

Le genre *Mercurialis* (Euphorbiaceae) : cytogéographie et évolution du complexe polyploïde des *M. perennis* L., *M. ovata* Sternb. & Hoppe et *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc.

Autor(en): **Krähenbühl, Martin / Küpfer, Philippe**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **50 (1995)**

Heft 2

PDF erstellt am: **03.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-879474>

Nutzungsbedingungen

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

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

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

Haftungsausschluss

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

Le genre *Mercurialis* (Euphorbiaceae): cytogéographie et évolution du complexe polyploïde des *M. perennis* L., *M. ovata* Sternb. & Hoppe et *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc.

MARTIN KRÄHENBÜHL
&
PHILIPPE KÜPFER

RÉSUMÉ

KRÄHENBÜHL, M. & P. KÜPFER (1995). Le genre *Mercurialis* (Euphorbiaceae): cytogéographie et évolution du complexe polyploïde des *M. perennis* L., *M. ovata* Sternb. & Hoppe et *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc. *Candollea* 50: 411-430. En français, résumés français et anglais.

Le complexe du *Mercurialis perennis* s.l. (*Euphorbiaceae*) comprend, dans le domaine eurasiatique, trois géophytes stolonifères longuement vivaces, qui possèdent le même nombre chromosomique de base, $x = 8$, et le même type semi-réticulé de noyau interphasique. Il s'agit de: — *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc., seule espèce sud-est asiatique à valences diploïdes ($2n = 16$) et hexaploïdes ($2n = 48$); — *M. ovata* Sternb. & Hoppe, sud-est européen, à valences diploïdes ($2n = 16$), tétraploïdes ($2n = 32$) et hexaploïdes ($2n = 48$) et à nombres chromosomiques aneuploïdes $2n = 33, 34, 40, 42, 47, 49-56$; — *M. perennis* L., méditerranéen, à valences hexaploïdes ($2n = 48$), octoploïdes ($2n = 64$), décaploïdes ($2n = 80$), dodécaploïdes ($2n = 96$) et tétradécaploïdes ($2n = 112$) et à nombres chromosomiques aneuploïdes $2n = 47, 49, 51, 52, 54, 56, 58-63, 65-73, 75-79, 81-84, 86, 88, 94, 97-99, 101, 111$. Le gradient de valences chromosomiques est enrichi par la présence de chromosomes B et par une aneuploïdie dont l'ampleur s'accroît parallèlement au degré de polyploïdie. L'ancienneté du complexe est attestée par le caractère relictuel des diploïdes, confinés dans des centres majeurs de la diversité biologique, au sud des Balkans et au Yunnan. La distribution des différents cytodèmes laisse penser que plusieurs phases de polyploïdisation sont intervenues d'une manière asynchrone et polytopique. La différenciation du complexe polyploïde n'a pas suivi une voie progressive, des valences les plus basses aux plus élevées. Le polymorphisme chromosomique s'est élargi par des processus d'hybridation entre cytodèmes différents. Les valences intermédiaires engendrées ont localement pu se stabiliser. Ces phénomènes se poursuivent aujourd'hui encore. Dans un domaine compris entre les Balkans et le Jura et englobant l'ensemble des Alpes, le complexe des *M. perennis* et *M. ovata* comprend cinq valences chromosomiques paires dont les différents cytodèmes sont largement sympatriques.

ABSTRACT

KRÄHENBÜHL, M. & P. KÜPFER (1995). The genus *Mercurialis* (Euphorbiaceae): cytogeography and evolution of the polyploid complex of *M. perennis* L., *M. ovata* Sternb. & Hoppe and *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc. *Candollea* 50: 411-430. In French, French and English abstracts.

The complex of *Mercurialis perennis* s.l. (*Euphorbiaceae*) includes, in the Eurasian region, three stoloniferous perennial geophytes which share the same basic chromosome number, $x = 8$, and the same kind of semi-reticulated interphasic nucleus. These are: — *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc., only species occurring in south-east Asia, with diploid ($2n = 16$) and hexaploid ($2n = 48$) valencies; — *M. ovata* Sternb. & Hoppe, south-east Europe, with diploid ($2n = 16$), tetraploid ($2n = 32$) and hexaploid ($2n = 48$) valencies and aneuploid numbers $2n = 33, 34, 40, 42, 47, 49-56$; — *M. perennis* L. central Europe, with hexaploid ($2n = 48$), octoploid ($2n = 64$), decaploid ($2n = 80$), dodecaploid ($2n = 96$) and tetradecaploid ($2n = 112$) valencies and aneuploid chromosome numbers $2n = 47, 49, 51, 52, 54, 56, 58-63, 65-73, 75-79, 81-84, 86, 88, 94, 97-99, 101, 111$. The gradient of euploid valencies is enriched by B chromosomes. The number of aneuploids increases in parallel with the degree of polyploidy. The ancientness of the complex is indicated by the relictual character of diploids, confined to major centres of biological diversity, in the southern Balkans and in Yunnan. The distribution of the different cytodemes leads to think that several phases of polyploidisation occurred in an asynchronous and polytopical way. The differentiation of the polyploid complex did

not take place progressively from the lower to the higher valencies. The chromosomal polymorphism has widened through processes of hybridisation between different cytodesmes which generated intermediate valencies which were able to stabilise locally. In an area between the Balkans and the Jura including the entire Alps, the *M. perennis* and *M. ovata* complex includes five even chromosomal valencies, the cytodesmes of which are broadly sympatric.

KEY-WORDS: EUPHORBIACEAE — *Mercurialis* — Mediterranean region — European — Asia — Cytogenetics — Interphase nucleus — Evolution — Polyploids — Aneuploids — B chromosomes — Chromosome numbers — Chorology.

1. Introduction

Le complexe du *Mercurialis perennis* sensu lato comprend trois espèces vivaces dans le domaine eurasiatique tempéré et subtropical (cf. MEUSEL & al., 1978). Le *M. perennis* L. s.str., lié aux forêts caducifoliées, occupe une large distribution centre et sud — européenne qui touche à l'Afrique du Nord et atteint à l'est le Caucase. Le *M. ovata* Sternb. & Hoppe, partiellement sympatrique à l'espèce précédente, paraît plus thermophile. Son aire déborde peu le domaine balkanique. Enfin, le *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc., espèce la plus orientale du genre, est inféodé aux forêts tempérées à subtropicales du sud-est asiatique.

Les premières études caryologiques intéressant le *M. perennis* visaient à établir le déterminisme chromosomique de la dioécie. SYKES (1909) n'observa aucune différence entre individus mâles et femelles. C'est à MEURMAN (1925) que l'on doit le premier nombre chromosomique approximatif, $2n = 64$. Le nombre de base $x = 8$ et l'existence du complexe polyploïde chez *Mercurialis perennis* ont été établis beaucoup plus récemment par l'un de nous (KRÄHENBÜHL, 1984).

La majorité des données bibliographiques relatives à la caryologie du *M. ovata* indiquent une valence tétraploïde à $2n = 32$ chromosomes (BAKSAY, 1957; STRID & FRANZÉN, 1981; KUBÁT, 1986). Récemment (KRÄHENBÜHL & KÜPFER, 1995), deux populations diploïdes ont été découvertes dans la partie méridionale de l'aire balkanique du complexe.

Notre étude vise à établir l'ampleur du polymorphisme caryologique dans l'ensemble de l'aire eurasiatique du *M. perennis* s.l. Elle cherche aussi à comprendre les mécanismes impliqués dans les processus évolutifs et les étapes de la différenciation des différents cytodesmes. Le présent travail représente l'un des volets de la thèse du premier auteur (M. Krähenbühl). Il fait suite aux travaux mettant en évidence le complexe polyploïde en Suisse (KRÄHENBÜHL, 1984) et à l'étude de caryologie comparée des taxons diploïdes à $x = 8$ du genre *Mercurialis* (KRÄHENBÜHL & KÜPFER, l.c.).

2. Matériel et méthodes

L'identification de nos échantillons repose sur le traitement taxonomique de PAX & HOFFMANN (1914) et TUTIN (1968).

Les contrôles caryologiques concernent 924 échantillons récoltés dans 325 populations naturelles et couvrent une grande partie de l'aire de distribution du complexe. Les témoins sont conservés dans l'herbier de l'Institut de botanique de l'Université de Neuchâtel (NEU).

Les méthodes caryologiques utilisées pour étudier les mitoses racinaires, les méioses mâles, les noyaux somatiques et le nombre de nucléoles correspondent à celles décrites précédemment par KRÄHENBÜHL & KÜPFER (1992 et 1995). Les racines des trois espèces ont été prétraitées avec l' α -monobromonaphtalène pendant 2h50. L'interprétation des images méiotiques chez les hauts polyploïdes est particulièrement difficile en raison du nombre élevé de chromosomes et de la présence de multivalents. Nos observations de méioses restent donc très fragmentaires.

<i>M. leiocarpa</i>			
Morinaga & al.	1929	48	Kyushu (Japon)
Chuang & al.	1963	48	Hualien (Taiwan)
Krähenbühl & Küpfer	1995	16	Yunnan (Chine)
<i>M. ovata</i>			
Baksay	1957	32	Hongrie (plusieurs localités)
Strid & Franzen	1981	32	Mt Olympus (Grèce)
Kubát	1986	32	Bohême (République Tchèque)
Krähenbühl & Küpfer	1995	16	Péloponnèse et Andros (Grèce)
<i>M. perennis</i>			
Meurman	1925	>64	Danemark
Tischler	1936	>64	Schleswig-Holstein (Allemagne)
Baksay	1957	42,64,84	Hongrie
Gadella & Kliphuis	1963	64,66	Limburg (Hollande)
Lövkvist In: Weimarck	1963	c.80	Skånes (Suède)
Gadella & Kliphuis	1967	84	Utrecht (Hollande)
Dihoru	1970	84	Babadag (Roumanie)
Bennett	1972	64	England
Gadella	1974	63,84	Gelderland et Utrecht (Hollande)
Queirós	1975	64	Coimbra (Portugal)
Rychlewski	1978	80	Pologne (sud-est)
Uhríkova & Majovsky	1978	64	Slovaquie
Váchová et al.	1978	64	Slovaquie
Micieta	1981	64	Slovaquie
Migra	1982	64	Slovaquie
Krähenbühl	1984	47-101	Neuchâtel (Suisse)
Majovsky & Uhríkova	1990	64	Slovaquie
Javurkova-Jarolímová	1992	56,78,79,80	Bohême (République Tchèque)

Tableau 1. — Données caryologiques relevées dans la bibliographie, groupées par espèces et par ordre chronologique [auteur, année de publication, nombre chromosomique somatique ($2n$) et origine du matériel].

