

Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 32 (1960)

Artikel: Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique

Autor: Favarger, C.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377592>

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: 21.07.2025

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

SUR L'EMPLOI DES NOMBRES DE CHROMOSOMES EN GÉOGRAPHIE BOTANIQUE HISTORIQUE

par C. FAVARGER, Neuchâtel

Introduction

C'est un grand plaisir pour nous de dédier le présent travail à notre éminent collègue, le Professeur E. SCHMID, à l'occasion de son 70^e anniversaire. Le Professeur SCHMID a toujours manifesté un vif intérêt pour les travaux de cytotaxinomie. Son œuvre, d'une grande originalité, couvre un vaste champ qui va de l'écologie à la géographie botanique historique. Mieux que beaucoup d'autres, il a su découvrir dans les distributions actuelles le trace des événements du passé. C'est pourquoi, nous lui offrons les réflexions qui suivent, en hommage d'admiration et de reconnaissance pour ses très beaux travaux.

On sait l'importance prise depuis une trentaine d'années par les travaux de taxinomie expérimentale et tout particulièrement de cytotaxinomie. Comme la polyploïdie est le seul critère cytologique d'application facile et que d'autre part, ce phénomène offre des rapports indéniables avec la distribution géographique et l'écologie des taxa; c'est vers lui avant tout que s'est dirigée l'attention des phytogéographes.

Des résultats intéressant la géographie botanique peuvent être obtenus à l'aide d'une des 3 méthodes suivantes :

1^{re} méthode: L'analyse cytotaxinomique de la flore d'un territoire donné. Elle exige que les comptages de chromosomes soient effectués sur des plantes spontanées, récoltées dans la région étudiée. On ne peut se contenter de déterminer le nombre chromosomique d'un seul individu. Plusieurs populations doivent être explorées et il faut apporter une attention particulière aux micromorphes, aux races écologiques, etc. Si l'on découvre des races diploïdes et polyploïdes à l'intérieur d'une même espèce, il faut en étudier et en cartographier la distribution. Ce travail ne peut être convenablement effectué que par des taxinomistes connaissant à fond la flore qu'ils étudient. Lorsqu'il s'agit d'une flore quelque peu riche en espèces, une telle enquête exige une somme considérable de travail et de nombreuses années d'efforts. Toutefois, l'inventaire n'a pas besoin d'être complet pour qu'il s'en dégage un certain nombre de faits intéressants au point de vue géobotanique: par exemple l'accumulation de polyploïdes d'origine récente, la vicariance de races chromosomiques, etc.

2^e méthode: La détermination du pourcentage de polyploïdes dans la flore d'un territoire donné. Cette méthode, dite des spectres

de polyploïdie permet de faire d'intéressantes comparaisons entre des flores différentes. En principe, elle exigerait l'établissement préalable d'inventaires complets basés sur du matériel autochtone. En fait, seule la flore d'Islande¹ étudiée avec une grande précision par A. et D. LÖVE [26] remplit cette condition. Pour les autres flores, les auteurs ont recouru, à côté de leurs comptages personnels, aux nombres chromosomiques publiés dans les tables. Les causes d'erreurs introduites par cette pratique ont été dénoncées bien souvent (cf. ARWIDSSON [2]). Toutefois, lorsqu'on établit le spectre de polyploïdie d'une flore riche en espèces, on peut admettre que les erreurs dues à l'origine incertaine de beaucoup de matériaux de jardins botaniques se compensent.

3^e méthode: La comparaison du pourcentage de polyploïdes et du degré de polyploïdie offerts par les représentants d'une même famille dans des territoires différents. Moins laborieuse que la première, elle permet de procéder assez rapidement à des comparaisons sur la base d'un matériel autochtone, de provenance et d'identité assurées. Entre les mains d'un spécialiste de la famille, elle offre quant à l'interprétation des résultats, des garanties qu'on ne peut demander à un botaniste travaillant sur une flore de 3000 espèces! Elle a été assez peu pratiquée jusqu'ici. Citons l'important ouvrage de MANTON [32] sur lequel nous aurons l'occasion de revenir et le travail de BLACKBURN et MORTON [4].

Nous ne dirons rien de la première méthode, car elle fournit des résultats que personne ne peut contester. C'est pourquoi beaucoup d'auteurs se sont tenus à ce genre d'observations, estimant prématuré ou dangereux, dans l'état actuel de la science, de tirer des conclusions générales sur la signification géographique de la polyploïdie.

Toutefois, lorsqu'on veut procéder à des comparaisons entre deux flores, il faut bien réduire les données à certains dénominateurs communs. Si vraiment la polyploïdie a une importance en géographie botanique (et il paraît difficile d'en douter), on est ramené fatalement à une des deux autres méthodes qui ont l'avantage d'être statistiques. Celles-ci (méthodes 2 et 3) n'avaient rien à voir à l'origine avec la géographie botanique historique mais poursuivaient un objectif purement écologique. Elles ont été mises en œuvre pour vérifier le bien-fondé de la théorie d'HAGERUP [19] sur la résistance des polyploïdes aux climats froids ou plus généralement hostiles à la végétation. On sait comment les recherches de TISCHLER [46] et celles de LÖVE et LÖVE [25] ont abouti à la découverte du fameux gradient sud-nord de polyploïdie dans la flore d'Europe, qui apportait une vérification à l'hypo-

¹ La flore d'Islande compte 502 espèces de plantes vasculaires.

thèse géniale d'HAGERUP. Toutefois, au cours de ces dernières années, l'interprétation primitive du savant danois a été partiellement abandonnée¹ au profit d'explications historiques. REESE [40] a résumé la situation dans la formule suivante: plus une flore est jeune, plus élevé sera son pourcentage de polyploïdes. Autrement dit, les polyploïdes ne sont plus envisagées comme des végétaux spécialement adaptés pour résister à des climats rigoureux, mais comme des éléments jeunes et agressifs, qui colonisent rapidement les territoires neufs.

Dès lors, le problème de la polyploïdie n'appartient plus guère à l'écologie mais s'insère dans les préoccupations de la géographie botanique historique. Or, nous croyons que les botanistes n'ont pas suffisamment réfléchi aux conséquences de ce changement. Une méthode conçue dans l'esprit d'une certaine discipline peut-elle, sans être remaniée, servir tout à coup à d'autres fins ?

Dans le présent travail, nous nous proposons d'examiner, à la lumière de travaux récents et de notre propre expérience, si la méthode des spectres de polyploïdie, telle qu'elle a été pratiquée au cours de ces vingt dernières années, peut être utilisée sans autre en géographie botanique historique, c'est-à-dire si elle peut donner des indications valables sur le degré d'ancienneté d'une flore et des divers éléments qui la composent. Il s'agit avant tout de réflexions d'ordre méthodologique. Elles nous paraissent assez nécessaires si l'on veut éviter de discréditer les méthodes cytologiques aux yeux de ceux à qui elles prétendent rendre des services.

Examen critique de la méthode des spectres de polyploïdie

Distinguer dans une flore des éléments d'âge différent est une tâche pleine d'intérêt. Comme l'a fait remarquer WULFF [52], on ne disposait guère jusqu'ici pour caractériser les éléments anciens que du critère d'isolement (isolement taxinomique ou géographique) toujours plus ou moins subjectif. Les méthodes cytologiques fournissent par contre un critère objectif, car de l'aveu de tous, les taxa polyploïdes sont plus récents que les taxa diploïdes correspondants. Si nous soulignons la dernière partie de cette règle c'est qu'elle nous paraît fort importante, bien que certains auteurs aient tendance à l'oublier.

Les auteurs qui ont établi des spectres de polyploïdie (2^e méthode) ont additionné séparément les espèces diploïdes et polyploïdes. Nous reviendrons tout à l'heure sur les difficultés qu'offre parfois cette première discrimination.

¹ Le lecteur qui désire se documenter sur ce revirement pourra consulter les travaux de REESE [40], de LÖVE et LÖVE [27] et de FAVARGER [16].

Nous voudrions insister en premier lieu sur le danger qu'il y a, au point de vue historique à réunir tous les taxa polyploïdes. En effet, et cela de toute évidence, il y a des polyploïdes récents et des polyploïdes très anciens. Les diploïdes d'ailleurs non plus, ne constituent pas un groupe homogène au point de vue historique.

Prenons tout d'abord les espèces polyploïdes. Dans la flore d'Europe centrale, un grand nombre d'entre elles sont sans doute des formes récentes, reliées encore aux espèces diploïdes correspondantes. Mais l'étude de la flore alpine, par exemple, nous a révélé l'existence d'un certain nombre de types polyploïdes dont l'origine fort ancienne ne peut être mise en doute. Personne ne niera que le genre monotypique *Berardia*, endémique très isolé des Alpes maritimes, ne représente un type archaïque. Son nombre gamétique $n = 18$ est polyploïde (cf. FAVARGER [17]) puisque dans la famille des Composées $x = 9$ est un nombre de base fréquent, et cela bien qu'on ne connaisse aucun ancêtre actuel diploïde au *Berardia subacaulis*. Les *Carex baldensis* ($n = 44$, FAVARGER ibid.) et *curvula* ($n = \text{env. } 43$, REESE [39]) sont fortement polyploïdes¹. Or il s'agit, de l'avis des systématiciens, de deux espèces isolées et très anciennes. Anciens aussi le *Veronica lutea* (= *Paederota lutea*), qui d'après BRANDT (non publié) est polyploïde avec $n = 18$ et le *Sempervivum grandiflorum* ($n = 40$, Zésiger, non publié). Il est possible que dans la flore d'Europe centrale et septentrionale, le nombre de ces polyploïdes anciens soit trop faible pour fausser notablement les spectres de polyploïdie. Mais dans d'autres empires floraux, il peut être beaucoup plus élevé. La flore méditerranéenne² en offre, selon toute probabilité, un certain nombre. Les recherches de J. CONTANDRIOPOULOS sur la flore endémique de la Corse ont montré que plusieurs espèces très anciennes étaient polyploïdes: *Borrago laxiflora* (CONTANDRIOPOULOS [8]), *Helichrysum frigidum* (CONTANDRIOPOULOS, non publié). Dans les régions subtropicales dont la flore n'a pas été détruite par les glaciations quaternaires, la polyploïdie n'est pas absente non plus. D'après MANTON (op. cit.) le 42% des fougères leptosporangiées de l'île de Madère sont polyploïdes. Plusieurs de ces espèces sont des endémiques d'origine très ancienne dont les ancêtres diploïdes ont complètement disparu et dont le degré de polyploïdie est très élevé. Les listes fort intéressantes publiées par S. et G. MANGENOT [29, 30, 31] sur les espèces des forêts denses de l'Afrique occidentale font apparaître d'assez nombreuses espèces polyploïdes dans des genres qui ne semblent pas offrir d'espèces à nombre chromosomique plus

¹ Il est vrai que dans le genre *Carex* il est difficile actuellement de séparer l'effet de la polyploïdie de celui des fragmentations de chromosomes.

