



# CYTOTAXONOMIE DE LA FLORE FRANCILIENNE

Flore d'Île-de-France  
Tome 3

PHILIPPE JAUZEIN

JUIN 2020

ISBN 978 2 7371 2040 4

L'INSTITUT  
PARIS  
REGION

**ARB**

AGENCE RÉGIONALE  
DE LA BIODIVERSITÉ

depuis 1913





# CYTOTAXONOMIE DE LA FLORE FRANCILIENNE

Flore d'Île-de-France, tome 3

Auteur : **Philippe JAUZEIN**

Conception – mise en page : Audrey Muratet / Laboratoire image ville  
environnement, Université de Strasbourg

Relecture par l'ANVL ; tous nos remerciements en particulier à Gabriel Carlier,  
Laetitia Sanchez, Guillaume Larregle et Camille Huguer

Maquette couverture réalisée par Elodie Beaugendre

Photographie de couverture : Philippe Jauzein

Légende de la couverture:

*Crepis capillaris* : 3 chromosomes de base, le plus petit nombre d'Île-de-France

Schéma virtuel d'une plaque métaphasique somatique montrant :

- Les 6 chromosomes A correspondant à 3 paires
- Une paire de chromosomes A avec satellites
- Présence d'un chromosome B

ISBN : 978 2 737 120 40 4

Imprimé par L'Institut Paris Region, juin 2020

## Sommaire

**Généralités : définitions des phénomènes induisant une variabilité des nombres de chromosomes.....8**

Polyploïdie .....	9
ENDOPOLYPLOÏDIE .....	9
<i>Polyploïdie somatique</i> .....	10
<i>Incidence sur les comptages</i> .....	10
PALÉOPOLYPLOÏDIE .....	10
DÉTERMINATION DU NOMBRE DE BASE X.....	11
AUTOPOLYPLOÏDIE .....	12
<i>Avantages et inconvénients</i> .....	12
<i>Cas particulier des centromères délocalisés</i> .....	13
<i>Séries euploïdes</i> .....	13
ALLOPOLYPLOÏDIE.....	13
<i>Avantages et inconvénients</i> .....	14
Diploïdie.....	15
Autres variations .....	16
CHROMOSOMES B.....	16
ANEUPLOÏDIE.....	16
<i>Cas particulier des centromères délocalisés (voir aussi paragraphe I.4)</i> .....	17
DYSPLOÏDIE.....	17
Difficultés d'interprétation.....	18
LES DIFFÉRENTES ORIGINES D'UN MÊME NOMBRE .....	18
MORPHOLOGIE DES CHROMOSOMES ET QUANTITÉ D'ADN .....	19
Quelques cas particuliers.....	21
POLYPLOÏDIE ET APOMIXIE.....	21
POLYPHYLÉTISME DES ALLOPOLYPLOÏDES.....	21
<i>Balance entre les parents</i> .....	22
<i>Conséquences taxonomiques et nomenclaturales</i> .....	22
Avertissements .....	23
EXCLUSION DES COMPTAGES DOUTEUX OU EXCEPTIONNELS	23
LES SOURCES D'ERREURS DE COMPTAGE .....	24
NOMBRES SOMATIQUES OU GAMÉTIQUES .....	25
NOMENCLATURE .....	25

**Liste commentée des nombres de chromosomes somatiques des espèces franciliennes ..... 26**

Ptéridophytes .....	27
ASPLENIACEAE .....	27
BLECHNACEAE .....	28
DENNSTAEDTIACEAE.....	28
DRYOPTERIDACEAE.....	28
EQUISETACEAE .....	29
LYCOPODIACEAE .....	29
MARSILEACEAE .....	30
OPHIAGLOSSACEAE .....	30
OSMUNDACEAE .....	30
POLYPODIACEAE .....	30
PTERIDACEAE.....	31
SALVINIACEAE .....	31
THELYPTERIDACEAE.....	31
WOODSIACEAE .....	31
Gymnospermes .....	32
CUPRESSACEAE.....	33
PINACEAE .....	33
TAXACEAE.....	33
Angiospermes - Dicotylédones.....	33
ADOXACEAE .....	34
AMARANTHACEAE.....	34
APOCYNACEAE .....	36
AQUIFOLIACEAE .....	37
ARALIACEAE.....	37
ARISTOLOCHACEAE .....	37
BALSAMINACEAE.....	38
BERBERIDACEAE.....	38
BETULACEAE .....	38
BORAGINACEAE.....	39
BUXACEAE.....	42
CAMPANULACEAE.....	42
CANNABACEAE .....	45
CAPRIFOLIACEAE .....	45
CARYOPHYLLACEAE.....	45
CELASTRACEAE .....	50
CERATOPHYLLACEAE.....	50
CISTACEAE .....	51
COMPOSITAE (= ASTERACEAE) .....	51
CONVOLVULACEAE .....	68
CORNACEAE.....	69
CRASSULACEAE .....	70
CRUCIFERAE (= BRASSICACEAE)..	71
CUCURBITACEAE .....	81
DIPSACACEAE.....	81
DROSERACEAE.....	82
ELATINACEAE .....	82