Les cartes de distribution des principaux cytodèmes (fig. 10-15) ont été dressées à partir des résultats originaux et des données antérieures, incluant celles d'autres auteurs (tab. 1-2). L'attribution des nombres somatiques ($2n$) aneuploïdes à une valence chromosomique euploïde (où $x = 8$) suit la convention suivante:

16-20 → **2x**; 21-27 → **3x**; 28-36 → **4x**; 37-43 → **5x**; 44-52 → **6x**; 53-59 → **7x**; 60-68 → **8x**; 69-75 → **9x**; 76-84 → **10x**; 85-91 → **11x**; 92-100 → **12x**; 101-107 → **13x**; 18-116 → **14x**.

3. Résultats et discussion

3.1. Les données caryologiques

Les résultats antérieurs à notre étude sont résumés dans le tableau 1. Nos propres résultats, groupés par taxon et ordonnés par pays, sont figurés dans le tableau 2. Une liste détaillée des populations étudiées peut être obtenue sur demande auprès des auteurs ou de la Bibliothèque publique et universitaire, CH-2001 Neuchâtel.

En dépit d'une étude encore très insuffisante, *M. leiocarpa* apparaît polymorphe du point de vue caryologique. La valence diploïde primitive ($2n = 16$) a été conservée en Chine continentale,

Provenance	Espèce	Nbre ind.	Nbre popul.	Nombre chromosomique (2n)	Nombre de génomes de base
Allemagne	<i>ovata</i>	6	2	32, 49, 51	4, 6
	<i>perennis</i>	24	11	62, 64, 65, 66, 77, 78, 79, 80, 83	8, 9, 10
Autriche	<i>ovata</i>	13	1	32, 33, 34, 40, 48	4, 5, 6
	<i>perennis</i>	45	10	59, 61, 62, 63, 66, 67, 68, 69, 70, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 86	7, 8, 9, 10, 11
Belgique	<i>perennis</i>	4	3	64, 80	8, 10
Bosnie	<i>ovata</i>	5	1	32	4
	<i>perennis</i>	6	2	48, 80	6, 10
Chine	<i>leiocarpa</i>	8	1	16	2
Croatie	<i>ovata</i>	30	11	32, 40, 42, 48, 55	4, 5, 6, 7
	<i>perennis</i>	40	16	48, 56, 62, 63, 64, 65, 70, 71, 76, 78, 79, 80, 81, 94, 96, 98	6, 7, 8, 9, 10, 12
Espagne	<i>perennis</i>	26	14	48, 62, 63, 64, 65, 66	6, 8
France	<i>perennis</i>	137	53	48, 54, 56, 62, 63, 64, 65, 80	6, 7, 8, 10
Géorgie	<i>perennis</i>	13	2	96, 111, 112	12, 14
Grande-Bret.	<i>perennis</i>	2	1	63	8
Grèce	<i>ovata</i>	10	2	16	2
Italie	<i>ovata</i>	26	9	32, 33, 40, 47, 48, 50, 51, 52, 53, 56	4, 5, 6, 7
	<i>perennis</i>	70	33	47, 48, 56, 62, 63, 64, 65, 66, 72, 79, 80, 81, 96, 98, 99	6, 7, 8, 9, 10, 12
Pologne	<i>perennis</i>	2	2	80, 81	10
Slovénie	<i>ovata</i>	3	1	32	4
	<i>perennis</i>	8	3	48, 56, 64, 78, 79, 80	6, 7, 8, 10
Suisse	<i>ovata</i>	13	1	47, 48, 54	6, 7
	<i>perennis</i>	432	109	47, 48, 49, 51, 52, 56, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 88, 97, 98, 101	6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13
Turquie	<i>ovata</i>	5	1	32	4

Tableau 2. — Nombres chromosomiques somatiques et nombres de génomes de base correspondants ($x = 8$) des *Mercurialis ovata* et *M. perennis*, classés par pays d'origine. Le nombre d'individus et de populations étudiés figure dans les colonnes 3 et 4.

dans le Yunnan (KRÄHENBÜHL & KÜPFER, 1995). En revanche, les deux indications relevées dans la bibliographie mentionnent le nombre somatique $2n = 48$, au Japon (MORINAGA & al., 1929) et à Taiwan (CHUANG & al., 1963).

Chez le *M. ovata*, 109 individus provenant de 34 populations ont été analysés. La variabilité caryologique paraît assez grande. Les cytotypes euploïdes et aneuploïdes suivants ont été observés: $2n = 16(10)$, $32(54)$, $33(2)^*$, $34(1)^*$, $40(3)^*$, $42(1)^*$, $47(2)^*$, $48(27)^*$, $49(1)^*$, $50(1)^*$, $51(2)^*$, $52(1)^*$, $53(1)^*$, $54(1)^*$, $55(1)^*$, $56(1)^*$.

Dans la liste ci-dessus, les nombres chromosomiques somatiques sont indiqués en caractères gras alors que les nombres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus étudiés. L'astérisque signale les nombres chromosomiques inédits. Les mêmes conventions sont utilisées pour les résultats relatifs à l'espèce suivante.

Chez le *M. perennis*, les 807 individus qui ont fait l'objet d'un contrôle caryologique ont été échantillonnés dans 298 populations. Le polymorphisme caryologique est particulièrement large. Plusieurs valences inédites viennent compléter les données publiées dans nos travaux antérieurs: $2n = 47(3)$, $48(179)$, $49(1)$, $51(1)$, $52(3)$, $54(1)$, $56(16)$, $58(3)$, $59(2)^*$, $60(3)$, $61(4)$, $62(14)$, $63(68)$, $64(208)$, $65(44)$, $66(10)$, $67(7)$, $68(8)$, $69(6)$, $70(5)$, $71(6)$, $72(16)$, $73(5)$, $75(8)$, $76(8)$, $77(7)$, $78(19)$, $79(25)$, $80(76)$, $81(11)$, $82(6)$, $83(4)^*$, $84(1)$, $86(1)^*$, $88(1)^*$, $94(1)^*$, $96(14)^*$, $97(1)$, $98(3)$, $99(1)^*$, $101(1)$, $111(4)^*$, $112(2)^*$.

3.2. L'aneuploïdie

L'aneuploïdie est relativement fréquente chez les *M. perennis* et *M. ovata*, mais elle affecte à des degrés divers les différents cytodèmes. En dépit d'un échantillonnage inégal des différents taxons, l'aneuploïdie semble inexistante au niveau diploïde et elle n'intéresse respectivement que 5% des tétraploïdes et 7% des hexaploïdes. Parmi les valences paires, ce sont les octoploïdes et les décaploïdes qui offrent la plus haute fréquence d'aneuploïdes, respectivement 43% et 52%. Parmi les valences impaires qui représentent quelque 9% de notre échantillonnage total, il n'est pas étonnant de trouver un haut taux d'aneuploïdes, soit 47%. D'une manière générale mais attendue, ce sont les valences les plus élevées, valences paires et impaires confondues, qui offrent la plus haute fréquence d'aneuploïdes, soit près des 50%. Le phénomène ressort de deux causes indissociables, les irrégularités méiotiques liées à la polyploïdie et la fréquence des hybrides engendrant des valences impaires.

Chez le *M. ovata* tétraploïde, la méiose semble régulière avec 16 bivalents. En revanche, des multivalents ont été observés chez les aneuploïdes à $2n = 54$ d'Ardez (Grisons, Suisse) et à $2n = 33 + 1B$ de Mödling (Basse-Autriche). La ségrégation y est nécessairement dissymétrique, par exemple $25 + 29$ à Ardez.

A la méiose du *M. perennis*, tous les cytotypes étudiés présentent un à plusieurs multivalents, à côté d'un nombre plus élevés de bivalents. Ainsi, les individus hexaploïdes, qui possèdent la valence la plus basse observée chez le *M. perennis*, offrent au moins un tétravalent. Toutefois, la ségrégation des multivalents paraît généralement symétrique, car à ce niveau de polyploïdie, 93% des individus hexaploïdes sont euploïdes. D'une manière générale, la fréquence des aneuploïdes, faible à la périphérie de la distribution du complexe, augmente au fur et à mesure que l'on se rapproche du centre de gravité alpine-balkanique. Autrement dit, les aneuploïdes sont d'autant plus fréquents que les cytodèmes sympatriques sont plus nombreux (cf. § 3.7. et 4.).

Dans le complexe du *M. perennis*, les longs chromosomes sont rarement impliqués dans l'aneuploïdie, même chez les races hautement polyploïdes. Il semble que la balance génique soit particulièrement sensible au rapport du nombre de longs chromosomes sur le nombre de génomes.

3.3. Chromosomes B

Indépendamment de l'aneuploïdie, le polymorphisme caryologique est encore accru par la présence, jamais observée dans ce genre, de chromosomes B (fig. 2-7).