² D'après EMBERGER [9] la flore méditerranéenne fait partie de l'empire floral holarctique, mais elle établit la transition avec l'empire floral tropical africain.

faible: *Turraeanthus africana* (Méliacées) $2n = \text{env. } 150$, *Okoubaka Aubrevillei* (Octoknématacées) $2n = 72$, *Alstonia congensis* (Apocynacées) $2n = \text{env. } 80$.

Nous avons compté nous-même $n = 32-34$ chez *Dicellandra Barteri* (Mélastomacées) [11].

Plusieurs de ces végétaux sont probablement d'anciens polyploïdes.

Nous proposons d'appeler ces taxa des paléopolyploïdes. (Il ne s'agit pas ici d'un nouveau terme du vocabulaire cytologique mais d'un terme de géobotanique historique.) Pour les définir, en évitant toute pétition de principe, il convient d'utiliser un critère purement cytologique, laissant de côté toute considération géographique. Nous appellerons paléopolyploïdes les espèces à nombre chromosomique élevé suggérant la polyploïdie mais dont les ancêtres diploïdes ne sont pas connus et ont selon toute vraisemblance disparu de la surface de la terre. Dans cette catégorie rentreront par exemple des genres monotypiques sans affinités proches avec d'autres genres (ex. *Berardia*), ou bien des genres dont toutes les espèces connues sont polyploïdes (ex. *Adenostyles*), ou encore des espèces polyploïdes formant une section particulière d'un genre, alors que les espèces diploïdes se recrutent dans d'autres sections et sont trop différentes pour pouvoir être considérées comme les ancêtres des polyploïdes en question, ex. *Borrigo laxiflora*¹. L'épithète de paléopolyploïde ne peut être donnée à une espèce que par un cytotaxinomiste averti. Ce traitement peut être révisé à la suite de nouvelles découvertes. On ne voit pas cependant quelle découverte modifierait le statut de paléopolyploïde du *Psilotum nudum* ($2n = \text{env. } 200$), du *Tmesipteris tannensis* ($2n = 400$) et de l'*Ophioglossum vulgatum* ($2n = \text{env. } 500$)! cf. MANTON, op. cit.).

Il va sans dire que les diploïdes ne constituent pas non plus un groupe homogène au point de vue historique. Lorsqu'un genre paraît plus ou moins rebelle à la polyploïdie, il est clair que les nombreuses espèces diploïdes qu'il renferme ne seront pas toutes de même âge (par exemple, dans le genre *Silene* qui compte plus de 350 espèces, on ne connaît guère que 3 ou 4 polyploïdes. Il est bien évident que certaines espèces de *Silene* sont anciennes, d'autres plus récentes). Mais on manque de critère cytologique facilement utilisable pour les distinguer.

Tant que la méthode des spectres de polyploïdie était utilisée pour vérifier une théorie écologique, il était admissible de grouper ensemble tous les polyploïdes (quel que fût leur degré d'ancienneté)². Mais dès qu'avec REESE

¹ Seule espèce de la section *Cyathonema* D.C.

² Encore qu'on pût se demander si les polyploïdes anciens réagiraient au climat comme les polyploïdes modernes.

(op. cit.) on veut l'utiliser pour déterminer le degré d'ancienneté d'une flore, la méthode doit être modifiée sous peine de conduire à des absurdités. Lorsqu'on place par exemple dans une même catégorie *Ophioglossum vulgatum* (polyploïde) et *Chrysanthemum Leucanthemum* (polyploïde), c'est encore admissible s'il s'agit simplement de rechercher si la polyploïdie «per se» permet aux plantes de résister à un climat froid (tous les polyploïdes étant sensés posséder le même degré de résistance) mais lorsqu'on veut prouver qu'une flore qui possède ce groupe de plantes est plus jeune qu'une autre, cela ne peut être pris au sérieux par les phytogéographes. En continuant à mettre tous les polyploïdes dans le même « tiroir », on arrive à des choses assez extraordinaires: d'après ce qu'on a vu plus haut, la flore de fougères leptosporangiées des Iles Britanniques offre 53% de polyploïdes, celle de Madère presque autant soit 42%. Cela signifierait que la première est seulement un peu plus jeune que la seconde! TISCHLER [47] range toutes les Filicinées d'Europe centrale parmi les polyploïdes (à l'exception d'une race de *Polypodium vulgare* $n = 37$) parce que leur nombre gamétique n'est jamais inférieur à $n = 22$. Comme il est fort peu probable que les Filicinées tropicales (cf. MANTON, op. cit.) aient des nombres de base plus bas, cela signifierait qu'une flore filicinée tropicale n'est pas plus ancienne que la flore de fougères d'Europe centrale!

On voit quelle retouche sensible il faudrait apporter à la méthode des spectres de polyploïdie pour la rendre applicable à des études de géobotanique historique. La première que nous proposerions serait de séparer les paléopolyploïdes des autres polyploïdes. Ces espèces sont en effet les plus anciennes espèces d'une flore, avec certains diploïdes qui ont traversé les époques géologiques en gardant le statut diploïde (par ex. *Selaginella*). Elles sont sans doute beaucoup plus anciennes que des diploïdes appartenant à des groupes «modernes».

Ensuite, nous nous demanderons si la comparaison entre des territoires appartenant à des empires floristiques différents et n'ayant pas traversé les mêmes bouleversements géologiques est possible avec une méthode aussi simple que celle des spectres de polyploïdie, telle qu'elle a été utilisée jusqu'ici. REESE (op. cit.) dit expressément à propos des pour-cent de polyploïdie «qu'ils n'ont qu'une valeur relative et qu'ils n'ont de signification que par rapport à la flore des territoires environnants». Cela ne l'empêche pas de comparer la flore du désert algérien et celle des Cyclades, à celle du Spitzberg et du Groenland.

La flore méditerranéenne a une composition toute différente de celle de l'Europe non méditerranéenne. Il se peut qu'elle renferme toute une série de genres anciens à classer parmi les paléopolyploïdes. D'autre part, si l'on

venait à constater en Méditerranée des territoires à pourcentage élevé de polyploïdes, ce phénomène n'aurait pas du tout la même signification historique qu'en Europe centrale. Plusieurs auteurs récents (HASKELL [22], MANTON [op. cit.], BLACKBURN et MORTON [4], PIGNATTI [36], FAVARGER [13]) ont mis en relation dans la flore d'Europe centrale et occidentale, la polyploïdie avec les bouleversements de l'époque glaciaire. En Méditerranée, une concentration de polyploïdes à certains carrefours pourrait avoir des causes tout à fait différentes et beaucoup plus anciennes. On sait que l'histoire de la Méditerranée a été fort mouvementée au Tertiaire. Les régressions marines ont à plusieurs reprises modifié le contour des terres et mis en relation les unes avec les autres des flores différentes par des « ponts » qui se sont effondrés lors des transgressions subséquentes. Des phénomènes de migrations et de mélanges de flores se sont produits à plusieurs reprises. Or, de tels phénomènes sont éminemment propices à la naissance d'espèces par polyploïdisation, s'il est vrai, comme l'admettent STEBBINS et nombre d'auteurs modernes, que la plupart des polyploïdes naturels sont des allopolyploïdes¹. Enfin, l'isolement insulaire par rupture des ponts a pu contraindre certains polyploïdes à rester sur place et à jouer dans la flore un rôle plus grand qu'ils n'auraient joué, si l'invasion subséquente d'une flore de diploïdes réfugiée dans les régions avoisinantes moins agitées avait pu se produire, ce qui aurait déplacé l'équilibre du côté des diploïdes.

En effet, ainsi que l'a observé REESE (op. cit.), lors de l'envahissement d'un territoire neuf par les végétaux, le pourcentage de polyploïdes d'abord élevé, tend à baisser par la suite, lorsque le retour des diploïdes est possible.

Les événements que nous venons d'évoquer appartiennent à un passé beaucoup plus lointain que ceux ayant favorisé les polyploïdes en Europe centrale.

C'est par une succession de bouleversements, bien antérieurs aux glaciations que MANTON (op. cit.) interprète le pour-cent élevé de polyploïdes parmi les Filicinées de l'île de Madère. Ces bouleversements affectant la flore peuvent être « le froid, le chaud, la sécheresse, les inondations, le soulèvement de montagnes, les éruptions volcaniques, les changements de distribution des terres et des mers, etc. Tous ont laissé leur marque sur l'évolution de la végétation ». S'il est vrai, comme le suppose l'auteur anglais, que dans les groupes qui ont eu recours à la polyploïdie, ce sont les diploïdes qui ont disparu en premier au cours des temps, il s'ensuit que le pour-cent de polyploïdes sera particulièrement élevé dans les groupes très anciens (Ptéridophytes).

¹ Ou tout au moins des autopolyploïdes intervariétaux.

Lorsqu'on passe d'un territoire de flore à un autre, il peut se trouver que la polyplœdie soit chaque fois en rapport avec des événements historiques différents. C'est pourquoi la considération des anciens polyplœides est probablement peu importante en Europe centrale, parce que l'histoire de la flore de nos contrées a été dominée par un événement beaucoup plus récent que ceux qui leur ont donné naissance. Par contre, dans les régions non affectées par les glaciations, les paléopolyplœides peuvent donner de précieuses indications sur les bouleversements des temps tertiaires par exemple. Il y a cependant une limite: les très anciens polyplœides tels qu'un *Ophioglossum* ou un *Psilotum* ne peuvent plus nous dire grand chose car trop nombreux sont les événements auxquels ils ont survécu!

