBERT & GIESI, 1967; FAVARGER & KÜPFER, 1968; SEN *et al.*, 1990).

Sous-genre *Anthelaea* (Griseb.) Buchenau
L. nivea (Nath.) DC. (fig. 9)

L. nivea est un endémique sud-ouest européen dont l'aire couvre un territoire compris entre la Slovénie et le nord-est des Pyrénées, en passant par le centre de l'Italie, le centre-nord et le sud de la France. MONTSERRAT (1963) indique la limite sud européenne de l'espèce dans la partie occidentale de la vallée de Broto dans les Pyrénées.

Les populations pyrénéennes analysées ainsi que la population provenant de la Toscane sont toutes diploïdes, $2n=12AL$. Ce résultat est conforme aux indications de la bibliographie (NORDENSKIÖLD, 1951;

LAMBERT & GIESI, 1967; BOKHARI, 1979; DRUSKOVIC, 1995). Deux données font exception: BRENNER (1922) a publié $2n=18$, sans indication de localité, un résultat ancien sans doute erroné. Enfin, BOKHARI & AHMAD (1990) indiquent 12 comme nombre haploïde. Toutefois, en 1977 et 1979, le premier auteur indiquait $2n=12$ pour le même taxon. L'indication $n=12$ apparaît plus comme une erreur de transcription que comme un résultat original.

L. luzuloides (Lam.) Dandy & Wilmott subsp. *rubella* (Hoppe ex Mert. & W.D.J.Koch) Holub (fig. 11)

D'après "Flora Europaea" (1980), *L. luzuloides s.l.* est une espèce centro-européenne qui atteindrait les Pyrénées. Cependant, MONTSERRAT (1963) indique, qu'à l'exception d'un exsiccata de Soulié provenant de Roncesvalles (Navarra), il n'existe pas d'autre matériel ibérique appartenant à cette espèce. L'origine du matériel lui paraît douteuse, résultant peut-être d'une erreur d'étiquetage. Avant Soulié, BUCHENAU (1890) n'indiquait pas la péninsule Ibérique dans l'aire de distribution de l'espèce.

Les trois populations étudiées proviennent des Carpates polonaises et appartiennent à la sous-espèce *rubella* en raison de leurs tépales rougeâtres. Le nombre chromosomique diploïde observé, $2n=12AL$, concorde avec le résultat que MICHALSKA (1953) avait déjà publié sous le nom de *L. nemorosa* pour les populations des Tatra et du nord de la Pologne, ainsi qu'avec ceux de STRID & ANDERSON (1985) obtenus sur des populations grecques. L'ensemble des données caryologiques publiées sous les binômes *L. luzuloides* ou *L. nemorosa* rapportent toutes la même valence diploïde ((http:// www.unine.ch /caryo /luzula). Seul, BALSLEV (1996) indique deux nombres chromosomiques pour *L. nemorosa* $2n=12$ et 24, mais l'origine du matériel à $2n=24$ n'est pas précisée.

L. alpinopilosa (Chaix) Breistr. (fig. 4)

Quatre taxons infraspécifiques ont été reconnus dans l'espèce collective, à distribution centre et sud-européenne. Notre matériel des Pyrénées et des Alpes appartient à la même sous-espèce *L. alpinopilosa* subsp. *alpinopilosa* [*L. alpinopilosa* subsp *candollei* (E. Mey.) Rothm.], caractérisée par des feuilles basales plus larges mais des tépales plus petits que la sous-espèce type. La population polonaise répond bien aux critères du taxa identifié aux Carpates, *L. alpinopilosa* subsp. *obscura* Fröhner.

Nos résultats sont uniformes et confirment la valence diploïde ($2n=12AL$) indiquée par divers auteurs sur des populations du centre du continent (NORDENSKIÖLD, 1951; MICHALSKA, 1953; LAMBERT & GIESI, 1967; CATALÁN & GARCÍA-HERRAN, 1989; DRUSKOVIC, 1995).