Chez le *M. ovata*, leur nombre varie de 1 à 6 suivant les individus et les populations (entre parenthèses, le nombre d'individus observés): $2n = 16 + 1-2B(3)$, $32 + 2-6B(13)$, $33 + 1B(1)$,

33 + 3B(1), 34 + 1B(1), 48 + 1-5B(8), 50 + 5B(1), 51 + 1B(1), 52 + 1B(1). Les chromosomes B sont présents dans les trois valences principales $2x$, $4x$ et $6x$ et cela chez les individus tant euploïdes qu'aneuploïdes.

Chez le *M. perennis*, la fréquence des chromosomes B paraît plus basse, seuls 14 individus sur les 807 étudiés en possédaient un à six: $2n = 48 + 1-2B(2)$, $48 + 6B(1)$, $61 + 2B(1)$, $62 + 2B(1)$, $63 + 1B(3)$, $64 + 1B(1)$, $64 + 3B(1)$, $67 + 1B(1)$, $76 + 1B(1)$, $79 + 1B(1)$, $80 + 1B(1)$.

3.4. Noyaux interphasiques et nombres de nucléoles

Quelle que soit l'espèce ou la valence chromosomique, toutes les Mercuriales du complexe *perennis* offrent un noyau interphasique à structure chromatique semiréticulée (KRÄHENBÜHL & KÜPFER, 1995). A l'échelle du genre, en revanche, les structures des noyaux interphasiques paraissent beaucoup plus variées (Krähenbühl, en préparation).

D'une manière générale, le nombre de nucléoles par noyau varie entre 1 et 2 chez les diploïdes et entre 1 et 7 chez les polyploïdes. Aucun lien direct entre ce nombre et la valence chromosomique ne peut être établi, tant chez le *M. ovata* que chez le *M. perennis* s.str.

3.5. Caryotype et nombre chromosomique de base

Dans l'ensemble des mitoses observées chez les trois espèces, les chromosomes peuvent être répartis en deux classes en fonction de leur longueur. Les chromosomes courts à moyens d'une part, les plus nombreux, mesurent de 1.5 à 2.5 μ de longueur. Les chromosomes longs, d'autre part, atteignent quelque 4 à 5 μ .

Chez tous les cytotypes du complexe *M. ovata* — *perennis*, nous relevons la même asymétrie du caryotype mentionnée précédemment par KRÄHENBÜHL (1984) et KRÄHENBÜHL & KÜPFER (1995). Toutes les différentes valences chromosomiques observées sont construites sur un même génome de base à $x = 8$, comprenant sept chromosomes courts et un long. Ainsi, quelle que soit la valence chromosomique, le degré de polyploidie de chaque individu euploïde peut être déduit, sauf rares exceptions (fig. 7), du nombre de longs chromosomes (fig. 1-6).

Les chromosomes satellitifères ne paraissent pas suivre une règle semblable. Ils sont généralement peu nombreux, le plus souvent en nombre inférieurs à la valence chromosomique chez les hauts polyploïdes. Parfois même, un seul gros satellite est bien apparent, attaché à un chromosome de taille intermédiaire.

L'asymétrie chromosomique n'est pas liée au déterminisme du sexe. La présence de chromosomes sexuels chez les Mercuriales dioïques n'a jamais été établie. Sur l'ensemble de nos résultats, aucune différence caryologique n'a pu être mise en évidence entre les individus mâles et femelles. Chez le *M. annua*, LOUIS (1989) a pu établir que le déterminisme du sexe est contrôlé par trois gènes.

3.6. Distribution des différents cytodèmes européens

a. *Mercurialis ovata* (fig. 10 et 15):

La distribution du complexe *M. ovata* paraît relativement simple. Les populations partageant le caractère diploïde primitif sont confinées dans des stations isolées, dans le nord-ouest du Péloponnèse et sur l'île d'Andros. Notre inventaire caryologique assez large ne nous laisse guère espérer trouver d'autres populations diploïdes sinon peut-être en Eubée (Grèce) et en Anatolie méditerranéenne.

Les cytodèmes tétraploïdes, qui expriment le mieux le phénotype du *M. ovata*, paraissent aussi les plus répandus, de la Turquie d'Europe et des Balkans subméditerranéens à l'Europe centrale et aux Abruzzes. Quelques populations se trouvent isolées à Regensburg (Allemagne) et à Litomerice (République Tchéque, KUBÁT, 1986).

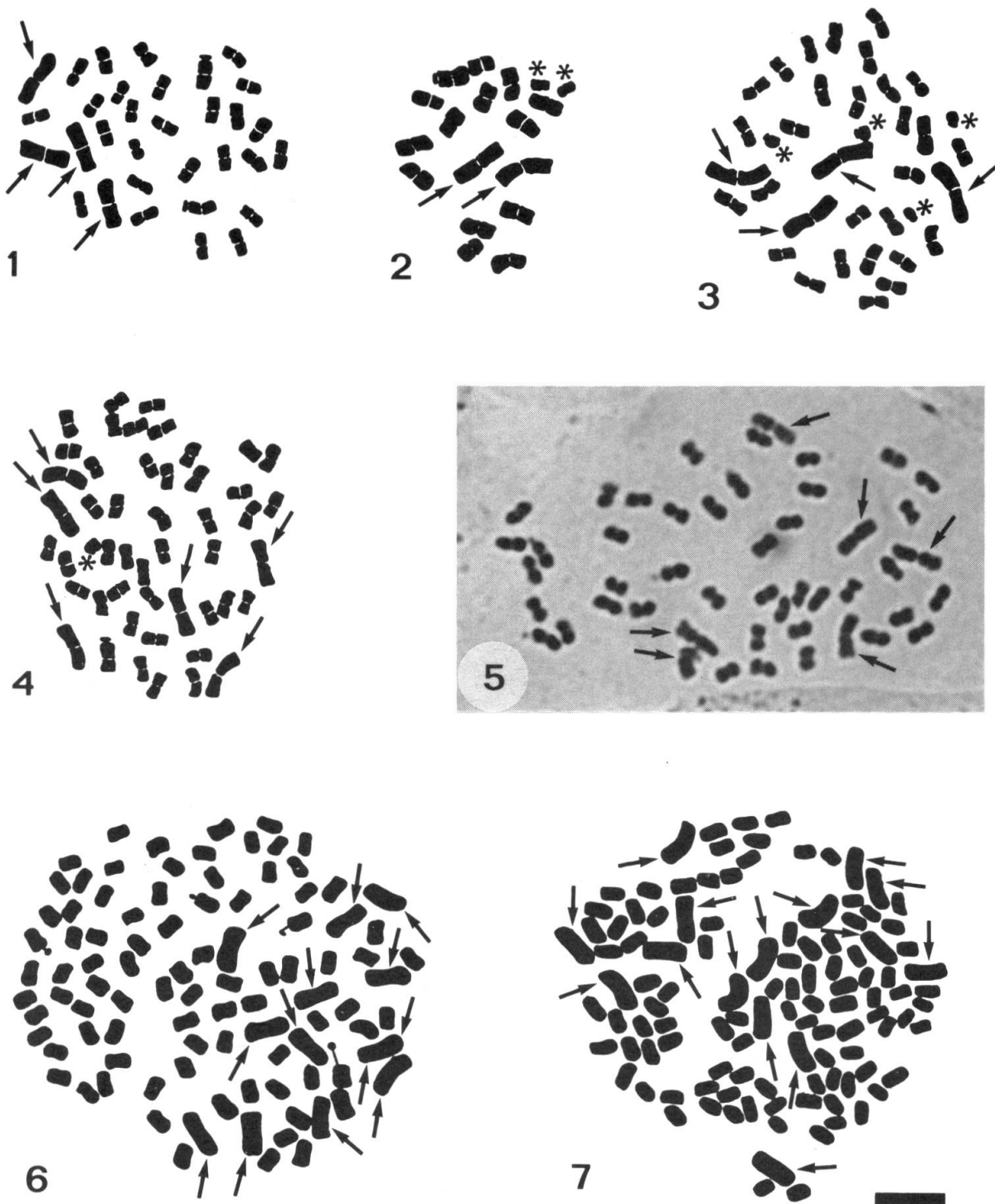


Fig. 1-7. — Mitoses somatiques chez *Mercurialis*.
 1, *M. ovata* ($2n = 32$); 2, *M. ovata* ($2n = 16+2B$); 3, *M. ovata* ($2n = 32+4B$); 4, *M. ovata* ($2n = 48+1B$); 5, *M. perennis* ($2n = 48$); 6, *M. perennis* ($2n = 96$); 7, *M. perennis* ($2n = 112$). Les flèches désignent les longs chromosomes et les astérisques les chromosomes B. Le trait représente 5μ .

Les populations hexaploïdes principales occupent le versant sud des Alpes, en Lombardie, de part et d'autre du lac de Garde (fig. 15). Dans le nord-ouest des Balkans, des individus hexaploïdes sont partiellement sympatriques avec certaines populations du *M. perennis* et avec des cytodèmes tétraploïdes du *M. ovata*.

A Ardez (Suisse), les cytotypes hexaploïdes appartiennent sans conteste au *M. ovata*, tandis que les individus à $2n = 72$ chromosomes sont de véritables *M. perennis*. Les deux taxons croissent ensemble dans cette localité à quelques centaines de mètres seulement l'un de l'autre.

b. *Mercurialis perennis* (fig. 11 à 15):

Les cytodèmes hexaploïdes (6x) du *M. perennis* sont principalement sud-européens et corses (fig. 11). Ils remontent vers l'Europe centrale le long du Rhône dépassant la Côte-d'Or et les Vosges pour atteindre la région de Nancy. Quelques populations disséminées croissent au pied sud-est du Jura et dans des stations relativement séchardes sur les crêtes jurassiennes (fig. 14). Vers l'est, leur distribution principale ne semble pas dépasser la ligne Bâle — Venise. Toutefois, quelques individus hexaploïdes sont encore dispersés de la Bosnie-Herzégovine à la Slovénie (Makljen, Bosnie-Herzégovine; Vratnik, Croatie; Ajdovscina, Slovénie) où ils sont toujours minoritaires parmi d'autres cytotypes.