Quand on étudie la flore méditerranéenne, il faut prendre garde, à notre avis, à ne pas attribuer aux glaciations un rôle de premier plan, comparable à celui qu'elles ont certainement joué en Europe centrale. Lorsque STERN [44, 45] par exemple explique la distribution actuelle des espèces des genres *Paeonia* ou *Leucjum* par les glaciations, il ne semble pas avoir raison. Comme l'a montré J. CONTANDRIOPOULOS (travail à l'impression), l'hypothèse glaciaire n'explique pas du tout la présence de *Paeonia* tétraplœides à la fois en Corse et en Sicile, ni beaucoup d'autres faits du même ordre.

Par contre, la méthode des spectres de polyplœdie amendée par la considération des paléopolyplœides et ainsi que nous le verrons encore ci-dessous, reste valable à notre avis pour deux territoires appartenant à un même empire floristique et dominés par les mêmes événements géologiques récents: par exemple la flore des Alpes et celle du Groenland. Dans les deux cas, c'est en gros le même stock d'espèces primitives qui a fourni les espèces actuelles avec ou sans polyplœdie.

Si l'interprétation historique est valable¹, nous dirons que la flore de l'étage nival des Alpes (52,2% de polyplœides) est plus ancienne que celle du sud-ouest du Groenland (71% de polyplœides) ou qu'elle a été moins affectée par les glaciations.

Une autre retouche qu'il faudrait apporter à la deuxième méthode pour l'adapter à des fins historiques, consisterait à tenir compte séparément des races chromosomiques. On sait qu'un nombre de plus en plus important de linnéons se sont révélés composés de taxa di- et polyplœides. C'est ce que l'on nomme parfois, d'une expression qui n'est pas très heureuse, mais qui est commode: les races chromosomiques. Or, les polyplœides intraspécifiques sont certainement les plus récents qui soient, puisque les «races» ne sont pas

¹ Encore une fois, nous renvoyons le lecteur à la discussion que nous avons faite de l'hypothèse historique opposée à celle de HAGERUP-TISCHLER et aux idées de LÖVE dans un travail récent (FAVARGER [16]).

encore différenciées en espèces. Certes, il ne manque pas d'auteurs (NANNFELDT [35], LÖVE [24]) pour qui ces races n'existent pas. Plus exactement, ces savants soutiennent que les races chromosomiques, lorsqu'elles ont une morphologie distincte (c'est presque toujours le cas) doivent être érigées en espèces. Nous avons indiqué ailleurs [14] les raisons pour lesquelles nous ne partageons pas leur opinion.

Partant de l'idée qu'une flore est d'autant plus récente qu'elle renferme davantage d'espèces linnéennes différenciées en races chromosomiques, nous proposons de tenir compte séparément dans le spectre, du pourcentage d'espèces dont les «races» di- et polyploïdes se rencontrent ensemble dans le territoire de la flore étudiée. Beaucoup de races chromosomiques en effet se présentent d'abord comme des races écologiques se répartissant suivant leurs préférences dans les différentes «niches écologiques» d'une même région. Telles sont par exemple, en Suisse, les races chromosomiques de *Chrysanthemum Leucanthemum* (cf. FAVARGER [15]). Même s'il devenait nécessaire, pour des raisons taxinomiques, de donner à celles-ci un statut d'espèces, il n'en reste pas moins vrai que ce sont des taxa récents. Dans un spectre de polyploïdie qui prétend exprimer des données historiques, elles doivent être traitées à part. TISCHLER [47] en 1950, avait procédé ainsi pour la flore de l'Europe centrale. Le pourcentage qu'il obtient pour les espèces représentées par des races di- et polyploïdes n'est pas négligeable (8,8%).

Dans un travail ultérieur [49] où il compare les spectres de polyploïdie de diverses contrées d'Europe, TISCHLER commence par tenir compte des espèces qui ont des races di- et polyploïdes. Mais ces espèces lui causent des difficultés et pour finir, il les laisse tomber, en faisant remarquer avec justesse qu'on ne sait en général pas si les races diploïdes et polyploïdes coexistent vraiment dans le territoire étudié. Il les supprime donc de sa statistique finale en les traitant comme des espèces non étudiées (ununtersucht). En effet, les pourcentages qu'il donne de ces espèces ne signifient pas grand chose. Ils sont calculés d'après les renseignements des tables bien plus que d'après une étude précise de ces races dans chacun des territoires étudiés. C'est sans doute la raison pour laquelle, selon TISCHLER, le pourcentage d'espèces avec races chromosomiques est à peu près le même partout. Exemple:

| | | | |
|-----------------------------|------|--------------------------|------|
| Cyclades ¹ | 8,8% | Hongrie | 8,5% |
| Roumanie | 7 % | Schleswig-Holstein | 7,6% |

¹ Il est intéressant de relever que parmi les espèces des Cyclades qui ne sont pas communes à l'Europe centrale, il n'y a que 5,4% d'espèces présentant des races chromosomiques (TISCHER [49] p. 114). Mais cette partie de la flore est la moins bien connue (38,7% seulement d'espèces étudiées au point de vue cytologique). D'autre part, il n'est pas certain que les races di- et polyploïdes des espèces indiquées par TISCHLER coexistent vraiment aux Cyclades.

Or, nous sommes convaincu qu'une espèce n'a pas différencié des races chromosomiques dans toutes les régions du Continent. Par exemple, *Veronica prostrata* n'est représentée au centre et à l'est de l'Europe que par la race diploïde (BRANDT a l'impression), tandis qu'à l'ouest, on ne rencontre que la sous-espèce tétraploïde. En Suisse, les aires des deux « races » se chevauchent. Si donc l'on compare l'âge de deux flores, à savoir celle de la Hongrie et celle de la Suisse, il faudra faire figurer *Veronica prostrata*:

en Hongrie: sur la liste des diploïdes (éléments anciens)

en Suisse: sur la liste des espèces différenciées en races chromosomiques

La présence dans une région donnée de nombreuses races chromosomiques est en relation, à notre avis, avec des bouleversements récents ou subrécents. Il est peu douteux que la plupart des races chromosomiques de la flore d'Europe centrale ne remontent aux temps glaciaires. A traiter les races chromosomiques comme des espèces bien établies, on perd un moyen d'apprécier l'influence des événements récents sur l'ensemble de la flore.

La flore du Groenland¹ offre d'assez nombreux exemples de polyploidie intraspécifique. Citons, d'après le récent catalogue de JØRGENSEN, SØRENSEN et WESTERGAARD [23], *Trisetum spicatum*, *Luzula arcuata*, *Cerastium alpinum*, *Papaver radicum*, *Draba hirta*, *Draba cinerea*, *Arabis Holboellii*, *Campanula rotundifolia*. Ce nombre serait plus élevé si l'on tenait compte des nombreux cas d'espèces collectives divisées par les systématiseurs sur la base précisément des données cytologiques. Citons: *Festuca hyperborea-brachyphylla*; *Rumex Acetosella-tenuifolius-graminifolius*; *Braya linearis-intermedia*; *Saxifraga oppositifolia-Nathorstii*, etc.

Il serait fort intéressant de déterminer le pourcentage d'espèces différenciées en races chromosomiques dans des flores plus anciennes ou moins bouleversées par des événements récents, par exemple la flore des Balkans ou la flore méditerranéenne. Certes, les races chromosomiques ne manquent pas dans le domaine méditerranéen². Mentionnons par exemple celles de *Plantago albicans* signalées en Tunisie par FAHMY [10], celles de *Plantago Coronopus* dans le bassin méditerranéen, étudiées récemment par BÖCHER, LARSEN et RAHN [5] et par GORENFLOT [18]. D'après ce dernier, les deux races coexistent en Algérie. QUÉZEL [38] qui a déterminé le nombre chromosomique d'une centaine d'espèces³ des Hautes montagnes d'Afrique du Nord, n'en cite que deux qui présentent des races chromosomiques, à savoir *Arenaria pungens* et *Cam-*

¹ La flore du Groenland compte 437 espèces de Phanérogames d'après JØRGENSEN, SØRENSEN et WESTERGAARD (op. cit.).

² Deux cas intéressants de polyploidie intraspécifique ont été découverts récemment par P. MONNIER dans le genre *Spergularia* (populations du bassin occidental de la Méditerranée) cf. C.R. Acad.Sciences. 1960. T. 250. p. 4429-31 et T. 251, p. 117-119.

³ Exactement: 90.

panula filicaulis. Pourtant l'auteur a prêté attention aux sous-espèces et aux variétés. Cela représente 2,2%, contre environ 8,2% au Groenland.

Ces chiffres sont très relatifs, car la recherche des races chromosomiques n'a pas été faite d'une manière systématique dans les deux territoires, et que d'autre part, la flore des Hautes montagnes d'Afrique du Nord n'est pas aussi bien connue au point de vue cytologique que celles du Groenland. Nous voudrions simplement indiquer ici qu'une comparaison entre l'âge relatif de deux flores sur la base de leur richesse respective en races chromosomiques ne nous paraît pas dénuée de signification.

Dans la flore de la Côte d'Ivoire étudiée par S. et G. MANGENOT, nous ne croyons pas qu'il se soit présenté jusqu'ici de races chromosomiques.

Enfin, les recherches récentes de J. MIÈGE [33 et 34] sur des plantes tropicales africaines ont abouti à la découverte de deux ou trois cas de polyploidie intraspécifique. Le phénomène s'est présenté chez les ignames (*Dioscorea*), tout particulièrement sur des races cultivées.

Les flores tropicales sont trop incomplètement connues au point de vue cytologique pour qu'on puisse vraiment affirmer que les espèces présentant des races chromosomiques y sont plus rares qu'ailleurs. En outre, sous les Tropiques, il y a sans doute des flores ou florules qui ont subi des bouleversements récents ou subrécents, ne seraient-ce que des alternances de forêts et de savanes sous l'influence de changements de climats, ou bien des modifications provoquées par les pratiques culturelles des indigènes (voir à ce sujet MANGENOT [28] et AUBRÉVILLE [1]).

Quoiqu'il en soit, les données actuelles n'infirmement pas notre hypothèse, à savoir que le pourcentage d'espèces différenciées en races chromosomiques peut être considéré comme un critère de jeunesse d'une flore. La polyploidie intraspécifique serait tout particulièrement le signe distinctif d'une flore soumise à des bouleversements récents.