L. desvauxii Kunth

L. desvauxii est un orophyte distribué du sud-ouest de l'Allemagne à la Cordillera Cantábrica. Il présente d'incontestables affinités morphologiques avec *L. glabrata* (Hoppe) Desv., à tel point que MONTSERRAT (1963) avait subordonné les populations des Pyrénées centrales et orientales ainsi que celles de la Cordillera Cantábrica au binôme *L. glabrata* (*L. glabrata* subsp. *desvauxii*). Dans notre matériel de la Cordillera Cantábrica et d'Andorre, la largeur des feuilles basales, les caractères du périanthe et du fruit, correspondent bien aux caractères diagnostiques de *L. desvauxii*. Les quatre populations étudiées sont toutes diploïdes, à $2n=12AL$ (GARCÍA-HERRAN, 1994). Ce résultat concorde avec celui indiqué par NORDENSKIÖLD (1951) dans les Alpes (Bavière et Styrie) et par LAMBERT & GUIESI (1967) dans les Vosges.

Sous-genre *Pterodes* (Griseb.) Buchenau
L. forsteri (Sm.) DC. (fig. 12)

Trois sous-espèces, *L. forsteri* subsp. *catalaunica,* subsp. *cantabrica* et subsp. *baetica,* ont été décrites par Montserrat dans la péninsule Ibérique chez cette espèce centre et sud-ouest européenne. Les populations analysées de Olot et de la Sierra del Montnegre correspondent aux caractères du subsp. *catalaunica*, alors que celle de Cervera del Pisuerga coïncide avec le subsp. *cantabrica*. Les autres populations des Pyrénées et de la Sierra de la Demanda montrent manifestement des caractères intermédiaires. Pour cette raison, nous avons préféré classer notre matériel, y compris celui de Sicile, sous le binôme *L. forsteri s.l.*

Le nombre chromosomique observé correspond à $2n=24BL$. Ce même nombre a été indiqué dans la bibliographie pour d'autres populations européennes (par exemple MALHEIROS & GARDÉ, 1947; NORDENSKIÖLD, 1951; BARLOW & NEVIN, 1976; NIKOLOV, 1991; DRUSKOVIC, 1995). En métaphase, la taille des chromosomes de *L. forsteri* (fig. 12) est inférieure de moitié à celle observée pour les espèces des sous-genres *Luzula* et *Anthelaea* à $2n=12AL$, comme l'avait déjà observé NORDENSKÏOLD (1951). Le nombre chromosomique de *L. forsteri* doit être considéré comme *agmato-tétraploïde.*

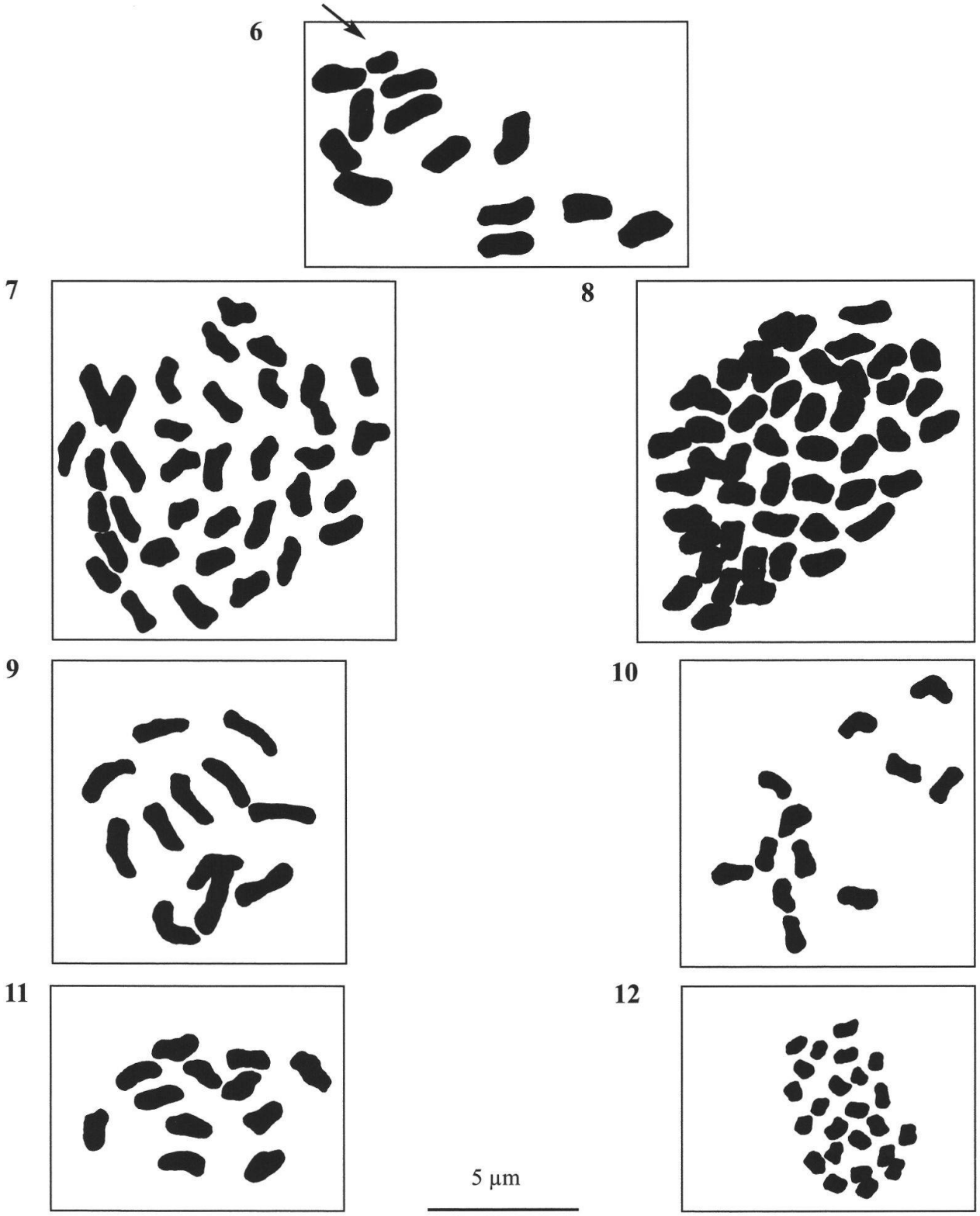
Sous-genre *Marlenia* Ebinger
L. elegans Lowe (fig. 5)