La distribution des cytodèmes octoploïdes (8x) paraît globalement plus occidentale que la précédente (fig. 12 et 14). Le taxon octoploïde est même le seul représenté dans les régions atlantiques, du nord de l'Espagne à la Belgique et au sud des Iles Britanniques. Dans toutes les situations où il paraît sympatrique avec le taxon hexaploïde, par exemple sur le versant nord des Pyrénées et le long du Jura, dans le nord de l'Italie et en Corse, il manifeste une nette préférence pour les stations plus fraîches. Sa limite orientale se situe en Europe centrale où son importance relative par rapport au taxon décaploïde devra faire l'objet de vérifications supplémentaires, particulièrement en Slovaquie et en Hongrie.

Les cytodèmes décaploïdes (10x) sont bien représentés en Europe centrale (fig. 13-14). En Suisse, sur le versant nord des Alpes, en Autriche et en Pologne, ils sont même les plus répandus. Il en est de même dans le domaine méridional de la distribution, au sud de l'Italie et dans les Balkans.

Les cytodèmes dodécaploïdes (12x) ont été observés aux confins de la distribution générale du complexe, mais, contre toute attente, dans la partie méridionale, en Sicile, en Campanie et à l'est de la Mer Noire, au pied sud-ouest du Caucase (fig. 13). Une population (trois individus étudiés) est plus isolée, en Croatie, au cœur d'une région où le polymorphisme chromosomique est particulièrement intense. D'autres individus dodécaploïdes apparaissent sporadiquement dans des populations associant d'autres cytotypes (fig. 14). Enfin, la plus haute valence chromosomique, 14x, a été déterminée sur une population de Géorgie (Suchumi; cf. fig. 13).

Sur la base des connaissances actuelles, le nombre chromosomique somatique $2n = 42$ publié par BAKSAY (1957) pour le *M. perennis* paraît erroné (tab. 1). S'agit-il d'une erreur d'impression rapportant un nombre gamétique à un nombre somatique? Cela n'est pas exclu car le taxon décaploïde ($2n = 80$) n'est pas rare en Europe centrale. De même, pour le *M. longistipes*, considéré par BAKSAY (l.c.) comme l'hybride probable entre les *M. ovata* et *M. perennis*, le nombre chromosomique $2n = 64$ indiqué par cet auteur nous paraît peu vraisemblable, tout au moins chez un hybride de première génération. En Hongrie, d'où provient le matériel étudié par Baksay, les deux parents doivent être respectivement tétraploïde ($2n = 32$) pour le *M. ovata* et octoploïde ($2n = 64$) ou décaploïde ($2n = 80$) pour le *M. perennis*.

3.7. Origine du polymorphisme chromosomique

La polyploïdisation est souvent mise en corrélation avec la production de gamètes non réduits ou avec des processus d'hybridation interraciale, voire interspécifique. Les deux mécanismes ne sont d'ailleurs pas mutuellement exclusifs. Le froid influence la mise en place du fuseau achromatique et conduit à la production de gamètes non réduits. Chez le *M. perennis*, ce phénomène pourrait

être favorisée par la floraison très précoce. La méiose serait perturbée par les facteurs climatiques très instables au moment où elle intervient, à la fin de l'hiver, saison où les gels ne sont pas rares.

Chez quelques individus, nous avons observé des microspores sensiblement plus grandes, sans doute non réduites, à côté de grains de pollen de taille normale. Bien que nous n'ayons jamais confirmé la présence de gamètes non réduits sur des mitoses polliniques, nous la suspectons fortement dans de tels cas. Les individus présentant des grains plus grands, environ 1-5% du nombre analysé, restent toutefois excessivement rares. Deux cas ont été observés chez le *M. leiocarpa* (Mie et Okayama, Japon), un seul chez le *M. ovata* (Bavière, Allemagne) et quatre chez le *M. perennis* (Bavière, Allemagne; Trento, Roma et Messina, Italie).

Le rôle effacé joué par les gamètes non réduits est encore attesté par les données cytogéographiques. Le nombre de populations associant des individus majoritaires à valence chromosomique $p \cdot x$ (où p est un nombre entier positif) et un ou plusieurs individus minoritaires à valence $\frac{3}{2} p \cdot x$ sont rares. A Ardez (Alpes suisses, vallée supérieure de l'Inn), l'un de nous (KRÄHENBÜHL, 1984) avait imaginé un tel processus. Les deux populations distantes de quelque 200 mètres offrent bien des individus respectivement $6x$ et $9x$. Pourtant, aujourd'hui, à la lumière des résultats morphologiques, la filiation directe, $6x \rightarrow 9x$, nous paraît moins probable. Les individus $6x$ appartiennent au *M. ovata* alors que les individus $9x$ se rapprochent plus du *M. perennis*. Dans le Jura, où deux valences principales $6x$ et $8x$ sont localement sympatriques, des individus $10x$ ($2n = 80$), isolés, ont été trouvés. Ils pourraient résulter d'une hybridation au cours de laquelle le partenaire $6x$ aurait fourni un gamète non réduit ($n = 6x = 48$) et le parent $8x$ un gamète réduit ($n = 4x = 32$). Cependant, le phénomène pourrait être plus complexe car les individus décaphloïdes coexistent dans le Jura avec des individus euploïdes et aneuploïdes offrant 5, voire 7, degrés de polyploïdie différents.

L'évolution du complexe porte l'empreinte du comportement reproductif des *M. ovata* et *M. perennis*. Le complexe européen réunit des plantes dioïques, même si exceptionnellement, en fin de saison, des individus initialement unisexués peuvent porter des fleurs de l'autre sexe. La dioécie serait fonctionnelle, plus somatique que génétique (Krähenbühl, non publié). L'allogamie paraît donc obligatoire lors de la saison principale de reproduction. D'autre part, dans le couple *M. ovata* et *M. perennis*, l'isolement reproductif paraît faible entre cytotypes tant conspécifiques qu'hétérospécifiques. Comme les principales valences chromosomiques offrent une sympatrie régionale, il est hors de doute que l'hybridation a joué un rôle considérable dans l'élargissement du polymorphisme chromosomique.

Des cas d'hybridation entre cytodèmes sont incontestables, par exemple là où des individus $7x$, rares, coexistent avec des individus plus nombreux $6x$ et $8x$, ou encore dans les populations associant $8x$, $9x$ et $10x$. Dans bien d'autres cas, notre échantillonnage est encore trop faible pour comprendre la coexistence d'individus $6x + 7x$, $8x + 9x$, $9x + 10x$ ou $10x + 12x$. L'exemple le plus significatif se situe à Mödling en Autriche, dans une région où les deux espèces *M. ovata* et *M. perennis* sont sympatriques. Sept valences différentes, respectivement $4x$, $5x$, $6x$, $7x$, $8x$, $9x$ et $10x$ se côtoient. L'étude morphologique en cours permettra peut-être d'identifier les hybrides. Il nous paraît déjà hors de doute que le polymorphisme caryologique stationnel est lié à des phénomènes répétés d'hybridation et de rétrocroisement.

Les valences chromosomiques impaires ne semblent pas affecter notablement la fertilité, mais elles engendrent une fréquence élevée d'aneuploïdes. Les valences impaires ne représentent sans doute qu'un état intermédiaire. Au gré des générations, le nombre somatique des descendants glisse vers une valence paire, progressivement euploïde, soit par gain, soit par perte de chromosomes. A Mödling (Autriche) par exemple, les deux cytodèmes euploïdes majoritaires qui entrent en compétition sont respectivement tétraploïde pour le *M. ovata* et décaphloïde pour le *M. perennis*. Les cinq valences intermédiaires ($5x$, $6x$, $7x$, $8x$, $9x$) dérivent d'hybridations et d'aneuploïdies répétées selon un schéma illustré dans la figure 8. Le processus pourrait se répéter d'une manière polytopique, dans les Balkans en particulier.

Sur la base du schéma de la figure 8, le principe postulé par STEBBINS (1980) que "most polyploid series observed in nature represent an unidirectional evolution from lower to higher levels" doit être nuancé dans le complexe du *M. perennis*. D'une part, dans nos résultats indiquant des valences hexaphloïdes ou octophloïdes, certains appartiennent à de véritables cytodèmes, bien établis dans un territoire assez large. D'autres, au contraire, observés dans des régions où plusieurs

cytodèmes sont sympatriques, apparaissent nettement plus récents. Ils sont sans doute issus de processus semblables à ceux décrits dans la figure 8.

Un autre problème est posé par l'une des valences les plus élevées, soit dodécaploïde ($2n = 96$). Elle n'apparaît pas partout comme la plus récente. Au sud de l'Italie (Sicile) et à l'est de la mer Noire (Colchide) par exemple, les cytodèmes dodécaploïdes participent à une végétation forestière primitive, abritant des espèces reliques. Dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne nous permet d'affirmer que la coïncidence est fortuite et révèle une polyploïdisation récente, indépendante dans les deux territoires. Les populations italiennes et géorgiennes pourraient résulter d'une même ancienne polyploïdisation. Seule une étude du génome des différents cytodèmes pourra nous renseigner sur leur degré de parenté et sur leur âge relatif (SOLTIS & SOLTIS, 1988 et 1991; DOYLE & al., 1990).

L'isolement génétique faible entre différents cytotypes sympatriques est parfois compensé par une différenciation écotypique. La situation était particulièrement tranchée à Andréis (nord-est de l'Italie) où le *M. ovata* croissait sur une crête, dans une ambiance subméditerranéenne, alors que le *M. perennis* se développait à l'ubac, dans un microclimat nettement plus mésophile. Tous les 9 individus étudiés étaient euploïdes, $4x$ pour les *M. ovata* et $10x$ pour les *M. perennis*. Sur la base de notre échantillonnage, aucun intermédiaire n'a été trouvé.