<i>ERICACEAE</i> .....	83	<i>VITACEAE</i> .....	154
<i>EUPHORBIACEAE</i> .....	84	Angiospermes - Monocotylédones .....	155
<i>FAGACEAE</i> .....	86	<i>AGAVACEAE</i> .....	155
<i>GENTIANACEAE</i> .....	86	<i>ALISMATACEAE</i> .....	155
<i>GERANIACEAE</i> .....	87	<i>AMARYLLIDACEAE</i> .....	156
<i>GROSSULARIACEAE</i> .....	88	<i>ARACEAE</i> .....	158
<i>HALORAGACEAE</i> .....	88	<i>ASPARAGACEAE (incluses les</i>	
<i>HYDRANGEACEAE</i> .....	89	<i>RUSCACEES)</i> .....	160
<i>HYPERICACEAE</i> .....	89	<i>BUTOMACEAE</i> .....	160
<i>JUGLANDACEAE</i> .....	90	<i>COLCHICACEAE</i> .....	161
<i>LABIATAE (= LAMIACEAE)</i> .....	90	<i>CYPERACEAE</i> .....	161
<i>LEGUMINOSAE (= FABACEAE )</i> .....	95	<i>GRAMINEAE (= POACEAE )</i> .....	167
<i>LENTIBULARIACEAE</i> .....	103	<i>HYACINTHACEAE</i> .....	189
<i>LINACEAE</i> .....	103	<i>HYDROCHARITACEAE</i> .....	190
<i>LYTHRACEAE</i> .....	104	<i>IRIDACEAE</i> .....	192
<i>MALVACEAE</i> .....	104	<i>JUNCACEAE</i> .....	192
<i>MENYANTHACEAE</i> .....	105	<i>JUNCAGINACEAE</i> .....	194
<i>MONTIACEAE</i> .....	105	<i>LILIACEAE</i> .....	194
<i>MYRICACEAE</i> .....	106	<i>MELANTHIACEAE</i> .....	195
<i>NYMPHAEACEAE</i> .....	106	<i>ORCHIDACEAE</i> .....	195
<i>OLEACEAE</i> .....	106	<i>POTAMOGETONACEAE</i> .....	199
<i>ONAGRACEAE</i> .....	107	<i>TYPHACEAE</i> .....	200
<i>OROBANCHACEAE</i> .....	108	<i>XANTHORRHOEACEAE</i> .....	200
<i>OXALIDACEAE</i> .....	110		
<i>PAPAVERACEAE</i> .....	111	<b><u>Bilan régional prospectif .....</u></b>	<b><u>201</u></b>
<i>PARNASSIACEAE</i> .....	112		
<i>PHYTOLACCACEAE</i> .....	113	<i>PTERIDOPHYTES</i> .....	202
<i>PLANTAGINACEAE</i> .....	113	<i>Aspleniacées</i> .....	202
<i>PLUMBAGINACEAE</i> .....	118	<i>Dryoptéridacées</i> .....	202
<i>POLYGALACEAE</i> .....	118	<i>Lycopodiacées</i> .....	202
<i>POLYGONACEAE</i> .....	118	<i>Polypodiacées</i> .....	202
<i>PORTULACCACEAE</i> .....	121	<i>Woodsiacées</i> .....	202
<i>PRIMULACEAE</i> .....	122	<i>GYMNOSPERMES</i> .....	202
<i>RANUNCULACEAE</i> .....	123	<i>ANGIOSPERMES -</i>	
<i>RESEDACEAE</i> .....	129	<i>DICOTYLEDONES</i> .....	202
<i>RHAMNACEAE</i> .....	129	<i>Amarantacées</i> .....	202
<i>ROSACEAE</i> .....	130	<i>Araliacées</i> .....	203
<i>RUBIACEAE</i> .....	138	<i>Balsaminacées</i> .....	203
<i>SALICACEAE</i> .....	140	<i>Betulacées</i> .....	203
<i>SANTALACEAE</i> .....	141	<i>Boraginacées</i> .....	203
<i>SAPINDACEAE</i> .....	142	<i>Campanulacées</i> .....	203
<i>SAXIFRAGACEAE</i> .....	142	<i>Caprifoliacées</i> .....	204
<i>SCROPHULARIACEAE</i> .....	143	<i>Caryophyllacées</i> .....	204
<i>SIMAROUBACEAE</i> .....	144	<i>Cistacées</i> .....	204
<i>SOLANACEAE</i> .....	144	<i>Composées</i> .....	205
<i>THYMELAEACEAE</i> .....	145	<i>Convolvulacées</i> .....	206
<i>ULMACEAE</i> .....	145	<i>Crassulacées</i> .....	206
<i>UMBELLIFERAE (= APIACEAE)</i> .....	145	<i>Crucifères</i> .....	206
<i>URTICACEAE</i> .....	151	<i>Dipsacées</i> .....	207
<i>VALERIANACEAE</i> .....	151	<i>Elatinacées</i> .....	207
<i>VERBENACEAE</i> .....	152	<i>Ericacées</i> .....	207
<i>VIOLACEAE</i> .....	152	<i>Euphorbiacées</i> .....	208
		<i>Haloragacées</i> .....	208