Espèce endémique des îles atlantiques: Madère et Canaries, *L. elegans* a aussi été considéré comme spontané au Portugal où des exsiccata témoignent de sa présence dès le milieu du XIXe siècle (EBINGER, 1963 et MONTSERRAT, 1963). Les populations péninsulaires sont considérées aujourd'hui comme subspontanées. Les caractéristiques originales de *L. elegans*, espèce annuelle à $n=3$, ont conduit Ebinger à créer le sous-genre *Marlenia*, taxon élevé au rang de genre par CHRTEK & KŘÍSA (1974) sous le nom de *Ebingeria*. Comme *L. elegans* possède l'essentiel des caractères du genre *Luzula*, nous préférons la classification proposée par Ebinger.

Nos résultats ($2n=6A_0L$ et $n=3$) confirment les nombreuses données caryologiques se rapportant à *L. elegans*. La figure 5 met en évidence la taille des chromosomes A_0L, qui sont plus de deux fois plus longs que les chromosomes *AL*. L'origine de ce type de chromosomes est incertain. NORONHA-WAGNER (1949) estime qu'ils sont issus d'un processus de fusion (symploïdie selon LUCEÑO & GUERRA, 1996) à partir d'un caryotype à $2n=12AL$. Le nombre chromosomique de base, $x=6$, du genre *Luzula* n'est pas vraiment remis en question par le caryotype de *L. elegans,* dont le nombre de base $x''=3$ doit être considéré comme dérivé plutôt que primitif.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans le genre *Luzula*, la multiplication du nombre chromosomique peut intervenir selon deux processus: la polyploïdie (multiplication du nombre de génomes avec augmentation parallèle de la quantité d'ADN) et l'agmatoploïdie (augmentation du nombre de chromosomes à centromère diffus par fragmentation sans variation de la quantité d'ADN). La polyploïdie semble limitée au complexe *L. campestris* - *L. multiflora* où elle se combine parfois à l'agmatoploïdie: *L. alpina* Hoppe à $2n=36$ ($12AL + 24BL$). Ce couple d'espèces représente le seul complexe du genre dont le traitement taxonomique est fortement calqué sur les données caryologiques, tant dans la péninsule Ibérique que dans le reste de sa distribution. KIRSCHNER (1996) considère que la péninsule Ibérique constitue "a variation centre" pour la