Un dernier processus pourrait favoriser les mutations génomiques, l'endopolyploïdie. Ainsi, chez des individus diploïdes des *M. ovata* et *M. leiocarpa* (KRÄHENBÜHL & KÜPFER, 1995), nous avons observé des métaphases tétraploïdes, à côté de mitoses diploïdes, dans les méristèmes apicaux des racines. Ce phénomène évoqué pour d'autres espèces a généralement été réfuté (KÜPFER, 1974; HARLAN & DE WET, 1975). Dans le complexe du *M. perennis*, nos résultats confirment ce point de vue. L'endopolyploïdie a été rencontrée dans des populations qui paraissent homogènes et qui ont précisément conservé le caractère diploïde plésiomorphe.

4. Conclusions

Le complexe polyploïde formé par les *M. perennis* et *M. ovata* est l'un des plus larges inventoriés chez les Angiospermes. Il correspond à un "mature polyploid complex" au sens de STEBBINS (1971). Les valences somatiques euploïdes, paires et impaires, constituent une série complète entre $2x$ et $14x$, à l'exception de la valence triploïde qui n'a jamais été observée. Dans le complexe de l'*Helictotrichon bromoides* — *H. pratense*, GERVAIS (1973) avait établi que la longueur des chromosomes décroissait parallèlement à l'augmentation du degré de polyploïdie. Chez le *M. perennis* s.l., la multiplication des génomes n'est pas concomitante d'une diminution de taille de chromosomes. Il restera cependant à démontrer expérimentalement que la quantité d'ADN est directement proportionnelle à la valence chromosomique.

Tout type de variation du nombre chromosomique confondu, il ressort du tableau 2 que le polymorphisme caryologique est généralement proportionnel au nombre de populations étudiées. En Suisse où 445 individus appartenant à 146 populations ont été analysées, toutes les valences reconnues dans le complexe du *M. perennis* ont été trouvées, à l'exception des plus élevées observées à la limite austro-orientale (Géorgie) de la distribution. On peut penser qu'un échantillonnage plus dense de toutes les régions périphériques aux Alpes mettra en évidence une très grande variabilité. A noter cependant que pour des échantillonnages comparables, les populations françaises (137 individus appartenant à 53 populations) paraissent moins variables que les populations italiennes, croates et autrichiennes. Le domaine majeur de la différenciation caryologique paraît donc centré sur la moitié orientale des Alpes, y compris les piémonts limitrophes et les Balkans.

Par rapport au centre de gravité de la distribution du complexe, la situation marginale des populations françaises pourrait expliquer l'appauvrissement de la variabilité caryologique. L'explication est à première vue insuffisante car l'amplitude du gradient caryologique est en gros la même. Toutes les valences principales reconnues en Suisse, comprises entre $6x$ et $10x$, ont été observées en France. Seuls les cytotypes les plus élevés, avoisinant $12x$, n'y ont pas été trouvés. En réalité, ce sont essentiellement les nombres chromosomiques aneuploïdes et les valences chromosomiques impaires

(7x, 9x) qui sont moins nombreuses ou font défaut. Des cartes 11 à 13, il apparaît que les distributions des différents cytodèmes sont relativement bien séparées en France. L'hexaploïde n'occupe que la moitié méridionale du territoire avec une transgression dans des stations chaudes le long de la vallée du Rhône et de la Saône jusqu'en Lorraine. Dans les régions atlantiques, l'octoploïde paraît seul représenté, alors que le décaploïde pénètre à peine en France, où il n'a été récolté jusqu'ici qu'en Alsace. L'allopatrie relative des principaux cytodèmes 6x, 8x et 10x diminue considérablement les chances de croisements interraciaux, l'un des facteurs déterminant du polymorphisme caryologique stationnel. En Suisse, en revanche, la plupart des cytodèmes sont assez largement répandus et sympatriques, d'où une variabilité caryologique presque explosive par endroit.

Les deux complexes du genre *Mercurialis*, le *M. annua* s.l. étudié par DURAND (1963) et le *M. perennis* s.l., présentent une différence fondamentale. Ainsi, chez le *M. annua*, les populations diploïdes sont les plus largement répandues, offrant aussi un net caractère anthropophile. Le *M. annua* diploïde est un taxon rudéral largement répandu dans les cultures et les milieux perturbés. En revanche, chez le *M. perennis*, les patroendémiques sont confinés à un territoire étroit dans la partie la plus méridionale de l'aire balkanique du complexe. Pour le *M. leiocarpa*, l'aire du patroendémique se révélera peut-être un peu plus large qu'elle apparaît aujourd'hui. Cependant, force est de remarquer qu'elle est confinée à des territoires de conservation où les diploïdes participent à une flore d'une très grande richesse en endémiques. Enfin, si l'extension du *M. annua* diploïde semble se poursuivre aujourd'hui, celle des diploïdes des *M. ovata* et *M. leiocarpa* est des plus improbables.

La très grande différence de comportement cytogéographique des deux complexes *M. annua* et *M. perennis* trahit sans doute une histoire indépendante et très différente. La parenté des *M. annua* s.l. et *M. perennis* s.l., suggérée par l'identité du nombre chromosomique de base, pourrait même être plus apparente que réelle. Il n'est pas exclu que le nombre de base $x = 8$ résulte d'une homoplasie plus qu'il ne révèle une symplesiomorphie.

Dans le complexe du *M. perennis*, l'appartenance de deux individus à une même valence chromosomique euploïde n'implique pas qu'ils appartiennent à un même taxon. Il est hors de doute que l'évolution caryologique des Mercuriales vivaces à $x = 8$ est particulièrement complexe. Plusieurs phases de polypléidisations se sont succédées; les premières sont assurément préglaciaires. Après la dernière glaciation, le domaine alpin a été touché par plusieurs courants confluent de migration, issus des foyers de conservation. De la rencontre des races hexaploïdes, réfugiées dans le sud-ouest de l'Europe, et octoploïdes, conservées le long des côtes atlantiques, est née un nouvel accès de diversification caryologique. Une partie au moins des décaploïdes a pu naître d'une telle rencontre, mais il paraît certain que les populations 10x sont polytopiques et que leur émergence est asynchrone. Il ne fait aucun doute aussi que la différenciation de nouvelles races chromosomiques se poursuit aujourd'hui comme l'atteste les nombreuses populations associant plus de trois degrés de polypléidie, dans le Jura, sur le versant nord des Alpes, en Autriche. Des recherches plus approfondies à l'échelle des populations apporteront encore de nombreux exemples.

Si les grands traits de l'histoire postglaciaire du complexe peuvent être brossés, les premières étapes de la polypléidisation restent très difficiles à placer dans l'échelle de temps. Un des paradoxes de la distribution du complexe *M. perennis* tient à la situation méridionale des valences les plus basses, mais aussi des plus élevées.

Par leurs affinités morphologiques étroites et leurs préférences écologiques identiques pour les sous-bois sur sols carbonatés, les complexes des *M. perennis* — *M. ovata* d'une part, et *M. leiocarpa* d'autre part manifestent une parenté indiscutable (fig. 9). L'ancêtre commun des Mercuriales vivaces à $x = 8$ devait occuper, au Tertiaire, un large territoire sud-eurasiatique dans des forêts tempérées à subtropicales. Si les données relatives au *M. leiocarpa* sont trop fragmentaires pour en reconstituer l'évolution récente, il apparaît cependant nettement, sur la base morphologique et caryologique, que son histoire à l'est de l'Himalaya est indépendante de celle du complexe européen. Au moins deux foyers de polypléidisation ont touché indépendamment le couple de vicariants, *M. leiocarpa*, du sud-est asiatique, et *M. ovata-perennis*, européen. Les deux complexes ont conservé des phénotypes trahissant leurs étroites affinités et une préférence marquée pour les sols carbonatés, même si localement des écotypes tolèrent des sols acides. Dans les deux cas, les diploïdes se sont maintenus dans des régions épargnées par les glaciations.

Le patroendémique du *M. leiocarpa* a été trouvé sur des lapiés calcaires dominant la ville de Kunming, sur les derniers contreforts himalayens. En Europe, les populations diploïdes conservées en Grèce appartiennent aussi à des territoires de conservation, le Péloponnèse et les îles de la mer Egée.

Que le caractère diploïde constitue une symplésiomorphie est attesté par sa distribution même. Les patroendémiques sont confinés à des territoires majeurs de la diversité floristique, le sud des Balkans en Europe, le sud-est de la chaîne himalayenne en Asie. Ils constituent un couple de taxons vicariants au sens strict du terme. Leur ancêtre commun a dû occuper un territoire plus vaste au Tertiaire, probablement dans les sous-bois de forêts subtropicales où les Mercuriales devaient côtoyer des *Araceae*, *Dioscoreaceae* (af. *Tamus*), *Ericaceae* (*Rhododendron* sect. *Azalea*), *Liliaceae* (*Smilax*) qui ont laissé des représentants dans les forêts tempérées à subtropicales.

Alors que bien des espèces des forêts tertiaires ont vu leur distribution entamée par l'extension des espèces plus cryophiles, les Mercuriales ont conservé une compétitivité élevée grâce à leur souplesse caryologique. Aujourd'hui, les populations diploïdes n'occupent guère plus du 1% de l'aire totale du complexe *M. ovata* — *perennis*.