<i>Hypéricacées</i> .....	208
<i>Labiées</i> .....	208
<i>Légumineuses</i> .....	209
<i>Nymphaeacées</i> .....	210
<i>Orobanchacées</i> .....	210
<i>Oxalidacées</i> .....	210
<i>Papaveracées</i> .....	210
<i>Plantaginacées</i> .....	210
<i>Polygonacées</i> .....	211
<i>Primulacées</i> .....	211
<i>Renonculacées</i> .....	211
<i>Résédacées</i> .....	212
<i>Rosacées</i> .....	212
<i>Rubiacees</i> .....	214
<i>Salicacées</i> .....	215
<i>Santalacées</i> .....	215
<i>Saxifragacées</i> .....	215
<i>Scrofulariacées</i> .....	215
<i>Ombellifères</i> .....	215
<i>Urticacées</i> .....	216
<i>Valerianacées</i> .....	216
<i>Violacées</i> .....	216
ANGIOSPERMES -	
MONOCOTYLEDONES .....	217
<i>Alismatacées</i> .....	217
<i>Amaryllidacées</i> .....	217
<i>Aracées</i> .....	217
<i>Lemnoïdées ou lentilles d'eau</i> ....	217
<i>Butomacées</i> .....	217
<i>Cyperacées</i> .....	217
<i>Graminées</i> .....	218
<i>Hyacinthacées</i> .....	221
<i>Hydrocharitacées</i> .....	221
<i>Iridacées</i> .....	222
<i>Joncacées</i> .....	222
<i>Orchidacées</i> .....	222
<i>Potamogetonacées</i> .....	223

<b><u>Conclusions</u></b> .....	<b>224</b>
---------------------------------	------------

<b><u>Epilogue</u></b> .....	<b>225</b>
------------------------------	------------

<i>RECETTES DE CUISINE</i> .....	225
----------------------------------	-----

# CYTOTAXONOMIE DE LA FLORE FRANCILIENNE

Nous avons publié deux tomes pour décrire la flore francilienne (JAUZEIN & NAWROT, 2011 et 2013) ; le premier basé sur des fiches décrivant les 1 600 espèces, permettant une approche par comparaison à des photos de chacune d'entre elles ; le second structuré autour d'une clé de détermination illustrée par des dessins. Deux tomes s'adressant à deux publics ; malgré le caractère ludique de la détermination d'une plante, l'accès au deuxième tome nécessite un effort conséquent d'assimilation du vocabulaire botanique. Seul un public déjà averti, et sans doute passionné, peut y trouver matière à se perfectionner. Mais ce tome distille déjà des remarques plus scientifiques aptes à susciter des recherches, et ouvre des voies pour inciter les plus motivés à perfectionner la connaissance taxonomique de notre flore. Cependant, il n'y a rien de révolutionnaire dans cette « Flore d'Île-de-France » qui se veut avant tout plus complète, plus efficace et plus moderne que les documents jusqu'alors disponibles. En conséquence, nous avons souhaité franchir une étape supplémentaire, en faisant un pas vers la cytotaxonomie dans le cadre de ce troisième opus concernant la flore d'Île-de-France.