Figures 6-12: Métaphases somatiques de méristèmes radiculaires. **6** *L. campestris* (L.) DC. subsp. *campestris*, NEU 91.1094-2, 2*n*=12+1B (12AL+1B). **7** *L. multiflora* (Ehrh.) Lej. subsp. *multiflora*, NEU 91.1086-2, 2*n*=36 (36AL). **8** *L. congesta* (Thuill.) Lej., NEU 90.1041, 2*n*=48 (48AL). **9** *L. nivea* (Nath.) DC., NEU 92.908, 2*n*=12 (12AL) (fin de prophase). **10** *L. lactea* (Link) E.H.F. Meyer, NEU 91.1100, 2n=12 (12AL). **11** *L. luzuloides* (L.) Dandy & Wilmott subsp. *rubella* (Hoppe ex Mert. & W.D.J.Koch) Holub, NEU 92.777-3, 2n=12 (12AL). **12** *L. forsteri* (Sm.) DC., NEU 91.1087, 2*n*=24 (24BL).

section *Luzula* et il propose un modèle d'évolution caryologique dans lequel sont imbriqués des processus d'agmatoploïdie et de polyploïdie. Kirschner reconnaît aussi "*while morphology does not allow to draw simple lines between the taxa* (sous-entendu *L. campestris* et *L. multiflora*), *karyotypes define the limits in a clear-cut way*". Il regroupe les populations diploïdes sous le binôme *L. campestris* et il inclut les polyploides dans *L. multiflora*. Feraient exception, *L. campestris* subsp. *nevadensis,* apparemment polyploïde, et *L. multiflora* subsp. *monticola* ($2n$=24BL) considéré comme agmato-tétraploïde et par conséquent diploïde.

Les nombres chromosomiques non euploïdes sont assimilés à des cas d'aneuploïdie lorsque tous les chromosomes du complément offrent la même taille et la même structure euchromatique (*L. multiflora,* $2n$=49AL). En revanche, chez *L. campestris*, le caryotype à $2n$=13 le chromosome surnuméraire se distingue par sa petite taille et par sa structure hétérochromatique. Nous le considérons comme un chromosome B. Ce type de chromosome pourrait-il résulter d'une fragmentation, suivie d'une hybridation entre un hétérozygote structural et un individu de caryotype "sauvage" ? Le cas échéant, le chromosome B proviendrait de l'hérérochromatinisation du fragment, étape vers l'inactivation et peut-être vers l'élimination du fragment excédentaire. Cette hypothèse reste gratuite, car les chromosomes B n'ont été observés que chez *L. campestris* à $2n$= 12AL, une espèce chez laquelle aucun indice d'agmatoploïdie n'a été décelé. NORDENSKIÖLD (1951, 1956) qui a effectué des croisements entre taxons diploïdes à $2n$= 12AL et $2n$=24BL, a obtenu des hybrides à nombre chromosomique intermédiaire. Comme elle a utilisé des espèces différentes, la stérilité des hybrides peut être imputée soit à la juxtaposition de chromosomes *AL* et *BL*, soit au défaut d'homologie des chromosomes en présence. Son expérimentation n'apporte aucun argument sur la relation de cause à effet entre fragmentation et apparition de chromosomes B; elle devrait être reprise en impliquant des taxons conspécifiques.

L'analyse de l'ensemble des données caryologiques ne révèle aucun patron précis de distribution. Chaque espèce offre ses caractéristiques caryologiques et chorologiques. Le comportement caryologique du genre *Luzula* dans la péninsule Ibérique n'offre guère d'originalité si ce n'est peut-être qu'une part importante des nombres chromosomiques observés dans le genre en Eurasie y ont été confirmés: n=3, 6, 12, 18, 24. La majorité des luzules ibériques appartiennent à des espèces plus largement répandues en Europe. La différenciation morphologique des taxons endémiques décrits récemment est encore incomplète et dans une phase inchoative. Dans plusieurs cas, nous avons préféré classer notre matériel sous des binômes compris dans une acception relativement large. Les travaux tels ceux de MONTSERRAT (1963) ont le mérite de montrer l'originalité du matériel ibérique, même si la variabilité reconnue tient plus d'une réaction phénotypique que d'un polymorphisme génétique.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été subventionné par le gouvernement basque (No. BFI89.056-AK).

Tableau 1.- Matériel utilisé et résultats de l'analyse caryologique du genre *Luzula* DC.