Nous pensons d'autre part qu'à la longue, les races polyploïdes d'une même espèce ont tendance à éliminer du territoire qu'elles occupent, les races diploïdes primitives. Dans ce cas, l'espèce ne sera plus représentée dans une région donnée que par le taxon ou les taxa polyploïdes. Or, ces polyploïdes récents n'ont pas la même signification historique que les autres polyploïdes. Ils sont plus modernes qu'une «bonne espèce» polyploïde dont l'ancêtre présumé ou les ancêtres, sont d'autres espèces linnéennes. Nous proposons de les appeler néopolyploïdes¹.

Les néopolyploïdes sont donc simplement les formes ou

¹ Ce terme a été employé, croyons-nous, pour la première fois par P. MONNIER: Biosystématique de quelques *Spergularia* méditerranéens. C.R. Acad. Sciences 1960. 251, 117-119.

«races» polyploïdes d'une même espèce linnéenne qui, dans un territoire donné, ont supplanté la race diploïde.

Si notre hypothèse est correcte, l'abondance de races chromosomiques (classe D + P de TISCHLER) sur un territoire, constitue un signe de plus grande jeunesse qu'une proportion égale de néopolyploïdes, car ces derniers ont eu le temps déjà d'exclure les diploïdes correspondants de leur territoire. Ce point de vue peut évidemment se discuter, car si les races sont écologiques, elles coexisteront très longtemps sur le même territoire. D'autre part, un néopolyploïde peut envahir un territoire où le diploïde n'a jamais existé!

La comparaison de petits territoires situés sous un climat analogue, fait apparaître des différences très nettes dans la répartition des races di- et polyploïdes. Ces différences ne sont pas déterminées selon nous par des causes actuelles, mais par des causes historiques. Par exemple dans la chaîne des Alpes, nous avons observé que plusieurs espèces (*Arenaria ciliata*, *Senecio incanus*, *Chrysanthemum alpinum*, *Trisetum distichophyllum*) étaient représentées par des races diploïdes à l'ouest (Alpes occidentales). Celles-ci sont remplacées dans les Alpes centrales et orientales par des taxa correspondants polyploïdes¹. Le spectre de polyploïdie de ces florules doit pouvoir exprimer ces différences. La détermination du pourcentage de néopolyploïdes, l'établissement pour les méso-² et les néopolyploïdes d'un indice de polyploïdie (selon BLACKBURN et MORTON, op. cit.) permettent de combler cette lacune.

Si nous laissons de côté les paléo- et les néopolyploïdes ainsi que les races chromosomiques, il nous reste maintenant à examiner la grande masse des genres peuplés d'espèces diploïdes ou bien d'espèces dont les nombres diffèrent de quelques unités (sans polyploïdie) ou encore d'espèces diploïdes et polyploïdes.

Les genres à espèces diploïdes (*Aquilegia*, la plupart des *Silene*, etc.) n'offrent pas de grandes difficultés. Certes, leurs espèces ne sont pas toutes de même âge. Mais nous n'avons pas de critère cytologique pour distinguer les espèces récentes des espèces plus anciennes. Force nous est de les considérer toutes comme relativement anciennes. Lorsque l'étude des caryogrammes sera plus avancée, il sera peut-être possible de procéder à des discriminations sur la base de caractères comme la taille des chromosomes, la position du centromère, etc. Mais dans ce domaine, la plus grande prudence s'impose, car on ne sait pas toujours dans quel sens va l'évolution du caryogramme dans un genre donné.

¹ Dans quelques cas, le taxon des Alpes occidentales est déjà polyploïde, mais le degré de polyploïdie est plus élevé à l'est.

² Voir la définition p. 131.

Les genres comprenant des espèces dont les nombres gamétiques diffèrent de quelques unités nous conduisent à des réflexions analogues. Dans le genre *Bupleurum*, il y a des espèces à $n = 7$ et $n = 8$. Lequel de ces nombres est le plus primitif? Nous n'en savons rien et nous n'avons pas de critère cytologique pour le décider à moins qu'une étude détaillée des caryogrammes liée peut-être à des travaux expérimentaux (possibilité de produire des fragmentations de chromosomes ou des fusions) permette de prendre position.

Le genre *Leucjum* réunit des espèces à $n = 7, 8, 9$ et 11 (STERN [45], BARROS NEVES [3], CONTANDRIOPOULOS [8]). Bien que STERN affirme que les espèces à 7 sont les plus anciennes, cette opinion basée avant tout sur un critère géographique n'est appuyée sur aucun fait cytologique irréfutable. Or nous avons dit déjà qu'il fallait éviter les pétitions de principe. Les phytogéographes attendent des cytologistes des renseignements précis basés sur la cytotaxinomie, et non des hypothèses historiques qu'eux-mêmes sont parfaitement en mesure de construire... sans l'aide des cytologistes.

Dans le genre *Minuartia*, il existe des espèces à $n = 12, 13, 14, 16$ et 18 (cf. FAVARGER [17]). Les espèces à $n = 12, 13$ et 14 sont très vraisemblablement diploïdes. Qu'en est-il des espèces à $n = 16$ et 18 ? TISCHLER range parmi les polyploïdes les Caryophyllacées à $n = 18$ (*Cerastium* par ex.) parce que le nombre gamétique $n = 9$ existe dans la famille. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de dire (en se basant sur la cytologie) si le nombre gamétique 18 chez *Minuartia* dérive par une série de fragmentations de $n = 12$ ou $n = 13$ ou s'il représente une ancienne polyplœidie à partir d'une espèce à $n = 9$ qui aurait disparu ou qui n'a pas encore été découverte. Dans ces conditions, le plus raisonnable nous paraît de considérer les *Minuartia* dont les nombres de base vont de 12 à 18 comme diploïdes. Il est clair que des découvertes nouvelles pourront entraîner une modification de ce statut.

Enfin, viennent les genres comprenant à la fois des espèces diploïdes et polyplœïdes. La polyplœidie intragénérique est de beaucoup la plus fréquente (du moins dans les flores dont l'analyse détaillée a été faite). Elle ne nous apparaît ni comme particulièrement récente, ni comme très ancienne. De tels polyplœïdes sont d'âge intermédiaire. Nous les appellerons mésopolyplœïdes en les définissant comme suit: Les mésopolyplœïdes sont de bonnes espèces polyplœïdes dont les parents diploïdes peuvent être recherchés avec quelque chance de succès parmi les espèces diploïdes du même genre ou à la rigueur dans des genres extrêmement voisins.

Certes, nous ne nous faisons pas d'illusions. Notre classification des polyploïdes, au point de vue de la géobotanique historique ne supprime pas toutes les difficultés. En multipliant les classes, on augmente le risque des incidents de frontières. Mais cela vaut tout de même mieux que de donner la même importance à un *Psilotum* qu'à un *Chrysanthemum Leucanthemum* ou à un *Anthoxanthum odoratum*!

Les deux classes les plus difficiles à délimiter sont les paléopolyploïdes et les diploïdes. En effet, il s'en faut de beaucoup pour que tous les genres soient homogènes et bien fondés au point de vue taxinomique. Mais la classification des polyploïdes que nous proposons n'a rien de rigide. Elle se perfectionnera en même temps que progresseront la taxinomie classique et la cytologie. Le bon sens et une connaissance approfondie de l'évolution cytologique doivent servir de guides. Examinons quelques cas concrets.

Le genre *Adenostyles* réunit 4 à 5 espèces des montagnes d'Europe et d'Asie mineure. Toutes les espèces étudiées jusqu'ici ont $n = 19$. Ce nombre chez les Composées évoque la polyploïdie. Cependant, on ne connaît aucune espèce diploïde dans le cercle des genres voisins (d'après SCHARFETTER [41]: *Tussilago*, *Homogyne*, *Petasites*). Le faire dériver d'un *Eupatorium* ($n = 10$ et $n = 17$) ou d'un *Liatris* ($n = 10$) paraît bien hardi. Quoiqu'il en soit, une telle dérivation, si elle a eu lieu, est fort ancienne. Nous rangeons les *Adenostyles* parmi les paléopolyploïdes.

Le genre *Doronicum* comprend des espèces à $n = 30$ et $n = 60$. Le nombre $n = 30$ est évidemment un nombre polyploïde puisque chez *Senecio* par exemple, on rencontre une espèce à $n = 5$ et beaucoup d'autres à $n = 10$. On peut procéder de deux manières: soit considérer tous les *Doronicum* comme des paléopolyploïdes, ce qui fait ressortir une très ancienne origine soit à partir de genres voisins, soit à partir d'espèces actuellement éteintes. Soit considérer les espèces à $n = 30$ comme des diploïdes et comme polyploïdes les espèces à $n = 60$, ce qui souligne que ces dernières sont plus jeunes que les premières.

Les deux façons de procéder ne feront pas ressortir les mêmes faits historiques.

On touche du doigt l'inconvénient qu'il y a, dans les spectres de polyploïdie, à ne pas tenir compte du degré de polyploïdie atteint. Nous reviendrons là-dessus tout à l'heure.

Le genre *Cerastium* pose un problème auquel nous avons déjà fait allusion autrefois (FAVARGER [13]). Nous le donnerons comme exemple de certaines difficultés qui se retrouvent sans nul doute dans des cas assez nombreux.

Beaucoup de *Cerastium* ont $n = 18$, mais d'autres espèces sont des polyploïdes avec $n = 36$, $n = 45$, $n = 72$. TISCHLER, supposant que le nombre

de base du genre est $x = 9$ (ce nombre existe chez *Spergula*, *Spergularia*, *Herniaria*) considère les céraistes à $n = 18$ comme polyploïdes. Cette manière de faire a l'inconvénient de grouper dans la même classe des espèces certainement très anciennes comme *Cerastium lineare* ($n = 18$, d'après FAVARGER, non publié) endémique très localisé des Alpes Cottiennes ou *C. julicum* ($n = 18$, SÖLLNER [43]) autre endémique à aire très restreinte (Alpes juliennes) et *C. holosteoides* ($n = 72$) espèce anthropophile presque cosmopolite d'origine sans doute beaucoup plus récente.

Bien que vraisemblablement d'origine polyploïde, les céraistes à $n = 18$ ont un comportement géographique, et semble-t-il aussi génétique, de diploïdes. Par exemple, SÖLLNER [43], en croisant les races à $n = 18$ et $n = 36$ de *Cerastium arvense*, obtient en majorité des plantes à $2n = 54$ mâles-stériles. Ces «hexaploïdes», en fait, se comportent plutôt comme des triploïdes. On acquiert l'impression que des espèces à polyploïdie ancienne finissent par se comporter comme des diploïdes¹.