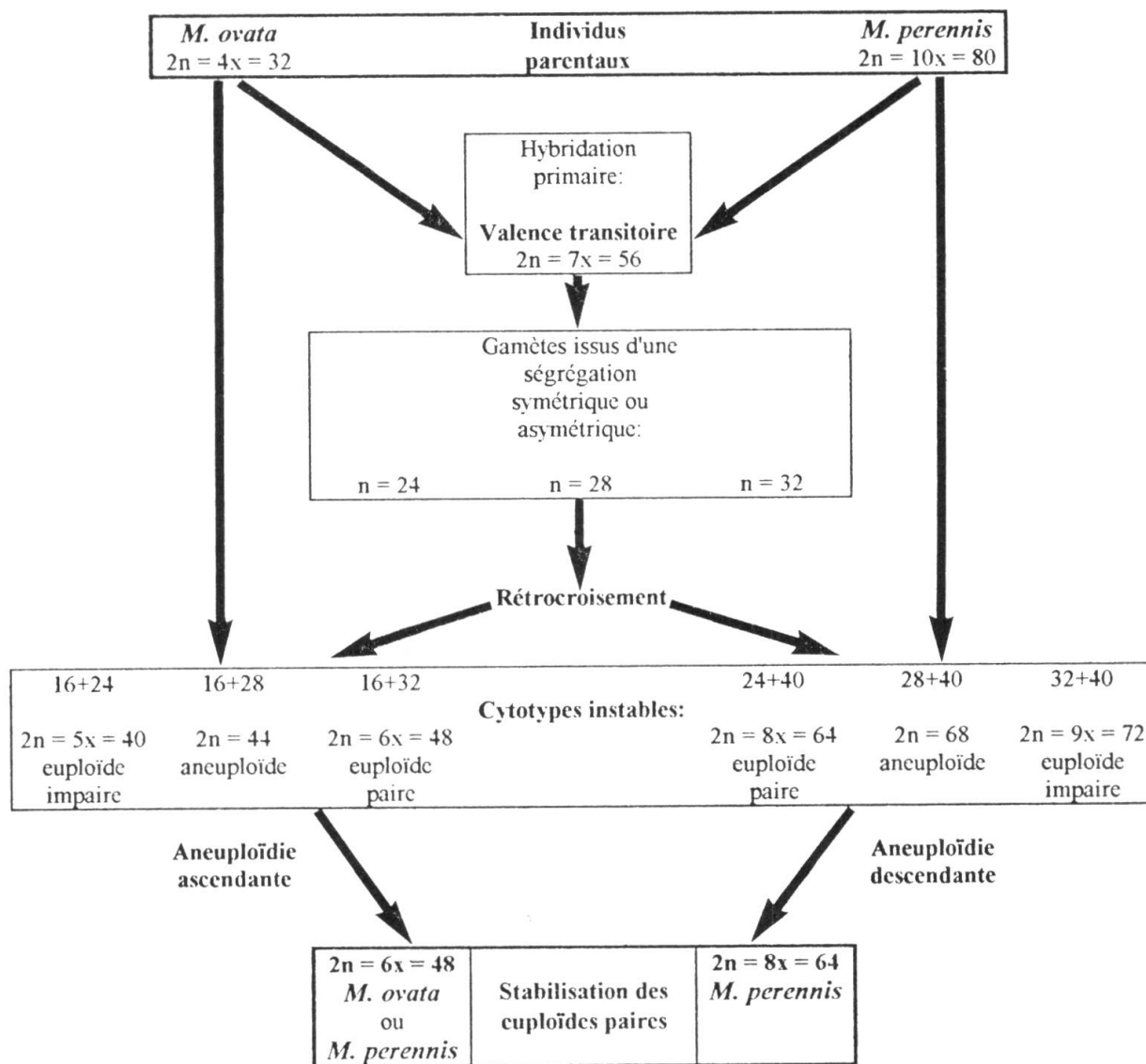


Fig. 8. — Schéma hypothétique illustrant le croisement entre *Mercurialis ovata* tétraploïde et *M. perennis* décaploïde ainsi que la différenciation caryologique subséquente, impliquant la formation de valences chromosomiques transitoires instables.

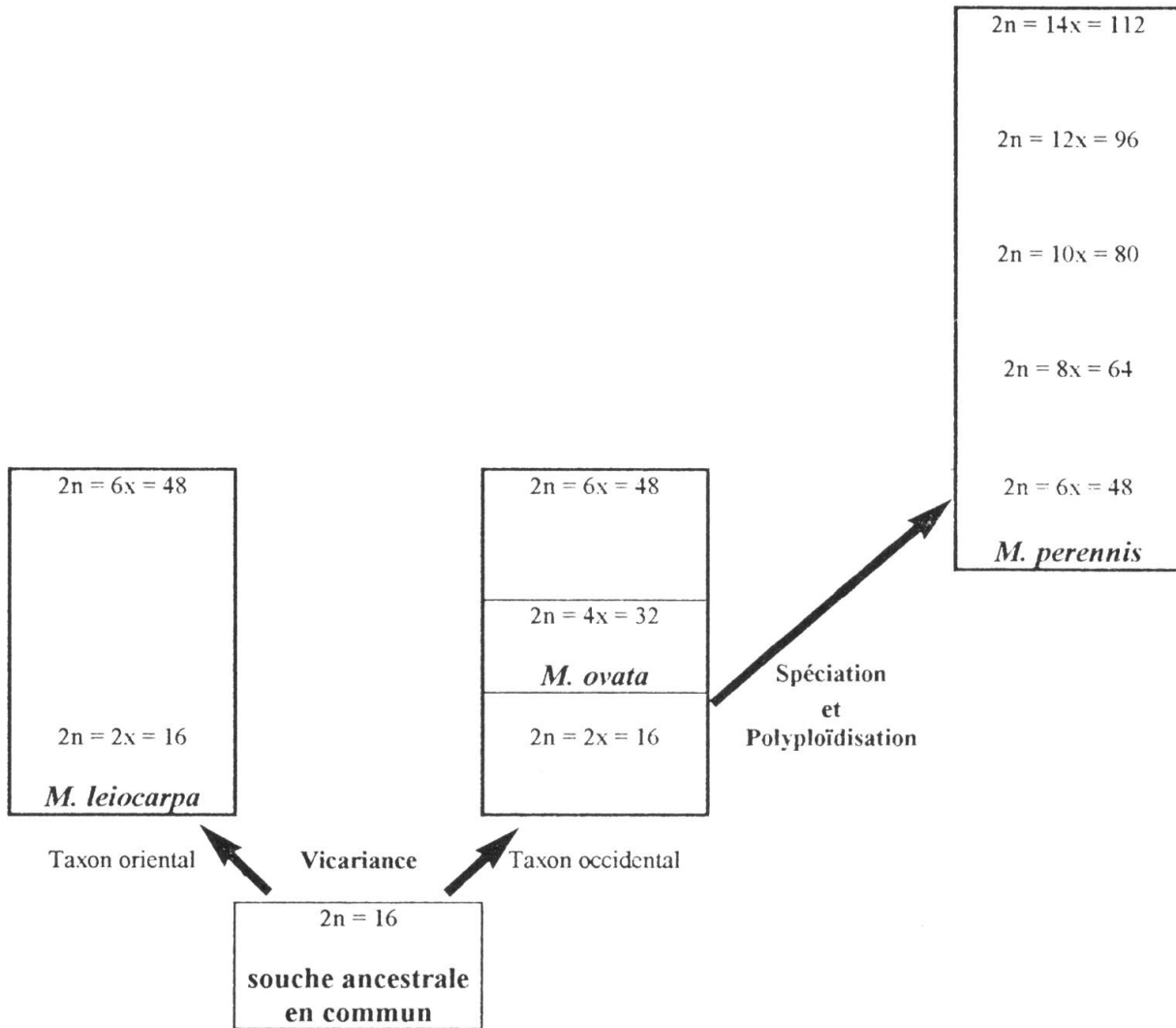


Fig. 9. — Essai de phylogénie des cytodèmes euploïdes paires chez les *Mercurialis leiocarpa*, *M. ovata* et *M. perennis*.

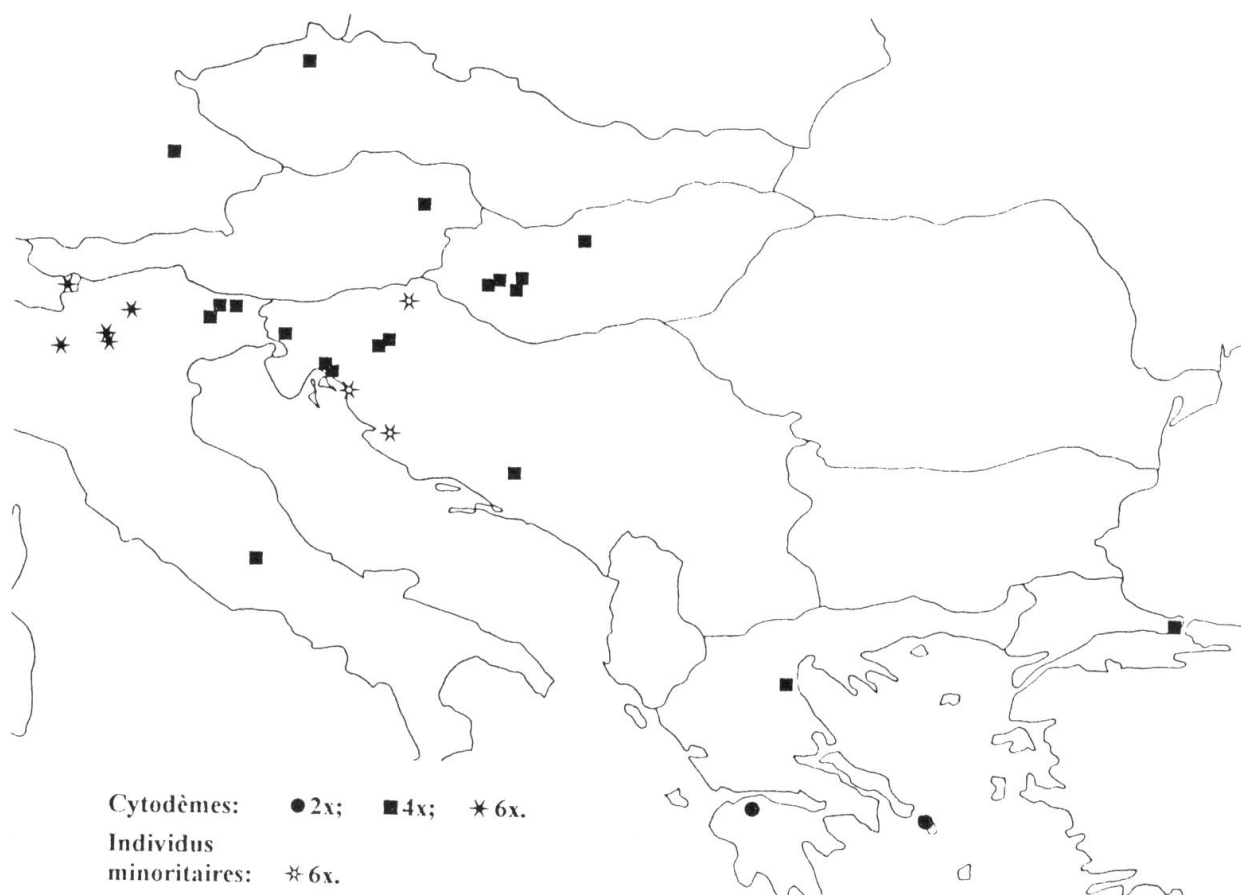


Fig. 10. — Carte de distribution des principaux cytotypes (2x, 4x et 6x) du *Mercurialis ovata* ($x = 8$).