N°	Origine	Date	Rec.	2*n*	*n*	Caryotype	Fig.
Sous-genre *Luzula*							
Section *Luzula*							
L. campestris (L.) DC. subsp. *campestris*							
89.1047	ES: NA, Baztan, Peña de los Generales, 1130m,	04.08.1989	Ai.	12		12AL	
89.1058	ES: Na, Baztan, Saioa, 1410m,	11.07.1989	G.-H.	12	6	12AL	
89.1068	ES: NA, Baztan, Pto. Izpegui, 680m,	15.04.1989	Al.	12		12AL	
89.1060	ES: NA, Baztan, Peña Itxusi, 700m,	26.06.1989	Al.	12		12AL	
89.1062	ES: NA, Lesaca, Endara, 210m,	18.09.1989	G.-H.	12+1B	6+1B	12AL+1B	
89.1066	ES: SS, Oiartzun, 580m,	18.09.1989	G.-H.	12	6	12AL	
90.1113	ES: NA, Isaba, Belagua, 1200m	23.08.1990	G.-H.	12		12AL	
91.248-2	ES: NA, Lesaca, Endara, 210m,	00.01.1991	G.-H.	12	6	12AL	1
91.250	ES: NA, Lesaca, 225m,	00.01.1991	G.-H.	12		12AL	
91.251	ES: NA, Lesaca, 225m,	00.01.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1076	ES: Z, Dehesa del Moncayo, 980m,	19.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1081-2	ES: LO, Srra. Urbión, Pto. Sta. Inés, 1750m,	20.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1083-2	ES: So, Srra. Urbión, Pto. Sta. Inés, 1850m,	20.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1094-2	ES: LO, Srra. San Antonio, San Millán, 1240m,	22.07.1991	G.-H.	12+1B	6+1B	12AL+1B	6
91.1099-2	ES: Lo, Ezcaray-Valdezcay, 1670m,	22.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1107-2	ES: S, Mirador de Llesba, 1650m,	31.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1111	ES: LE, Mampodre,1850m,	01.08.1991	G.-H.	12		12AL	
92.874-4	ES: SS, Jaizkibel, 440m,	13.08.1992	G.-H.	12		12AL	
92.876-1	ES: NA, Pto. de Otxondo, 620m,	15.08.1992	G.-H.	12		12AL	
92.887-2	ES: Hu, Astun, 1630m,	19.08.1992	G.-H.	12		12AL	
L. multiflora (Ehrh.) Lej. subsp. *multiflora*							
91.1077	ES: Z, Dehesa del Moncayo, 1140m,	19.07.1991	G.-H.	36		36AL	
91.1086-2	ES: BU, Srra. Demanda, Lag. Negra del Neila, 1300m,	21.07.1991	G.-H.	36		36AL	7
L. congesta (Thuill.) Lej							
90.1041	ES: NA, Beriaín, 900m,	17.07.1990	G.-H.	48		48AL	8
91.1109-2	ES: LE, Pto. Portón, versant côté nord, 1140m,	01.08.1991	G.-H.	48		48AL	
92.882-1	ES: NA, Valle de Erro, près d'Espinal, 875m,	15.08.1992	G.-H.	48		48AL	
91.1080-2	ES: LO, Srra. Urbión, Pto. Santa Inés, 1720m,	20.07.1991	G.-H.	48		48AL	
Section *Alpinae* Chrtek & Křísa							
Groupe *L. pediformis-L. caespitosa*							
90.1038	ES: P, Curavacas, 2150m,	16.07.1990	G.-H.	12		12AL	
90.1040	ES: HU, Panticosa, Picos de Bachimaña, 1820m,	21.07.1990	G.-H.	12		12AL	
90.1108-2	ES: HU, Valle de Hecho, 800m,	21.08.1990	G.-H.	12		12AL	
90.1111	ES: HU, Valle de Ansó, Zuriza, 1200m,	22.08.1990	G.-H.	12		12AL	
91.1089	ES: BU, Srra. Demanda, Lag. Negra del Neila, 1300m,	21.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1097-3	ES: LO, Escaray-Valdezcaray, 1670m,	22.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1110	ES: LE, Pto. Señales, côté nord, 1625m,	01.08.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1120	ES: LE, Pto. Pajares, Valgrande, 1650m,	02.08.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1123-3	ES: LE, Pto. Ventana, 1450m,	02.08.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1126-2	ES: LE, Pto. Leitariegos, Cueto de Arvas, 2000m,	03.08.1991	G.-H.	12		12AL	
92.894-13	ES: HU, Benasque, 2500m	22.08.1992	G.-H.	12		12AL	
92.898-8	AD: Arinsal, l'Est. De Les Truites, 2270m,	24.08.1992	G.-H.	12		12AL	2
Sous-genre *Anthelaea* (Griseb.) Buchenau							
L. lutea (All.) DC.							
92.896-5	AD: Arinsal, Portela de Sanfons, 2578m,	24.08.1992	G.-H.	12		12AL	3
92.899	AD: Arinsal, l'Est. de Les Truites, 2000m,	24.08.1992	G.-H.	12		12AL	
92.963	CH: TI, Pso. S. Gottardo, 2100m,	11.09.1992	G.-H.	12		12AL	
92.970-5	CH: GR, Flüelapass, 2200m,	13.09.1992	G.-H.	12		12AL	