JAUZEIN P. & NAWROT O., Flore d'Île-de-France I. Ed. QUAE, 970 p., 2011 | JAUZEIN P. & NAWROT O., Flore d'Île-de-France II : clés de détermination, taxonomie, statuts. Ed. QUAE, 608 p., 2013.

La **cytotaxonomie** est une discipline qui utilise toutes les données cytologiques (issues de l'étude des cellules) pour la résolution de problèmes de classification des organismes, tout en essayant de préciser les connaissances sur les taxons : description de leur biodiversité et recherche de leurs origines.

Elle recouvre un panel de techniques concernant, en particulier, les chromosomes : depuis un simple comptage, jusqu'à une cartographie génomique très précise. Nous centrerons nos propos sur le seul domaine accessible au non-spécialiste – que nous nommerons « **cytotaxonomie appliquée** » - restreint au simple comptage des chromosomes. Ces comptages ne sont possibles qu'à des phases de condensation : blocage nécessaire en métaphase de la division des cellules.

Depuis déjà longtemps, nous nous sommes intéressé à la cytotaxonomie, comme outil important de diagnostic. Certains argueront que ce domaine tient plus de la recherche fondamentale que de la botanique appliquée. Or, nous sommes arrivé à une double conclusion en essayant d'approfondir ce sujet. D'une part nous constatons avec désespérance les vastes lacunes qui caractérisent la connaissance floristique française. D'autre part, il nous semble urgent de jeter des passerelles sur l'abîme qui s'élargit entre appliqué et fondamental. Force est de constater que la limite a glissé, et que la cytotaxonomie telle que nous la présentons ici fait maintenant partie de l'approche de terrain. En France, ce domaine s'avère largement dépassé avant même d'avoir existé !

Dans nos commentaires, même si nous nous permettons quelques digressions vers la génétique évolutive, nous restons ancré dans une approche pragmatique. Grâce au perfectionnement des matériels optiques et des procédés de fixation, l'opération de comptage des chromosomes est devenue accessible à tout amateur possédant un microscope optique, au moins chez les végétaux possédant un petit nombre de gros chromosomes.

Dans la suite de cet ouvrage, nous nous efforcerons de décrire, dans une première phase, les différents processus responsables de l'évolution rapide des nombres de chromosomes. Nous avons essayé de trouver un compromis entre précision des termes utilisés, et richesse ésotérique du vocabulaire scientifique spécialisé.

Une fois acquise cette étape indispensable de compréhension terminologique, le lecteur peut accéder à la liste commentée de tous les taxons d'Île-de-France. Diverses publications internationales proposent des listes de nombres ; elles n'ont que peu d'intérêt sorties de leur contexte évolutif. Nous espérons que ces données permettront aux botanistes franciliens, non seulement de mieux comprendre la flore régionale, mais aussi de réaliser à quel point ces recherches en sont à leurs prémices.

Ces commentaires permettent en tout cas de détailler la composante génétique indispensable à la résolution des niveaux taxonomiques, et donc d'étayer les options prises dans notre flore pour délimiter espèces et sous-espèces. L'obligation de prendre un grand recul, pour percevoir les taxons dans l'ensemble de leur aire et pour essayer d'homogénéiser l'approche quel que soit le groupe de végétaux, conduit à rester modeste dans l'ambition de classification des organismes vivants ; nombreux sont les taxons ambigus qui illustrent la continuité de l'évolution, et qui rendent un peu dérisoire l'obstination de certains spécialistes dès qu'elle se déconnecte d'une approche pratique.

Dans une deuxième partie, nous avons extrait de cette liste exhaustive les cas particuliers encore mal résolus, pour inciter les botanistes à étudier en priorité ces quelques sujets concernant la flore francilienne.



# Généralités : définitions des phénomènes induisant une variabilité des nombres de chromosomes

### Avertissement

Un problème récurrent est la grande variabilité des acceptions des principaux termes utilisés dans les publications de différents auteurs. Chacun a sa propre définition ; nous ne dérogerons pas à la règle, car l'important est de s'entendre sur une définition valable au moins dans le cadre de cette publication.

Dans la suite du texte, **x** représente le nombre de base virtuel d'un taxon issu d'un raisonnement, et **n** le nombre effectivement compté sur les gamètes.

### Convention

La lettre **x**, qui correspond donc au nombre haploïde originel (théorique !) d'un groupe donné, subit fréquemment une évolution marquée par des étapes dérivées que nous nommerons **x'**, **x''**... Ces changements marquants découlent souvent d'une duplication ; nous avons cependant utilisé **x'** pour des exemples de dysploïdie, chaque fois que le nombre sert de base à une diversification majeure.