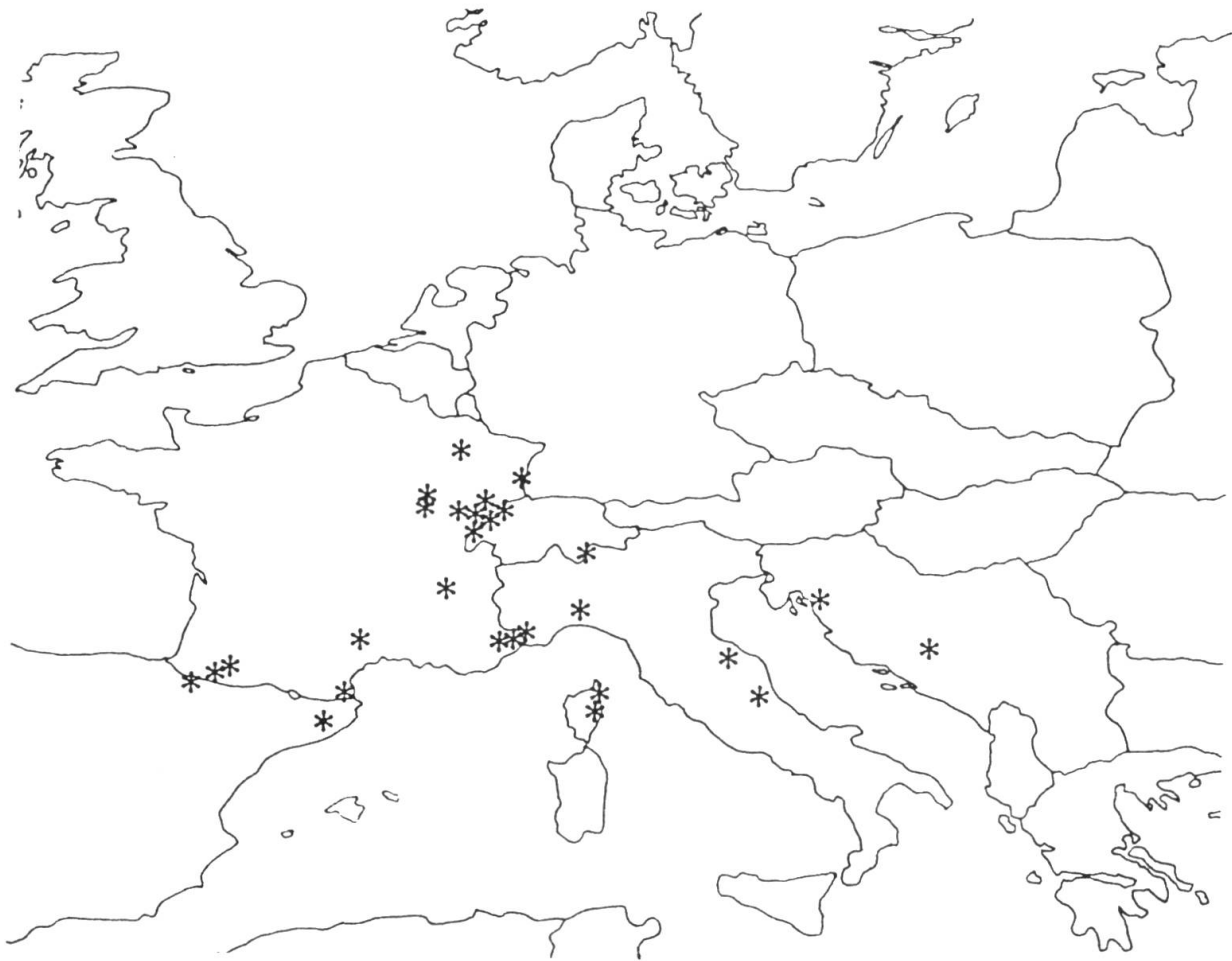


Fig. 11. — Carte de distribution des cytodèmes hexaploïdes (6x) du *Mercurialis perennis* (x = 8).



Fig. 12. — Carte de distribution des cytotypes octoploïdes (8x) du *Mercurialis perennis* (x = 8).



Fig. 13. — Carte de distribution des cytodèmes décaploïdes (10x), dodécaploïdes (12x) et tétradécaploïdes (14x) du *Mercurialis perennis* ($x = 8$).

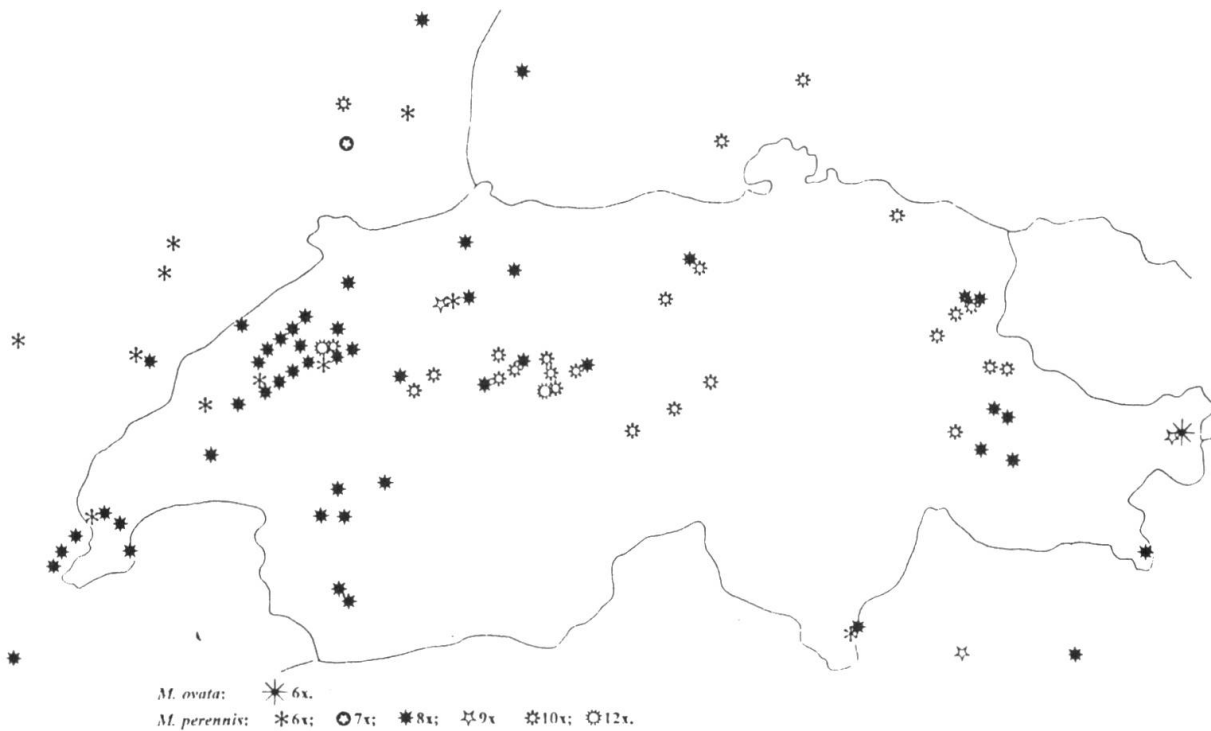


Fig. 14. — Carte de distribution des principaux cytodèmes ($x = 8$) des *Mercurialis ovata* (6x) et *M. perennis* (6x, 7x, 8x, 9x, 10x et 12x) en Suisse et dans les régions limitrophes.