Tableau 1.- Matériel utilisé et résultats de l'analyse caryologique du genre *Luzula* DC. (suite)

N°	Origine	Date	Rec.	2*n*	*n*	Caryotype	Fig.
L. nivea (Nath.) DC.							
91.680	IT: Forli, Campigna, 1250m,	14.04.1991	Kr.	12		12AL	
92.908	FR: Pic Carlit, 1800m,	25.08.1992	G.-H.	12		12AL	9
92.906-2	FR: Axat-Pic du Canigou, Roquefort, 900m,	26.08.1992	G.-H.	12		12AL	
L. lactea (Link) E.H.F. Meyer							
90.1012	ES: S, Pto. San Glorio, vers Peña Prieta, 1450m,	14.07.1990	G.-H.	12		12AL	
91.1084	ES: SO, Srra. Urbión, Pto. Sta. Inés, 1700,	20.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1088	ES: BU, Srra. Demanda, Lag. Negra del Neila, 1380m,	21.07.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1100	ES: LO, Ezcaray-Valdezcaray, 1100m,	22.07.1991	G.-H.	12		12AL	10
91.1114	ES: LE, Pto. Tarna, 1400m,	01.08.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1118-2	ES: LE, Pto. Pajares, 1380m,	01.08.1991	G.-H.	12		12AL	
91.1121	ES: LE, Pto. Aralla, 1000m,	02.08.1991	G.-H.	12		12AL	
L. luzuloides (Lam.) Dandy & Wilmott subsp. *rubella* (Hoppe ex Mert. & W.D.J.Koch) Holub							
92.780-2	PL: Carpates, Tatra, Litworowy Staw, 1600m,	03.07.1992	G.-H.	12		12AL	
92.786-2	PL: Carpates de l'est, Bieszczaky, 1350m,	08.07.1992	G.-H.	12		12AL	
92.777-3	PL: Carpates, Tatra, 1500m,	02.07.1992	G.-H.	12		12AL	11
L. alpinopilosa (Chaix) Breistr.							
90.1036	ES: HU, Panticosa, Picos de Bachimaña, 2210m,	21.07.1990	G.-H.	12		12AL	
92.969	CH: GR, Flüelapass, 2200m,	13.09.1992	G.-H.	12		12AL	4
92.792	CH: VS, Champex, combe d'Orny, 2300m,	22.07.1992	Kr.	12		12AL	
92.782	PL: Carpates, Beskids, Babia Góra, 1725m,	04.07.1992	G.-H.	12		12AL	
92.962-7	CH: TI, Pso. del S. Gottardo, 2200m,	11.09.1992	G.-H.	12		12AL	
L. desvauxii Kunth							
90.1028	ES: S, Pico de Très Mares, 2100m,	13.07.1990	G.-H.	12		12AL	
90.1104	ES: S, Pico de Très Mares, 2050m,	30.07.1991	G.-H.	12		12AL	
92.897	AD: Arinsal, l'Est. Des Truites, 2500m,	24.08.1992	G.-H.	12		12AL	
92.900	AD: Arinsal, 2000m,	24.08.1992	G.-H.	12		12AL	
Sous-genre *Pterodes* (Griseb.) Buchenau							
L. forsteri (Sm.) DC.							
90.1108-1	ES: HU, Valle de Hecho, Selva de Oza, 1140m,	18.08.1990	G.-H.	24		24BL	
91.683-3	IT: Sicile, Messina, floresta, 1350m,	14.04.1991	Kr.	24		24BL	
91.1063	ES: GE, Olot, Fageda del Jordá, 500m,	13.07.1991	G.-H.	24		24BL	
91.1072	ES: B, Srra. Montnegre, 540m,	15.07.1991	G.-H.	24		24BL	
91.1087	ES: BU, Srra. Demanda, Lag. Negra del Neila, 1300m,	21.07.1991	G.-H.	24		24BL	12
91.1105	ES: P, Cervera del Pisuerga, 1010m,	31.07.1991	G.-H.	24		24BL	
Sous-genre *Marlenia* Ebinger							
L. elegans Lowe							
91.1163	PT: BA, Coimbre, Calçada do Gato, 75m,	27.08.1991	G.-H.	6	3	$6A_0L$	5