Nous serions donc enclin à considérer les *Cerastium* à $n = 18$ comme diploïdes, contrairement au traitement de TISCHLER [47]. En faveur de notre façon de procéder, il y a plusieurs arguments: 1) le fait qu'aucun genre diploïde vraiment voisin de *Cerastium* n'a pu leur donner naissance; 2) le fait que les espèces à $n = 9$ de *Cerastium*, si elles ont existé un jour, ont probablement disparu depuis longtemps; 3) le fait que les espèces de *Cerastium* à $n = 18$ ont donné naissance à une série de polyploïdes plus élevés.

Le seul argument qu'on pourrait nous opposer est l'existence d'une espèce à $n = 45$ (*C. brachypetalum*). Considérer toutes les espèces de *Cerastium* comme polyploïdes revient à masquer les événements relativement récents qui ont concouru à donner naissance aux espèces actuelles, au profit d'un événement beaucoup plus ancien: à savoir la naissance par polyploïdisation d'un «Primo-Cerastium» hypothétique à partir d'une espèce à $n = 9$.

Un exemple analogue est fourni par le genre *Saxifraga*. TISCHLER [47] range toutes les espèces à $n = 11$, 13 et 14 parmi les polyploïdes, estimant sans doute que leur nombre de base est $x = 7$ (ce nombre se rencontre chez *Heuchera*, *Astilbe*, etc.). En fait, HAMEL [21] a montré depuis, que certaines espèces de *Saxifraga* ont $n = 8$. D'autre part, il établit [20] que dans le genre *Boykinia*, les nombres $n = 6$ et $n = 7$ ont donné par amphidiploïdie $n = 13$. Cependant, on ne connaît aucune Saxifrage à $n = 6$ ou $n = 7$. HAMEL [21] s'exprime ainsi à ce propos: «Peut-être faut-il également envisager que chez les *Saxifraga* le nombre 13, comme sans doute ceux de 11, 14, 17, 19 résultent eux-aussi d'un phénomène d'amphiploïdie entre Saxifrages malheureusement

¹ Voir les travaux sur la réadaptation du volume cellulaire chez les polyploïdes anciens.

disparues, caractérisées par des nombres de chromosomes inférieurs à ceux qu'on observe actuellement, et dont on se trouve obligé de postuler l'existence.»

Il faudrait donc considérer les Saxifrages à $n = 13, 14$, etc., comme des paléopolyploïdes. Mais de nouveau ici, cette manière de procéder masquerait complètement l'évolution récente du genre qui comprend de nombreuses espèces bien plus fortement polyploïdes que celles à 13 ou 14 chromosomes; nous préférons traiter ces dernières comme des diploïdes.

La différence de traitement suivant les auteurs, que nous venons d'exposer à propos des genres *Cerastium* et *Saxifraga*, peut modifier sensiblement les pourcentages de polyploïdes d'un territoire où vivent de nombreuses espèces de ces genres. Nous avons fait remarquer autrefois (FAVARGER 1954) que le pourcentage des polyploïdes vivant à l'étage nival des Alpes rhétiques et lépontiennes tomberait de 56,2% à 51% si les espèces sus-nommées de *Saxifraga* et de *Cerastium* étaient tenues pour diploïdes.

Tant que la méthode des spectres de polyploidie était utilisée à des fins écologiques, de telles différences de traitement n'avaient pas une bien grande importance. Mais dès qu'on veut l'employer en géobotanique historique, il faut faire un usage aussi judicieux que possible des données cytologiques afin de distinguer les espèces anciennes des espèces plus récentes.

A ceux qui s'étonneraient de nous voir traiter différemment les *Adenostyles* (paléopolyploïdes à $n = 19$) et les *Cerastium* (diploïdes à $n = 18$), nous répondrons que les *Adenostyles* n'ont donné naissance à aucun polyploïde plus élevé¹. Ils sont apparemment au bout de leur évolution caryologique. Par contre, les céraistes à $n = 18$ sont à la base d'une série de polyploïdes qui va jusqu'à $n = 72$. TISCHLER [48] avait fort bien saisi le danger qu'il y avait à considérer des espèces comme polyploïdes, en s'appuyant sur un «nombre de base» extérieur à la section ou même au genre. En 1955, il modifie ses conceptions antérieures en concédant que $n = 14$ chez *Betula*, $n = 13$ chez les Oléacées, $n = 12$ chez les Génistées sont des nombres diploïdes. D'autre part, il rend attentif au fait que le nombre gamétique le plus bas n'est pas toujours le nombre de base d'un genre, car ainsi que l'ont montré BABCOCK et ses collaborateurs, l'évolution caryologique s'est produite parfois dans le sens d'une réduction du nombre chromosomique; par exemple, chez *Crepis* les espèces à $n = 3$ dérivent d'espèces à $n = 6$, ces dernières sont donc de faux polyploïdes ou plus exactement des diploïdes.

D'après TISCHLER, les espèces de *Sagina* à $n = 11$ seraient aussi des «faux polyploïdes» et les espèces de ce genre qui possèdent $n = 6$ seraient dérivées d'ancêtres à $n = 11$, idée qui nous paraît très vraisemblable.

¹ du moins à notre connaissance.

Si donc dans un genre où le nombre de base paraît 8, on découvre une espèce à $n = 4$, il convient de s'assurer soigneusement que le caryotype de cette dernière est vraiment primitif et qu'il ne résulte pas, par exemple comme chez *Crepis*, de fragmentations suivies de fusion. Un cas semblable s'est produit récemment: QUÉZEL (op. cit.) a découvert en Afrique du Nord une sous-espèce du polymorphe *Lepidium hirtum* possédant $n = 4$, alors que les espèces à $n = 8$ étaient considérées jusqu'ici comme diploïdes. Il n'est pas certain qu'on ne soit pas en présence ici d'un mutant haploïde isolé; mais remarquons d'autre part que l'existence chez *Lepidium* d'un nombre de base $x = 4$ expliquerait fort bien le nombre gamétique $n = 12$ de *Lepidium latifolium*. Cette dernière espèce serait un hexaploïde et non un triploïde. Il convient donc de changer le statut de nos espèces de *Lepidium* (*L. campestre*, *perfoliatum*, etc.) qui, de diploïdes, deviennent des mésopolyploïdes. Par contre, en tirer la déduction que toutes les Crucifères à $n = 7$ ou $n = 8$ sont polyploïdes serait à notre avis tout à fait injustifié.

Il est certain, comme le dit fort bien TISCHLER [48], que la plupart de nos «nombres de base» actuels ne sont pas des nombres de base primitifs. Mais l'époque où les nombres de base primitifs ont donné nos nombres actuels est inaccessible à nos investigations. Les rechercher, c'est faire ce que CHOUARD appelle de la botanique conjecturale!

Constatons simplement que chez les Crucifères, tout se passe comme si les nombres gamétiques $n = 8$ et $n = 7$ étaient de véritables nombres de base¹. La forme à $n = 4$ de *Lepidium hirtum* trouvée par QUÉZEL n'en revêt pas moins une assez haute importance historique. Cette «tête de file» qui manque dans les autres genres et que le hasard a conservé dans les hautes montagnes d'Afrique du Nord pour le genre *Lepidium* a la valeur d'un diploïde relique sans doute très ancien.

Pour clore cette discussion constatons qu'en distinguant notre groupe des paléopolyploïdes, nous enlevons une partie de leur gravité aux erreurs d'attribution qui pourraient être faites ici ou là entre diploïdes et paléopolyploïdes, puisque ces deux classes forment ensemble, selon nous, les éléments anciens d'une flore.

La 3^e méthode dont nous avons parlé (p. 120) consiste à comparer la polyploïdie au sein d'une famille ou d'un groupe systématique plus vaste, dans deux territoires différents. On ne considère pas uniquement le pourcentage de polyploïdes, mais aussi le degré de polyploïdie atteint. C'est ainsi que MANTON (op. cit.) a comparé les Filicinées leptosporangiées des Iles britanniques et celles de Madère. Ce travail, comme nous l'avons dit plus haut, a

¹ Nous ne pensons pas que Miss MANTON, la cytotaxinomiste qui connaît le mieux les Crucifères, soit opposée à cette manière de voir.

fourni des données fort instructives. Plus récemment, BLACKBURN et MORTON (op. cit.) ont comparé d'une façon précise la polyploïdie dans les Caryophyllacées en Grande-Bretagne et au Portugal. Ils ont utilisé non seulement le pourcentage des polyploïdes¹, mais l'index de polyploïdie obtenu en additionnant les index de toutes les espèces et en divisant la somme par le nombre d'espèces.

L'index de l'espèce représente le quotient du nombre de chromosomes par le nombre de base du genre ou de la section du genre à laquelle appartient le taxon considéré.

Cette dernière façon de procéder s'inspire selon nous d'un sage réalisme puisqu'elle évite d'utiliser des nombres de base plus ou moins hypothétiques, représentés dans des genres différents de ceux qu'on étudie.

La méthode des indices de polyploïdie est certainement à retenir dans les travaux de géographie botanique historique. Il n'est pas indifférent, en effet, qu'un territoire soit peuplé par des hexa- ou des octoploïdes plutôt que par des tétraploïdes. L'index varie dans le même sens que le pourcentage de polyploïdes mais n'a pas tout à fait la même signification.

Nous donnons ci-dessous le résultat du travail de BLACKBURN et MORTON:

| | Caryophyllacées | |
|-----------------------------|-----------------|-----------------|
| | Portugal | Grande-Bretagne |
| % de taxa polyploïdes | 31,0 | 41,2 |
| Indice de polyploïdie | 2,9 | 3,47 |

(L'indice de polyploïdie d'une flore ne comprenant que des diploïdes serait de 2,0.)

On peut concevoir que deux flores qui ont le même pourcentage de polyploïdes puissent différer par l'indice de polyploïdie. L'emploi de cette méthode est malheureusement limité parce que le nombre de familles représentées assez abondamment dans deux territoires appartenant à des empires floraux différents est très faible.