## Polyploïdie

On parle de **polyploïdisation** dès qu'il y a duplication de l'ensemble du génome (WGD = whole genome duplication des anglosaxons). Ce phénomène, très fréquent chez les plantes, aboutit à une augmentation brutale du nombre de chromosomes.

Le niveau de ploïdie indique le nombre de fois où une telle duplication a eu lieu ; pour désigner ce niveau on utilise un préfixe numérique. Ainsi, chez une espèce ayant des gamètes à **n** chromosomes, les cellules somatiques ont un niveau **diploïde** (2n) ; une duplication conduit à des cellules **tétraploïdes** (4n) ; une nouvelle duplication permet d'atteindre un niveau **octoploïde** (8n)...

FAWCETT J.A. & VAN DE PEER Y., *Trends Evolutionary Biol.* **2**(e3) : 16-21, 2010 | SOLTIS P.S. & SOLTIS D.E., *Annual Review Plant Biol.* **60** : 561-588, 2009 | SOLTIS P.S. & SOLTIS D.E., *Polyploidy and Genome Evolution* – Ed. Springer : 415 p., 2012 | WENDEL J.F., *Plant Molecular Biol.* **42** : 225-249, 2000.

La généralisation de ce phénomène dans le monde végétal s'explique par son efficacité dans la spéciation. En effet, l'apparition d'une nouvelle espèce par hybridation reste rare, à moins d'une rapide modification climatique qui isolerait les populations hybridogènes. Sinon, la difficulté vient d'un équilibre délicat entre la nécessité de barrières génétiques faibles pour permettre l'hybridation et garder une certaine fertilité, et la nécessité de barrières suffisamment nettes pour permettre un isolement des parents. Le gain de compétitivité présenté par certains hybrides (hétérosis) peut jouer un rôle important en éliminant localement les parents. Une spéciation au même niveau de ploïdie (homoploïde) nécessite donc des conditions très particulières, et souvent beaucoup de temps.

GROSS B.L. & RIESEGERG L.H., *J. Heredity* **96**(3) : 241-252, 2005.

Par contre, s'il y a doublement du nombre de chromosomes de l'hybride, celui-ci bénéficie automatiquement et donc instantanément d'un isolement génétique (stérilité des rétrocroisements triploïdes) et d'un avantage compétitif assuré par l'hétérosis (complémentarité des génomes).

## ENDOPOLYPLOÏDIE

Sur un individu donné, une polyploïdie peut toucher diverses cellules, générant une variabilité du nombre suivant le tissu analysé. Cette endopolyploïdie s'observe particulièrement sur des tissus spécialisés qui contiennent parfois un mélange de cellules de ploïdie différente (mixoploïdie). Cette endopolyploïdie touche plus particulièrement les espèces diploïdes ; il faut y voir un avantage dans l'efficacité cellulaire, stimulée par la polyploïdie. Une telle multiplication des chromosomes peut apporter une compensation localement nécessaire au bon fonctionnement des cellules. Elle semble plus fréquente chez les espèces à petits génomes. La fréquence du phénomène varie considérablement suivant les familles botaniques : répandu chez les Amaranthacées ou les Crucifères..., rare chez les Labiées ou les Renonculacées... Dans de rares cas (Orchidacées), l'endoréplication peut ne concerner qu'une partie du génome.

BROWN S. & al., in GRUNWALD D. & al., *Cycle cellulaire et cytométrie en flux* – Ed. Lavoisier : 282 p., 2010.

Nous n'allons pas énumérer tous les cas, trop nombreux, mais simplement donner quelques exemples illustrant la diversité de ces phénomènes chez les plantes.

Des cellules tétraploïdes se forment souvent en périphérie de l'**apex racinaire**. Ainsi, chez *Acer platanoides* elles abondent dans une zone de divisions cellulaires appelée périlème ; à environ 1 mm de l'apex, une cellule sur deux est tétraploïde. Sur un individu accidentellement triploïde (gamète non réduit), le périlème possède des cellules hexaploïdes.

MEURMAN O., *Hereditas* **18** : 145-172, 1933.