N°: Numéro de culture au jardin expérimental ; Origine : Pays, province, département ou canton, localité et altitude ; Rec. : nom de la personne qui a effectué la récolte (Ai. : Aizpuru *et al.* ; Al. : Aldezabal ; G.-H. : García-Herran ; Kr. : Krähenbülh); 2*n* : nombre zygotique ; *n* : nombre gametique ; Caryotype : selon la nomenclature décrite par Nordenskiöld (1951) et Malheiros-Gardé & Gardé (1951) ; Fig. : référence à l'iconographie (photographie ou dessin)

BIBLIOGRAPHIE

BALSLEV, H. 1996. Juncaceae. *Fl. Neotrop. Monogr.* 68: 1-168.

BARLOW, P. W. & NEVIN, D. 1976. Quantitative karyology of some species of *Luzula*. *Pl. Syst. Evol.* 125(2): 77-86.

BOKHARI, F. S. 1979. Karyotype and dose tolerance studies in Cyperaceae and Juncaceae. *Cytologia* 44: 103-109.

BOKHARI, F. S. & AHMAD, S. 1990. Asynapsis in normal and irradiated *Luzula nivea*. *Cytologia* 55(3):467.

BRENNER, W. 1922. Blütenentwicklung einiger Juncaceen. *Acad. Soc. Sci. Fenn.* 4: 5-39.

BUCHENAU, F. 1890. Monographia Juncacearum. *Bot. Jahrb. Syst.* 12: 1-495.

CAMARA, A., CASTRO, D. & NORONHA-WAGNER, M. 1959. Cytogenetics of accessory chromosomes in *Luzula campestris* DC. *Agron. Lusit.* 21(3): 193-199.

CASTRO, D. 1950. Notes on two cytological problems of the genus *Luzula* DC. *Genét. Ibér.* II(2-3): 201-209.

CASTRO, D., CAMARA, A. & MALHEIROS, N. 1949. X-Rays in the centromere problem of *Luzula* purpurea Link (1). *Genét. Ibér.* 1(1): 49-54.

CASTRO, D., NORONHA-WAGNER, M. & CAMARA, A. 1954. Two X-ray induced translocations in *Luzula purpurea*. *Genét. Ibér.* VI (1-2): 3-9.

CATALAN, P. & GARCIA-HERRAN, M. C. 1989. Números chromosomáticos de plantas occidentales, 568-573. *Anales. Jar. Bot. Madrid* 47(1): 185-188.

CHRTEK, J. & KŘÍSA, B. 1974. Several taxonomic remarks on the genus *Luzula* in the introduction of *Ebingeria elegans* new genus, new combination. *Preslia* 46(3): 210-212.

CHRTEK, J. & KŘÍSA, B. 1980. *Luzula* DC. *In* TUTIN, T. G. *et al.* (Eds.): *Flora Europaea*, 5: 111-116. *Cambridge, Cambridge University Press.*

DRUSKOVIC, B. 1995. IOPB chromosome Data 9. *Taxon* 24: 11-14.

EBINGER, J. E. 1963. A new subgenus in *Luzula* (Juncaceae). *Brittonia* 15: 169-174.

FAVARGER, C. & KÜPFER, P. 1968. Contribution à la cytotaxonomie de la flore alpine des Pyrénées. *Collect. Bot.* VII(I) 16: 325-357.

GARCIA-HERRAN, M. C. 1991. *In* KAMARI, G. *et al.*, 1991. Mediterranean chromosome number reports- 1. *Flora Mediterranea* 1: 223-245.