En résumé, nous croyons qu'une analyse statistique de la polyploïdie (le seul critère cytologique facile à étudier) peut rendre de grands services en géographie botanique historique, en permettant de juger du degré d'ancienneté relatif d'une flore, à condition de trier soigneusement les diverses catégories de polyploïdes, comme nous l'avons proposé et de ne pas voir dans les nombres chromosomiques élevés, un critère automatique et fallacieux de jeunesse.

Certes la méthode des spectres, même modifiée et (croyons-nous) améliorée comme nous le préconisons n'est pas à l'abri de toute critique. Nous avons déjà fait observer (FAVARGER [13]) qu'elle donnait la même importance «à

¹ Il est à noter que BLACKBURN et MORTON à l'encontre de TISCHLER considèrent les espèces de *Cerastium* à $n = 18$ comme des taxa diploïdes.

un polyploïde rare et localisé qu'à un diploïde représenté par de nombreux individus». Autrement dit, la méthode ne tient pas compte de la fréquence et de l'abondance d'une espèce (voir ci-dessous p. 138) dans un territoire étudié. Or, ces données sont difficiles à réunir et à exprimer par des valeurs qui ne soient pas trop subjectives.

PIGNATTI (op. cit.) a proposé dernièrement de remplacer les pourcentages de polyploïdes par un indice de diploïdie (rapport de la présence dans des relevés phytosociologiques des espèces diploïdes à celle des espèces polyploïdes). L'auteur italien pense que la comparaison des flores entières n'est pas significative, parce que des territoires éloignés n'ont pas les mêmes milieux écologiques. Par exemple, le Schleswig-Holstein offre des tourbières acides, des bruyères atlantiques, des chênaies acidophiles, etc., qui manquent à la Sicile. Selon PIGNATTI, il faut comparer les spectres de polyploïdie des associations végétales, comme l'a fait par exemple CHRISTIANSEN [7]. Ainsi que nous venons de le dire, la méthode de PIGNATTI tient compte en même temps de la fréquence. La discussion des conceptions de PIGNATTI nous entraînerait trop loin. Nous devons nous contenter des remarques suivantes, l'une d'ordre pratique, les autres d'ordre théorique.

1) Au point de vue pratique, il est difficile de baser la comparaison de deux flores sur le spectre de polyploïdie des associations végétales. Il ne faut pas oublier en effet que la notion «d'association végétale» n'est pas admise par tout le monde. Certains phytogéographes scandinaves se montrent fort réservés vis-à-vis de la méthode de BRAUN-BLANQUET. Cela rend fort difficile la comparaison par la méthode de PIGNATTI de la flore alpine par exemple avec celle du Spitzberg ou du Groenland.

2) Au point de vue théorique, nous nous demandons s'il est heureux de baser une méthode que nous rattachons désormais à la géobotanique historique¹ sur un concept, qui pour nous reste essentiellement écologique: l'association végétale. Qu'est-ce qui intéresse en définitive l'historien de la flore? Savoir par exemple si la flore de l'étage alpin des Pyrénées est plus ou moins ancienne que celle de l'étage correspondant des Alpes. Lorsque PIGNATTI nous montre que le Thlaspeetum des Alpes occidentales est plus pauvre en polyploïdes que le Thlaspeetum des Grisons, et qu'il conclut à une plus grande «ancienneté» de la première de ces associations, cela est probablement juste pour le Thlaspeetum; mais pour étendre une telle conclusion à la flore des Alpes occidentales (c'est cela en effet qui nous intéresse), il faudrait étudier toutes les associations végétales. Cela reviendrait au même que de comparer les catalogues floristiques des deux régions, avec cette différence,

¹ PIGNATTI est entièrement d'accord avec REESE pour dire que le pourcentage de polyploïdes est en rapport avec l'âge d'une flore ou d'une florule.

il est vrai, que la méthode de PIGNATTI permet d'apprécier la fréquence. Mais au fond, celle-ci est-elle nécessaire dans une étude de géobotanique historique ? Une espèce relique rare et très localisée est hautement significative par sa présence, même si elle n'est représentée que par très peu d'individus¹. Ce n'est pas du tout la même chose qu'en phytosociologie où un tableau d'association doit donner une représentation fidèle de la végétation, la valeur écologique d'une espèce étant fort différente suivant que celle-ci est rare ou abondante, de haute ou de basse fréquence.

Tout compte fait, nous pensons que l'appréciation de la fréquence d'une espèce diploïde ou polyploïde n'est pas nécessaire dans un spectre de polyploïdie appliqué à la géobotanique historique. La fréquence d'une espèce dans les relevés n'est utile que par rapport à une association déterminée. Une espèce qui n'a qu'une basse fréquence dans un groupement donné possède en général une fréquence élevée dans une autre association, de sorte que ces considérations s'effacent dès qu'on envisage l'ensemble des associations d'un territoire.

3) Nous savons fort bien qu'il est probablement illusoire de vouloir séparer complètement les facteurs historiques et les facteurs écologiques, ou si l'on veut, la flore et la végétation. La flore qui peuple actuellement un territoire donné ne dépend pas uniquement du stock d'espèces primitives qui se sont différenciées sur place et des événements historiques qui l'ont modifié (migrations, évictions, etc.) mais aussi de la sélection que les conditions actuelles du milieu exercent sur elles. Pour prendre un exemple, si certains paléopolyploïdes d'origine méridionale et cantonnés dans les parties chaudes de la Suisse ne se rencontrent pas à l'étage nival des Alpes, c'est avant tout que le climat de ce dition ne leur permet pas d'y vivre. En revanche, ils pourraient être remplacés par des paléopolyploïdes d'origine arctique, de sorte que la proportion de ceux-ci par rapport à l'ensemble resterait la même.

Utiliser l'association comme point de départ à une étude sur l'histoire de la flore, nous paraît donner trop d'importance à l'écologie. Certes, nous ne saurions assez le répéter, les concepts écologiques et historico-floristiques sont trop mêlés pour qu'on parvienne jamais à les séparer complètement. La preuve en est que la méthode de BRAUN-BLANQUET qui poursuit un but purement écologique est basée malgré tout sur des listes d'espèces. Mais il y a tout de même moyen d'éviter un trop grand chevauchement des concepts de flore et de végétation. C'est, par exemple, de baser les spectres de polyploïdie – dans la mesure où ils doivent servir à exprimer l'âge d'une flore – sur la flore totale

¹ Nous dirions même qu'elle est d'autant plus significative qu'elle est plus rare, puisque son caractère de relique apparaît davantage.

d'un territoire géographique et non sur les associations. Passer par l'association végétale pour comparer la flore de deux territoires différents ne nous paraît nullement nécessaire en géographie botanique historique. La même association ne peut être d'âge différent dans deux territoires. Ce qui est d'âge différent, c'est la flore!¹

4) Lorsque PIGNATTI compare les indices de polyploïdie des associations faisant partie d'une même série évolutive, il constate un fait intéressant: dans tous les cas, il y a augmentation des polyploïdes au fur et à mesure qu'on avance vers le climax (cela se marque par la diminution de l'indice de diploïdie).

Exemple (pour les Pyrénées):

| | | | |
|--------------------------------|-------|---------------------------------|-------|
| Crepidetum pygmaeae | 1,07 | Elyneto-Oxytropidetum | 0,524 |
| Festucetum scopariae | 0,714 | Pumileto-Festucetum | 0,466 |

L'auteur en tire des conclusions d'ordre historique, en supposant que les rochers ensoleillés (domaine des *Potentilletalia caulescentis*) ou les éboulis calcaires (*Thlaspeetalia*) abritent des espèces anciennes qui ont pu endurer les glaciations sur place. La chose nous paraît très plausible et en bon accord avec les idées que nous défendons depuis plusieurs années (FAVARGER, 1953 et 1954)². Cependant, ce n'est pas la seule explication possible et, de nouveau ici, les faits historiques sont invoqués pour interpréter un phénomène écologique: la succession. Ne pourrait-on penser aussi (explication purement écologique) que dans les groupements pionniers, la concurrence est moins forte, d'où la richesse en diploïdes, tandis que dans les associations climaciques, la concurrence plus sévère favorise les polyploïdes?

Il n'en reste pas moins vrai que la comparaison d'associations différentes dans un même territoire, selon la méthode de PIGNATTI peut donner des renseignements intéressants. Toutefois, en géographie botanique historique, lorsqu'on veut comparer dans une même région géographique, des ensembles de végétaux différents, il nous paraîtrait plus approprié de s'adresser aux ceintures de végétation de E. SCHMID parce que ces ensembles ont une base historico-floristique. Il serait très intéressant de comparer le spectre de polyploïdie de la ceinture de *Loiseleuria* à celui de la ceinture de *Picea*, ou de

¹ On peut supposer que la flore d'un territoire compte une série importante d'espèces reliques diploïdes. Mais celles-ci sont distribuées dans de nombreuses associations, de sorte qu'il n'y en a qu'une ou deux par association. L'étude d'un ou deux groupements ne fera pas ressortir le caractère ancien de la flore. Ou bien encore, ces espèces peuvent s'associer en un groupement qui ne sera pas représenté dans une autre contrée.

² PIGNATTI ne paraît pas avoir eu connaissance de nos travaux. En fait, nous croyons être le premier à avoir interprété le faible pourcentage de polyploïdes dans la flore des Alpes comme un signe d'ancienneté. Le mérite d'avoir appliqué une explication historique de ce genre à une flore de haute montagne (le Caucase) revenant à SOKOLOVSKAJA et STRELKOVA [42].

Fagus-Abies. Quel est le pour-cent de polyploïdes de végétations-reliques comme la ceinture de *Laurocerasus*, etc. ?¹

5) Enfin, les statistiques comme celles de PIGNATTI devraient être basées sur des nombres chromosomiques déterminés sur les associations mêmes qu'on étudie. Les résultats des tables sont trop incertains pour permettre une comparaison précise d'associations vicariantes. Nous sommes fort surpris de voir, par exemple, que le *Crepidetum pygmaeae* des Pyrénées est moins riche en diploïdes, donc moins « ancien » que le *Papaveretum rhaetici* du Tyrol oriental. L'étude cytologique des endémiques pyrénéennes ou des « races » sous lesquelles une même espèce se rencontre dans cette chaîne est encore peu avancée. La flore pyrénéenne est riche en espèces très anciennes datant parfois du début du Tertiaire. Cela n'apparaît pas sur les tables de PIGNATTI.