On observe chez *Arabidopsis* des cellules tétraploïdes au niveau du pavement des **épidermes** et de la pilosité dérivée ; par contre, les cellules de garde des stomates restent diploïdes. Les **cellules bulliformes** des graminées, cellules spécialisées placées sur la face supérieure des limbes au fond des espaces internervaires, montrent une forte polyploïdie. Chez les ray-grass, tous diploïdes, on y observe aucune cellule diploïde, mais des cellules 4x-8x et parfois 16x.

GRIFFITHS P.D. & al., *New Phytologist* **128** : 339-345, 1994.

Les cellules polyploïdes sont fréquentes dans les **cotylédons**. Les cotylédons charnus des Légumineuses peuvent présenter jusqu'à 128x.

MARCINIAK K., *Acta Societatis Bot. Poloniae* **60**(3-4) : 273-284, 1991.

Certaines excroissances portées par des fruits et des graines contiennent des cellules hautement polyploïdes : **caroncules** ou **élaïosomes** adaptées à un transport par les fourmis (myrmécophilie : voir *Scilla bifolia*).

L'exemple le plus spectaculaire concerne les **tissus de mise en réserve** de la tomate chez laquelle les

cellules sont visibles à l'œil nu (environ 1mm) ; elles possèdent souvent un génome multiplié par 16 (32x), et peuvent aller jusqu'à environ 256x ! Mais les records s'observent dans les cellules de l'albumen, avec 1536x notés chez la fève (neuf cycles de duplication successifs). Ces tissus de réserve peuvent développer une cellule embryonnaire atteignant une ploïdie de 24576x chez *Arum maculatum*.

ERBRICH P., *Österreichische Bot. Zeitschrift* **112** : 197-262, 1965 | NAGL W., *Canadian J. Bot.* **70** : 1997-2004, 1992 | SWIERCZYNSKA J. & al., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* **47**(1) : 123-127, 2005.

Les **nodosités** des Légumineuses présentent une forte endoréplication. Elles hébergent des colonies de bactéries fixatrices d'azote ; le plus étonnant est le phénomène d'induction de l'endoréplication sur les bactéries elles-mêmes, soumises à une différenciation endogène.

VAN DE VELDE W. & al., *Science* **327** : 1122-1126, 2010.

## Polyploïdie somatique

Théoriquement des individus polyploïdes pourraient naître à partir de telles cellules endopolyploïdes. Expérimentalement, les chercheurs ont effectivement régénéré, à partir de méristèmes, des plantes tétraploïdes. Mais la confirmation de cette voie dans la nature semble exceptionnelle ; à rechercher cependant chez les plantes vivaces présentant une série polyploïde. On obtient alors des populations autopolyploïdes strictes dont la faible variabilité ne permet pas d'assurer un avenir durable (voir paragraphe « Séries euploïdes » p. 13).

## Incidence sur les comptages

Cette endopolyploïdie ne perturbe en rien le nombre fondamental (nombre de chromosomes transmis de génération en génération par une majorité des gamètes) caractéristique de chaque taxon ; il s'agit simplement de garder une grande prudence dans l'analyse cytologique. Deux zones privilégiées permettent de trouver le nombre fondamental en limitant le risque d'erreurs : soit les anthères immatures où les grains de pollen en formation possèdent le nombre gamétique (**n**), soit les méristèmes des apex racinaires pour vérifier le nombre somatique (**2n**). Dans les deux cas, il faut veiller à compter plusieurs cellules pour éviter les polyploïdies accidentelles (gamètes non réduits) ou fonctionnelles (cellules différenciées de la racine). En cas de doute, il vaut mieux confirmer un nombre somatique par le nombre gamétique. Dans la suite, nous éliminerons autant que possible les cas d'endopolyploïdie, et privilégierons le nombre somatique fondamental **2n**, même si les auteurs n'ont étudié que les nombres gamétiques.