GARCIA-HERRAN, M. C. 1994. *In* KAMARI, G. *et al.*, 1994. Mediterranean chromosome number reports- 4. *Ibid.* 4: 280-284.

GARDE, A. 1951. A importância da fragmentaçao cromosómica na evoluçao. *Broteria* 20: 159-176.

KIRSCHNER, J. 1992. Karyological differentiation of *Luzula* sect. *Luzula* in Europe. *Thaiszia* 2: 11-39.

KIRSCHNER, J. 1996. *Luzula* sect. *Luzula* (Juncaceae) in Spain. *Pl. Syst. Evol.* 200: 1-11.

KRÄHENBÜHL, M & KÜPFER, P. 1992. Basic chromosome number and systematic position of the genus *Molopospermum* Koch in the Umbelliferae. *Bauhinia* 10: 75-84.

KÜPFER, P. 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.

LAMBERT, A. M. & GUIESI, J. 1967. Observations caryologiques sur les luzules. *Inform. Annuelles Caryosyst. Cytogén.* 1: 27-34.

LUCEÑO, M. & GUERRA, M. 1996. Numerical variations in species exhibiting holocentris chromosomes: a nomenclatural proposal. *Caryologia* 49(3-4):301-309.

MALHEIROS-GARDE, N. 1950. Algunos efectos de la morfina en la mitosis de *Luzula purpurea* Link. *Genét. Ibér.* II(1): 29-38.

MALHEIROS, N. & CASTRO, D. 1947. Chromosome numbers and behaviour in *Luzula purpurea* Link. *Nature* 160: 156.

MALHEIROS, N., CASTRO, D. & CAMARA, A. 1947. Cromosomas sem centrómero localizado. O caso de *Luzula purpurea* Link. *Agron. Lusit.* 9(1): 51-71.

MALHEIROS, N. & GARDE, A. 1947. Contribuiçoes para o estudo citologico do genero *Luzula* Link. *Agron. Lusit.* 9(1): 75-79.

MALHEIROS-GARDE, N. & GARDE, A. 1950. Fragmentation as a possible evolutionary process in the genus *Luzula* DC. *Genét. Ibér.* II(4): 257-262.

MALHEIROS-GARDE, N. & GARDE, A. 1951. Agmatoploidia no genero *Luzula* DC. *Ibid.* III: 1-22.

MELLO-SAMPAYO, T. 1961. Differential polyteny and karyotype evolution in *Luzula*: A critical interpretation of morphological and cytophotometric data. *Genét. Ibér.* XIII(1-2): 1-22.

MICHALSKA, A. 1953. Badania cytologiczne nad rodzajem *Luzula*. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 22(1): 169-186.

MONTSERRAT, P. 1963. El género *Luzula* en España. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 21(2): 409-542.

NIKOLOV, N. A. 1991. *In* Index to plants chromosome numbers 1990-1991. *Missouri Bot. Gard. Bull.*

NORDENSKIÖLD, H. 1949. The somatic chromosomes of some *Luzula* species. *Bot. Not.* 1: 81-92.

NORDENSKIÖLD, H. 1951. Cyto-taxonomical studies in the genus *Luzula*. I Somatic chromosome and chromosome numbers. *Hereditas* 37: 325-355.

NORDENSKIÖLD, H. 1956. Cyto-taxonomical studies in the genus *Luzula* II. *Ibid.* 42: 7-73.

NORONHA-WAGNER, M. 1949. Subsidio para o estudo citologico do genero *Luzula* DC. (1). *Genét. Ibér.* I(1): 59-67.

NORONHA-WAGNER, M. & CASTRO, D. 1952a. Interpretaçao dum comportamento meiótico observado em *Luzula*. *Sci. Genet.* 4(3): 154-161.

NORONHA-WAGNER, M. & CASTRO, D. 1952b. Um chromosoma supranumerario em *Luzula campestris*. *Ibid.* 4:149-153.

SEN, J., MUKHERJEE, S. & SHAMA, A. K. 1990. Study of chromosomes, DNA amount, and *in vitro* growth in different species of *Luzula*. *Genome* 33: 143-147.

STRID, A. & ANDERSON, I. A. 1985. *In* Index to plant chromosome numbers 1984-1985. *Missouri Bot. Gard. Bull.*