Conclusions et essai d'application

Malgré l'intérêt qui s'attache à l'étude des spectres de polyploidie des associations végétales (méthode de PIGNATTI), nous continuons à penser qu'il faut baser l'analyse du degré d'ancienneté d'une flore sur des données purement floristiques (flores totales) et non floristico-écologiques (associations). Certes, quelques précautions s'imposent. Il faut comparer des territoires dont les flores ont en gros le même nombre d'espèces. La comparaison d'assez grands domaines fait disparaître les différences écologiques parce que ces domaines comprennent de nombreuses stations très variées. Parfois, il peut être intéressant de comparer de petits territoires dont les conditions climatiques et édaphiques doivent alors être analogues (par exemple: flore de l'étage alpin, aux Alpes, Pyrénées, Carpathes, etc.).

On se basera sur les considérations développées plus haut (p. 123 à 131) pour classer les éléments d'âge différent. Le spectre d'ancienneté relative d'une flore se présentera comme suit, dans le cas de deux exemples précis, à savoir la flore de l'étage nival des Alpes rhétiques et celle du sud-ouest du Groenland (Phanérogames seules) (voir tableau page 139).

Les sources utilisées pour établir le tableau ci-dessous sont les listes de nombres que nous avons établies pour notre travail de 1954 (FAVARGER [13])² d'après le catalogue de BRAUN [6] et le catalogue que donne POLUNIN [37] de la flore du S-W du Groenland. Les nombres chromosomiques des taxa groenlandais ont été pris dans l'important ouvrage de JØRGENSEN, SØRENSEN et WESTERGAARD (op. cit.). Nous sommes parfaitement conscient du carac-

¹ Ces problèmes nous ont été suggérés un jour par le Prof. E. SCHMID. Nous avons jusqu'ici manqué de temps pour les résoudre. Mais la méthode que nous proposons ici devra servir de base à ce travail.

² Ces listes ont été complétées au moyen des résultats obtenus depuis 1954.

| | Flore de l'étage nival des Alpes rhétiques et lépontiennes | Flore du S-W du Groenland |
|---------------------------------|--|---------------------------------|
| Nombre d'espèces | env. 220 | env. 259 |
| Nombre d'espèces étudiées | 204 | 238 |
| P. Paléopolyploïdes | 3,9% } 56,9% | 2,5% } 38,2% |
| D. Diploïdes | 53,0% } | 35,7% } |
| M. Mésopolyploïdes | 30,9% | 48,3% |
| N. Néopolyploïdes | 6,8% } 12,2% | 9,7% } 13,5% |
| R. «Races chromosomiques» ... | 5,4% } | 3,8% } |

tère provisoire d'un tel essai. Pas plus dans les Alpes qu'au Groenland, les nombres chromosomiques n'ont été déterminés sur du matériel exclusivement autochtone. D'autre part, dans les deux territoires, le dépistage des races chromosomiques n'a pas été entrepris d'une façon exhaustive. Certaines difficultés de classement sont inévitables dans l'état actuel de nos connaissances et une part d'arbitraire subsiste dans le traitement de certains groupes dans lesquels les nombres de base sont encore mal connus ou le rôle de la polyploidie incertain (*Carex*¹, *Juncus*, etc.).

Nous avons mis dans la classe R toutes les espèces qui paraissent être représentées sur le territoire en question par plusieurs taxa infraspécifiques possédant des nombres chromosomiques différents, même si aucune race diploïde n'a été observée dans cette contrée. En effet, la variabilité du nombre chromosomique nous paraît un signe d'évolution récente, «d'activité» d'un taxon. Nous y avons joint aussi quelques couples «d'espèces» très voisines données par les auteurs danois dans leur table 4 (p. 146). Il semble bien que le concept d'espèce utilisé par les auteurs récents qui ont travaillé sur le Groenland soit plus étroit que celui des auteurs suisses.

Dans les néopolyploïdes (N), nous avons rangé les taxa représentés sur le territoire par une unique race polyploïde, alors que dans d'autres contrées, il existe des races diploïdes ou en tout cas, moins fortement polyploïdes.

Les deux territoires que nous comparons sont du même ordre de grandeur. Les nombres d'espèces spontanées qui s'y rencontrent sont voisins.

Si imparfait qu'il soit, le tableau ci-dessus illustre la méthode que nous proposons et fait ressortir un certain nombre de faits.

1) La flore alpine¹ est plus riche en éléments anciens (P+D) que celle

¹ On pourrait se demander si la présence au Groenland d'un grand nombre d'espèces du genre *Carex* ne fausse pas les résultats. On sait que la polyploidie dans ce genre est bien difficile à séparer des autres causes d'augmentation du nombre chromosomique. Si l'on supprime des listes les espèces du genre *Carex*, tous les pourcentages sont modifiés, mais cela ne change les rapports Alpes : Groenland, que d'une manière insignifiante.

du Groenland (rapport : 1,5:1). Sans nous avancer trop, nous croyons pouvoir dire que ces plantes datent au moins du Tertiaire inférieur.

2) Alors que dans la flore alpine¹, les éléments anciens forment plus de la moitié des effectifs et que les mésopolyploïdes (M) (éléments d'âge moyen) groupent un peu moins du $\frac{1}{3}$ des Phanérogames, le rapport est presque inverse au Groenland: un peu plus du $\frac{1}{3}$ d'éléments anciens et près de la moitié d'éléments d'âge moyen. Il est vraisemblable d'admettre que la majorité des mésopolyploïdes datent du milieu ou de la fin du Tertiaire.

3) Les éléments jeunes de la flore (N+R) sont probablement d'âge quaternaire, contemporains des glaciations. La proportion de taxa récents ou subrécents est à peine plus forte au Groenland qu'à l'étage nival des Alpes (13,5 contre 12,2).

4) La méthode illustre clairement le caractère d'ancienneté relative de la flore alpine, sur lequel nous avons maintes fois insisté [12, 13, 14, 16], mais elle démontre aussi que cette flore renferme un contingent non négligeable de taxa récents (12,2%) dus sans doute aux bouleversements apportés par les glaciations. La différence dans le pourcentage des mésopolyploïdes entre le Groenland et les Alpes signifie probablement que l'évolution de la flore alpine au Tertiaire s'est faite calmement par lente différenciation génique («gradual speciation»), alors qu'au Groenland, il y eut de fréquents mélanges de flores liés à des changements de climats ou à d'autres bouleversements.

Dans un article intéressant sur les origines de la flore arctique, *TOLMATCHEV* [50] insiste sur l'élément autochtone (élément éoarctique) déjà présent à la fin du Tertiaire, bien qu'il ne jouât qu'un rôle subordonné dans la flore d'alors. C'étaient surtout des plantes de la région culminale, des pentes abruptes non occupées par la forêt, ou des lieux marécageux. Le 38% d'éléments anciens que la méthode employée par nous permet de déceler dans la flore du S-W du Groenland correspond sans doute à ces plantes. Mais à la fin du Pliocène et au début du Pleistocène, remarque l'auteur, le refroidissement du climat des régions extra-tropicales de l'hémisphère nord a banni la forêt et préparé le terrain à de vastes migrations, venant par exemple de l'Asie centrale et du sud de la Sibérie (Angara). C'est sans doute lors de ces migrations qu'ont pris naissance la plupart des mésopolyploïdes (48,3%). *TOLMATCHEV* insiste sur le fait que ces migrations se sont poursuivies pendant les périodes glaciaires. Les plus récentes ont engendré les néopolyploïdes et les races chromosomiques (13,5% de taxa récents). Si à l'étage nival des Alpes, les bouleversements glaciaires se sont fait sentir dans l'apparition de 12,2% de taxa

¹ Il ne s'agit pas de la flore alpine dans son ensemble, mais d'une partie de celle-ci: flore de l'étage nival des Grisons (Province helvète-norrique de *MERXMÜLLER*).

récents, il semble par contre que l'évolution de la flore ait été beaucoup moins troublée à la fin du Tertiaire. Enfin, dans l'Arctique, les glaciations n'ont laissé subsister qu'un nombre relativement faible d'éléments anciens, alors que les conditions sur les sommets des Alpes étaient sans doute beaucoup plus favorables.

L'exemple traité n'est pas encore suffisant pour éprouver la méthode. Il est évident, d'autre part, que celle-ci ne saurait permettre par elle-même de diviser objectivement une flore en éléments d'âge différent. Elle ne peut se substituer à une analyse basée sur les rapports taxinomiques et phylogénétiques. Nous avons fait observer à plusieurs reprises, au cours de ce travail, qu'il y avait des diploïdes anciens et des diploïdes récents, mais nous n'avons pas en ce moment de critère cytologique commode pour les distinguer. Notre essai n'a pas la prétention de remplacer une classification générale des taxa selon leur âge, laquelle doit être basée sur tous les critères. C'est une méthode «spéciale» (au sens de TURRILL [51]).

Cependant, le spectre d'ancienneté relative d'une flore permet selon nous, l'application rationnelle des données cytologiques aux problèmes de la géobotanique historique.

Résumé

1) La polyploïdie est sans doute plus en rapport avec des phénomènes historiques qu'avec des données écologiques.

2) La méthode dite des spectres de polyploïdie est discutée en détail. Selon l'auteur, elle ne permet pas de rendre compte des faits d'ordre historique. La notion de polyploïdes est vague. Certains polyploïdes sont anciens, d'autres très récents.

3) L'auteur propose de diviser les polyploïdes en paléopolyploïdes, mésopolyploïdes et néopolyploïdes. Ces termes de géographie botanique historique sont définis et illustrés par des exemples. Les taxa différenciés en races chromosomiques doivent être traités à part.

4) L'auteur discute la méthode de PIGNATTI et pense qu'une étude de géobotanique historique ne doit pas être basée sur le spectre d'associations végétales.

5) L'introduction d'un spectre d'ancienneté relative de la flore est proposée. Ce spectre permet de distinguer sur la base de la cytologie: des éléments anciens (paléopolyploïdes + diploïdes), des éléments d'âge moyen (mésopolyploïdes) et des éléments jeunes (néopolyploïdes + taxa différenciés en races chromosomiques). L'auteur applique la méthode à la comparaison de la flore du S-W du Groenland avec celle de l'étage nival des Alpes rhétiques.