## PALÉOPOLYPLOÏDIE

Au cours de l'évolution des végétaux, les phénomènes de duplication se sont répétés, chaque fois compensés par des phénomènes de réduction du nombre de chromosomes. Les remaniements chromosomiques qui suivent souvent une étape de duplication finissent par masquer à terme le doublement du nombre. Cependant, les méthodes modernes d'analyse du génome permettent, grâce à des séquences particulièrement conservées, de retrouver ces événements, même s'ils sont très anciens. Ainsi, il semblerait que la plupart des phases de diversification des grandes familles botaniques ont pour moteur une duplication particulièrement efficace, conférant au taxon bénéficiaire un avantage sélectif déterminant (sans doute dans des conditions environnementales difficiles). En remontant dans le temps, on relève des traces de duplication à la base des dicotylédones, des monocotylédones, et des plantes à fleurs... Une terminologie diachronique a été proposée pour tenir compte de l'âge des duplications. La paléopolyploïdie concerne, au sens strict, les duplications très anciennes ; ce terme s'applique le plus souvent au niveau des familles (ou à un niveau supra-familial). La mésopolyploïdie correspond à des duplications plus récentes et déjà plus faciles à repérer ; s'applique surtout au niveau des genres et sous-genres. La néopolyploïdie concerne les duplications très récentes et évidentes : touche surtout les espèces et la variabilité infraspécifique. Nous simplifierons en regroupant sous le terme de **paléopolyploïdie** toutes les duplications situées à la base d'unités taxonomiques supraspécifiques, suffisamment anciennes pour que les ancêtres concernés par le doublement soient éteints, ou très modifiés par l'évolution des espèces. Génétiquement parlant, le génome dupliqué a déjà subi suffisamment de remaniements (dysploïdie, diploïdisation) pour masquer partiellement le doublement.

Dans les Salicacées, les deux genres franciliens sont basés sur  $x'=19$ . L'analyse des génomes suggère une paléopolyploïdie. Or, d'après l'arbre phylogénétique, cette famille dériverait des Flacourtiacées, au point qu'un regroupement est envisagé. Or, dans le genre *Flacourtia* existent des espèces à  $2n=22-20-18$ . Au sens large, la famille aurait donc un nombre de base de  $x=11$ , à partir duquel une paléotétraploïdie associée à une dysploïdie conduisent au nombre de base de l'ancêtre commun aux genres *Populus* et *Salix*.

Il résulte de ces considérations phylogénétiques que toutes les plantes sont polyploïdes, ce qui remet en cause la notion même de diploïde. Dans la pratique, même si nous signalons dans la suite les cas probables de paléopolyploïdie (parfois très ambigus), nous ne raisonnerons généralement que sur la **néopolyploïdie** ; c'est-à-dire sur des duplications récentes, faciles à mettre en évidence par simple comptage, ayant entraîné une variabilité du nombre à l'intérieur d'un genre ou d'une espèce. Un taxon **diploïde** peut donc se définir par un nombre de chromosomes gamétique inférieur ou égal au nombre

de base du groupe auquel il appartient ; ce nombre de base caractérisera en général un genre.

## DÉTERMINATION DU NOMBRE DE BASE $x$

Dans la mesure où l'évolution se poursuit en continu, empilant successivement les chromosomes dupliqués, la notion de nombre de base a une composante arbitraire. Il n'est pas évident que fixer une date pour séparer paléo- et néo- suffise à consolider la composante scientifique de cet exercice de détermination de  $x$  ; la vitesse d'évolution varie trop entre les groupes de végétaux. À partir du moment où les comptages ont été plus performants et plus nombreux (nous avons fixé 1950 ci-après), certains auteurs (par exemple LÖVE) ont suggéré de prendre pour nombre de base le plus petit commun multiple entre les nombres trouvés chez les différentes espèces d'un même genre. Cette méthode a abouti à la désignation de nombres de base très bas. Une telle méthodologie ne tient pas compte de la phylogénie, car elle est totalement faussée par les phénomènes de dysploïdie descendante (voir paragraphe « Dysploïdie » p. 17). Nous pensons que, comme pour la définition des taxons, l'arbre phylogénétique doit être respecté, et que le nombre de base d'un genre doit être le nombre de chromosomes de l'espèce qui a donné naissance à ce genre. Or, souvent, l'espèce en question n'existe plus. Son nombre ne pourra être approché qu'en comparant les taxons les plus ancestraux, en espérant que certains aient pu préserver, avec leurs caractères plus archaïques, le nombre originel. Cette autre approche aboutit souvent à des nombres nettement plus élevés. Prenons l'exemple des consoules (*Symphytum*). *S. officinale* est sans conteste basée sur  $x=12$ . Or, environ le tiers des espèces de ce genre suit effectivement une série basée sur 12 :  $2n=24$  diploïde à  $2n=120$  décaploïde. Cependant, si l'on augmente le panel d'espèces, les nombres se diversifient :  $n=12-16-18-20-24-30-32-36-40-42-48-60...$  Deux séries se télescopent : celle basée sur 12 ou 6 ( $n=12-18-24-30-36-42-48-60$ ), et une apparemment basée sur 16 ou 8 ( $n=16-24-32-40-48$ ) ; les deux montrent des incohérences. Dans la première série, les nombres correspondant aux niveaux  $3x-5x-7x$  s'expliquent souvent par des hybridations, mais caractérisent cependant des espèces stables, ce qui incite à choisir 6 comme nombre de base. Certains autres nombres originaux correspondent sans doute à une origine hybride :  $n=20$  provient de  $16 \times 24$  (voir à *S. officinale*), mais semble stabilisé chez *S. peregrinum* à  $2n=40$ . Dans la deuxième série, le niveau diploïde  $2n=16$  n'existe pas : il aurait pu disparaître ! Il reste à résoudre la façon dont on passe d'une série à l'autre par des phénomènes de dysploïdie, sachant que les nombres 24 et 48 sont communs aux deux séries. Nous ne pouvons conclure dans ce cas complexe, car il est indispensable de faire appel à l'arbre phylogénétique, aux caryotypes et à des méthodes d'analyse des génomes plus fondamentales. Sur un plan pratique, nous adopterons la position sage des auteurs ci-dessus de choisir  $x=12$  comme nombre de base, car, même si ce nombre est secondaire, il convient pour une majorité d'espèces du genre qui en ont certainement dérivé.