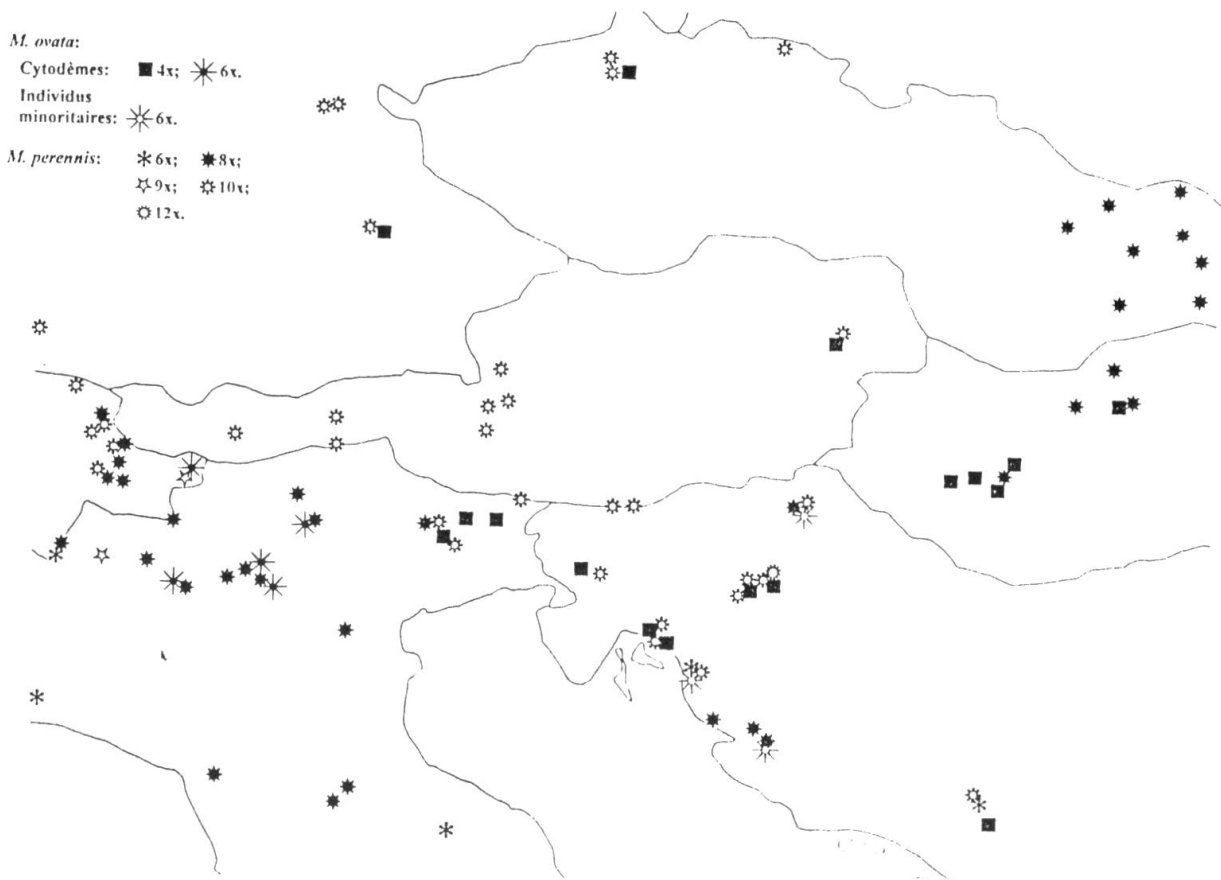


Fig. 15. — Carte de distribution des principaux cytotaxons ($x = 8$) des *Mercurialis ovata* (4x et 6x) et *M. perennis* (6x, 8x, 9x, 10x et 12x) en Autriche et dans les régions limitrophes.

REMERCIEMENTS

Nous sommes très reconnaissants aux collaborateurs de l'Institut de botanique, en particulier à M^{mes} M.-M. Duckert-Henriod, M. Montemurro, F. Vuillemin, MM. D^r F. Felber, B. Clot, V. Pierlot de nous avoir récolté du matériel. Il nous est un agréable devoir de remercier MM. Professeur C. Favarger, Y.-M. Yuan et Y. Delamadeleine pour l'aide apportée lors de la rédaction du manuscrit. Nous tenons également à remercier MM. R. Choffat et F. Burri pour le traitement des données et la réalisation des documents cartographiques. Nos plus vifs remerciements vont également aux responsables des jardins botaniques qui nous ont envoyé des graines récoltées dans la nature.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAKSAY, L. (1957). The chromosome numbers and cytotoxicological relations of some European plant species. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 8: 169-174.
- BENNETT, M. D. (1972). Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci.* 181: 109-135.
- CHUANG, T.-I., C. Y. CHAO, Wilma W. L. HU & S. C. KWAN (1963). Chromosome numbers of the vascular plants of Taiwan, I. *Taiwania* 1: 51-66.
- DIHORU, G. H. (1970). Flora Podisului Babadag. A. Criterii de analiza a florei si abreviatii. Pp. 50. In: DIHORU, G. H. & N. DONITA, *Flora si vegetatia Podisului Babadag*.
- DOYLE, J. J., J. L. DOYLE, A. H. D. BROWN & J. P. GRACE (1990). Multiple origins of polyploids in the *Glycine tabacina* complex inferred from chloroplast DNA polymorphism. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 87: 714-717.
- DURAND, B. (1963). Le complexe *Mercurialis annua* L. s.l., une étude biosystématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 4: 579-736.

- GADELLA, T. W. J. (1974). Over het voorkomen van *Mercurialis perennis* L. buiten Zuid-Limburg. *Gorteria* 7(2): 27-28.
- GADELLA, T. W. J. & E. KLIPHUIS (1963). Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 12: 195-230.
- GADELLA, T. W. J. & E. KLIPHUIS (1967). Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. III. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C.* 70: 7-20.
- GERVAIS, C. (1973). Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* 88: 1-160.
- HARLAN, J. R. & J. M. J. DEWET (1975). On Ö. Winge and A. Prayer: the origins of polyploidy. *Bot. Rev.* 41(4): 361-390.
- JAVURKOVÁ-JAROLÍMOVÁ, V. (1992). *Mercurialis*. In: MESÍCEK, J. & V. JAVURKOVÁ-JAROLÍMOVÁ, *List of chromosome numbers of the Czech vascular plants*. Czechoslovak Academy of Sciences, Praha. Pp. 52.
- KRÄHENBÜHL, M. (1984). Le complexe polyploïde et aneuploïde du *Mercurialis perennis* L. dans le canton de Neuchâtel. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 107: 39-54.
- KRÄHENBÜHL, M. & P. KÜPFER (1992). Nombre chromosomique de base et position systématique du genre *Molopospermum* Koch au sein des Umbelliferae. *Bauhinia* 10: 75-84.
- KRÄHENBÜHL, M. & P. KÜPFER (1995). Le genre *Mercurialis* (Euphorbiaceae): cytogénétique des taxons diploïdes *M. ovata* Sternb. & Hoppe, *M. leiocarpa* Sieb. & Zucc., *M. annua* L. et *M. huetii* Hanry. *Fl. Mediterranea* (à l'impression).
- KUBAT, K. (1986). *Cervená kniha vyšších rostlin Severočeského kraje*. TEPS, Praha.
- KÜPFER, P. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.
- LOUIS, J.-P. (1989). Genes for the regulation of sex differentiation and male fertility in *Mercurialis annua* L. *J. Heredity* 89: 104-111.
- MÁJOVSKÝ, J. & A. UHRÍKOVÁ (1990). *Mercurialis perennis* L. in der Slowakei. *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.* 37: 41-51.
- MEURMAN, O. (1925). Über Chromosomenzahlen und Heterochromosomen bei diözischen Phanerogamen. *Commentat. Biol.* 2(2): 1-4.
- MEUSEL, H., E. JÄGER, S. RAUSCHERT & E. WEINERT (1978). *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. 2: 8-12, 156, 267-268 (Texte und Karten). Fischer-Verlag, Jena.
- MICIETA, K. (1981). Zytotaxonomische Probleme einiger Pflanzensippen des Javorníky-Gebirges. *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.* 28: 95-104.
- MIGRA, V. (1982). Zytotaxonomische Probleme aus gewählter Taxa der Frora des Babia Hora- Bergmassivs (Gebirge Západné Beskydy) I. *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.* 29: 87-95.
- MORINAGA, T., E. FUKUSHIMA, T. KANO, Y. MARUYAMA & Y. YAMASAKI (1929). Chromosome numbers of cultivated plants, II. *Bot. Mag.* 43(515): 589-594.
- PAX, F. & K. HOFFMANN (1914). Euphorbiaceae — Acalyphaeae — *Mercurialinae*. In: ENGLER, A. (ed.), *Das Pflanzenreich*. 4(147.7): 1-288.
- QUEIROS, M. (1975). Contribuicao para o conhecimento cytotaxonomico das Spermatophyta de Portugal. XI. *Euphorbiaceae*. *Bol. Soc. Brot.* 49: 143-161.
- RYCHLEWSKI, J. (1978). *Mercurialis*. In: SKALINSKA, M., E. POGAN & R. CZAPIK, Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Twelfth contribution. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 21: 31-63.
- SOLTIS, D. E. & P. S. SOLTIS (1988). Are lycopods with high chromosome numbers ancient polyploids?. *Amer. J. Bot.* 75(2): 238-247.
- SOLTIS, P. S. & D. E. SOLTIS (1991). Multiple origins of the allotetraploid *Tragopogon mirus* (Compositae): rDNA evidence. *Syst. Bot.* 16(3): 407-413.
- STEBBINS, G. L. (1971). *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnold, London.
- STEBBINS, G. L. (1980). Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects. Pp. 495-520. In: LEWIS, W. H. (ed.), *Polyploidy: biological relevance*. New York.
- STRID, A. & R. FRANZÉN (1981). Euphorbiaceae. In: LÖVE, A. (ed.), Chromosome number reports 73. *Taxon* 30(4): 829-861 (836).
- SYKES, M. G. (1909). Note on the nuclei of some unisexual plants. *Ann. Bot. (London)* 23: 341.
- TISCHLER, G. (1936). Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb. Syst.* 67: 1-36.
- TUTIN, T. G. (1968). *Mercurialis* L. In: TUTIN, T. G. & al. (eds.), *Flora Europaea*. 2: 212. Ed. 1. Cambridge University Press, Cambridge.

- UHRÍKOVÁ, A. & J. MÁJOVSKÝ (1978). Euphorbiaceae. In: LÖVE, A. (ed.), IOPB chromosome number reports 61. *Taxon* 27(4): 375-392 (379).
- VÁCHOVÁ, M., A. UHRÍKOVÁ & A. MURÍN (1978). *Mercurialis paxii*. In: MÁJOVSKÝ & al. (Eds.), Index of chromosome numbers of Slovakian flora (part 6). *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.* 26: 1-42.
- WEIMARCK H. (1963). *Skånes Flora*. Lund. Pp. 442.