Summary

1. Polyploidy is probably more in connexion with historical than with ecological data.

2. The method of spectrum of polyploidy in a flora is thoroughly discussed.

According to the author, it does not allow us to give an account of historical data. The notion of polyploidy for historical purposes is not clearly cut. Some polyploids are old, other are very recent.

3. The author proposes to divide polyploids into: Paleopolyploids, mesopolyploids, neopolyploids. Those words of historical plant geography are explained and illustrated by examples.

Taxa differentiated into "Chromosome races" will be treated separately.

4. The author discusses PIGNATTI's method and thinks that a study of historical plant geography must not be based on the spectrum of plant associations.

5. The introduction of a spectrum of relative age of a flora, has been proposed.

The spectrum enables us to distinguish on the base of cytology ancient elements (paleopolyploids and diploids) middle age elements (mesopolyploids) and recent elements (neopolyploids and taxa differentiated in chromosome races).

The author applies the method to the comparison of the Greenland flora with that of the nival stage of the eastern Swiss Alps.

Bibliographie

1. AUBRÉVILLE, A. (1949): Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. — Paris. 1–99.
2. ARWIDSSON, T. (1938): Einige neue Gesichtspunkte zu den Chromosomenzahlen-Bestimmungen. — Svensk.Bot.Tidskr. **32**.
3. BARROS NEVES, J. (1938–39): Contribution à l'étude caryologique du genre *Leucjum*. — Boll.Soc.Broter. **13**, 545–572.
4. BLACKBURN, K. B. et MORTON, J. K. (1957): The incidence of polyploidy in the Caryophyllaceae of Britain and of Portugal. — New Phytol. **56**, 344–351.
5. BÖCHER, T. W., LARSEN, K. et RAHN, K. (1955): Experimental and cytological studies on plant species. — III. Hereditas **41**, 423–453.
6. BRAUN, J.: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. — Nouv.Mém.Soc.helv.Sci.nat. **48**, 1–347.
7. CHRISTIANSEN, W. (1949): Polyploidie-Spektren. — Biol.Zentralbl. **68**, 369–385.
8. CONTANDRIOPOULOS, J. (1957): Contribution à l'étude caryologique des endémiques de la Corse. — Ann.Fac.Sc. Marseille **26**, 51–65.
9. EMBERGER, L. (1944): Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. — Paris, Masson, 1–492.
10. FAHMY, T. Y. (1951): Recherches caryologiques sur quelques espèces méditerranéennes. — Thèse. Fac.Sc. Montpellier, 1–173.
11. FAVARGER, C. (1952): Recherches sur quelques Mélastomacées d'Afrique occidentale. — Bull.Soc.bot.suisse **62**, 5–65.
12. FAVARGER, C. (1953): Notes de caryologie alpine II. — Bull.Soc.neuch.Sc.nat. **76**, 132–169.
13. FAVARGER, C.: Sur le pourcentage des polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. — 8^e Congrès intern. de bot. Paris, Sect. 9–10, 51–56.
14. FAVARGER, C. (1956): A propos des «races chromosomiques». — Arch.Jul.Klaus Stift. **31**, Heft 3/4, 277–285.
15. FAVARGER, C. (1959): Distribution en Suisse des races chromosomiques de *Chrysanthemum Leucanthemum* L. — Bull.Soc.bot.suisse **69**, 26–46.

16. FAVARGER, C. (1959): Quelques problèmes de géobotanique alpine. Texte photocopié d'une communication. – IX Congr.int.de bot. Montréal.
17. FAVARGER, C. (1959): Notes de caryologie alpine III. – Bull.Soc.neuch.Sc.nat. **82**, 255–285.
18. GORENFLOT, R. (1960): La polyploïdie chez *Plantago Coronopus* L. – Rev.cyt.et biol.vég. **22**, 77–108.
19. HAGERUP, O. (1932): Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. – Hereditas **16**, 19–40.
20. HAMEL, J. L. (1953): Contribution à l'étude cytotaxinomique des Saxifragacées. – Rev.Cyt.et Biol.vég. **14**, 113–311.
21. HAMEL, J. L. (1953–54): Matériaux pour l'étude cytotaxinomique des Saxifragacées. – Mém.Soc.bot.France, 107–121.
22. HASKELL, G. (1952): Polyploidy, ecology and the British flora. – J.Ecol. **40**, 265–302.
23. JØRGENSEN, C. H., SØRENSEN, Th. et WESTERGAARD, M.: The flowering plants of Greenland. – Biol.Skrift.Danske.Vidensk.Selsk. **9** (4), 1–172.
24. LÖVE, A. (1951): Taxinomial evaluation of polyploids. – Carologia **3**, 263–284.
25. LÖVE, A. et D. (1949): The geobotanical significance of polyploidy. 1. Polyploidy and latitude. – Portugal. Acta Biol., Series A., R. B. Goldschmidt Vol., 274–352.
26. LÖVE, A. et D. (1956): Cytotaxonomical Conspectus of the Icelandic Flora. – Acta Horti Gotoburg. **20** (4), 65–290.
27. LÖVE, A. et D. (1957): Arctic polyploidy. – C.R.Soc.génét. Canada **2**, 23–27.
28. MANGENOT, G. (1954): Côte d'Ivoire-Guinée. Notices botaniques et itinéraires commentés. – VIII^e Congrès int. de bot. Paris, Sedes, 1–56.
29. MANGENOT, S. et G. (1957): Nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. – Bull.Jard.bot.de l'Etat, Bruxelles **27**, 639–654.
30. MANGENOT, S. et G. (1958): Deuxième liste de nombres chromosomiques nouveaux chez diverses Dicotylédones et Monocotylédones d'Afrique occidentale. – Bull.Jard. bot.de l'Etat, Bruxelles **28**, 315–329.
31. MANGENOT, S. et G., FOUTREL, G. et DE LA MENSBRUGE, G. (1957): Sur les nombres chromosomiques de 150 espèces d'Angiospermes d'Afrique occidentale. – C.R.Acad. Sci. **245**, 559–562.
32. MANTON, I. (1950): Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. – Cambridge, 1–316.
33. MIÈGE, J. (1960): Nombres chromosomiques de plantes d'Afrique occidentale. – Rev.cyt.biol.vég. **21**, 373–380.
34. MIÈGE, J. (1954): Nombres chromosomiques et répartition géographique de quelques plantes tropicales et équatoriales. – Rev.Cyt.et Biol.vég. **15**, 312–348.
35. NANNFELDT, J. H. (1938): *Poa maroccana* Nannf. n.sp. – Svensk.Bot.Tidskr. **32**, 295–321.
36. PIGNATTI, S. (1960): Il significato delle specie poliploidi nelle associazioni vegetali. – Atti dell'Istit.venet. Classe di scienze mat. et natur. **118**, 75–98.
37. POLUNIN, N. (1942): Flora of south western Greenland. – Journ.of the Linn.Soc.of London **52**, 349–406.
38. QUÉZEL, P. (1957): Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. – Thèse. Fac.Sc. Montpellier **134**, 1–463.
39. REESE, G. (1953): Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen. – Ber.deutsch.bot.Ges. **66**, 65–73.
40. REESE, G. (1958): Polyploidie und Verbreitung. – Zeitsch.für Bot. **46**, 339–354.
41. SCHARFETTER, R. (1953): Biographien von Pflanzensippen. – Vienne, 1–546.
42. SOKOLOVSKAJA, A. P. et STRELKOVA, O. S. (1940): Karyological investigation of the alpine flora on the main Caucasus range etc. – C.R.Acad.Sci.U.R.S.S. **29**, 415–418.

43. SÖLLNER, R. (1954): Recherches cytotaxinomiques sur le genre *Cerastium*. – Bull. Soc.bot.suisse **64**, 221–353.
44. STERN, F. C. (1942–43): Geographical distribution of the genus *Paeonia*. – Proceed. Linn.Soc. London **155**, part. 2, 76–79.
45. STERN, F. C. (1949): Chromosome numbers and taxonomy. – Proc.Linn.Soc. London **161**, 119–125.
46. TISCHLER, G. (1936): Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. – Engler's Bot.Jahrb. **67**, 1–36.
47. TISCHLER, G. (1950): Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – La Haye, 1–263.
48. TISCHLER, G. (1954): Das Problem der Basis-Chromosomenzahlen bei den Angiospermen-Gattungen und -Familien. – Cytologia **19**, 1–10.
49. TISCHLER, G. (1955): Der Grad der Polyploidie bei den Angiospermen in verschiedenen Grossarealen. – Cytologia **20**, 101–118.
50. TOLMATCHEV, A. I. (1960): Der autochthone Grundstock der arktischen Flora und ihre Beziehung zu den Hochgebirgsflora Nord- und Zentralasiens. – Bot.Tidskr. **55**, 269–276.
51. TURRILL, W. B. (1950): Modern trends in the classification of plants. – The advancement of Science **26**, 1–16.
52. WULFF, E. V. (1950): An introduction to historical plant geography. – Chronica Bot. Waltham, 1–223.

DIE MAKROLICHENEN DES URNERLANDES IM HERBARIUM ANTON GISLER IN ALTDORF

Von Ed. FREY, Münchenbuchsee bei Bern

Professor Emil SCHMID hat in zwei seiner bemerkenswerten Früharbeiten (1923 und 1930) die Flora und Vegetation einiger Urner Reusstäler und ihre Bedingtheiten eingehend beschrieben und durch eine wertvolle Vegetationskarte dargestellt. Dies veranlasst mich, als Beitrag zur Ehrung unseres Jubilars ein Thema zu wählen, das mit den genannten zwei Werken lokale Beziehungen hat.

Professor Anton GISLER, geboren 1820 als gebürtiger Urner in Altdorf und ebenda gestorben 1888, hat sich durch Privatstunden in seiner Heimat ausbilden lassen und seine Studien in Freiburg (Schweiz) mit dem philosophischen und theologischen Lizentiat abgeschlossen. Er versah zuerst eine Kaplanei in Riemenstalden, der kleinen Gemeinde über dem Ostufer des Urnersees. Später kam er in gleicher Stellung nach Altdorf, wo er aber bald als geschätzter Lehrer am Lyceum unterrichtete. Auf Anregung seines Freundes Dr. med. K. LUSSEK in Altdorf hat er sich mehr und mehr den Naturwissenschaften, speziell der Botanik zugewandt. Anlässlich der 95. Jahresversammlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in