GADELLA W.J. & KLIPHUIS E., *Proc. Roy. Neth. Acad. Sci., Amsterdam, Ser. C*, **81**(2) : 162-172, 1978 | GRAU J., *Mitteilungen Bot. Staatss. München* **9** : 177-194, 1971.

Un autre problème fondamental obscurcit cette estimation : celui des variations très rapides des nombres de chromosomes. Les phases de forte diversification font souvent suite à une duplication. D'une part, cette duplication ne touche pas forcément l'espèce-souche (du groupe monophylétique), mais a pu s'opérer un peu plus tard au sein du groupe ancestral. D'autre part, suite à une duplication, les restructurations chromosomiques peuvent modifier très vite le nombre.

Si l'on prend l'exemple des Crucifères ; le genre le plus proche de la souche serait le genre *Aethionema*, le seul à avoir précédé la duplication responsable de la diversification de cette grande famille. Une dysploïdie descendante très brutale a ensuite eu lieu. En théorie, le nombre de base de la famille pourrait s'approcher du nombre de base du genre *Aethionema*, toutes les autres Crucifères étant alors polyploïdes. Dans la pratique, il vaut mieux proposer un nombre de base dérivé ( $x'$ ), plus élevé, pour l'ensemble des genres sauf *Aethionema*. Cependant, la rapidité des phénomènes de dysploïdie dans cette famille rend cette détermination incertaine... On constate le même phénomène chez les Légumineuses où la majorité des tribus archaïques ont pour nombre de base  $x'=14$ , certainement paléotétraploïde. Or le genre *Cercis* possède  $2n=14$ , et pourrait alors correspondre au seul génome réellement diploïde de la famille, et donc au seul genre ayant échappé aux duplications.

Certains auteurs ont proposé des logiciels d'analyse de ces bouleversements complexes et rapides, laissant aux ordinateurs le soin de proposer « objectivement » un nombre de base. Mais les connaissances génétiques sont très insuffisantes, ainsi que la compréhension des multiples facteurs intervenant dans cette évolution et de leur hiérarchisation. La base scientifique est beaucoup trop fragmentaire ; l'imprévisibilité des restructurations, souvent dictées par le hasard, conduit à un fort risque d'erreur qui ne peut être atténué que par le raisonnement de spécialistes.

L'ordre des Alismatales, et plus précisément la famille des Aracées, ont fait l'objet d'études particulièrement complètes. Peu de familles ont bénéficié d'analyses aussi abouties. Les auteurs ci-dessous montrent bien qu'à partir d'un ancêtre basé sur  $x=9$  ou  $x=8$  (nombre retenu par le logiciel développé par les auteurs pour les Alismatacées : voir à cette famille pour privilégier  $x=7$  qui nous paraît plus vraisemblable sur la base des caryotypes), s'est produite une duplication à  $x'=18-16$  à l'origine de la diversification des Aracées. Une dysploïdie à  $x'=15$  a sans doute touché l'ancêtre de la famille ; le nombre  $x'=15$  peut donc raisonnablement être choisi comme nombre de base. Mais les auteurs reconnaissent la difficulté d'interprétation des données supra-génériques. Des méthodes de fluorescence (FISH) viennent en appui pour tenter de comprendre certaines restructurations. En particulier, rien ne permet aujourd'hui d'expliquer le nombre  $x''=20$  de la sous-famille des Lemnoïdées (lentilles d'eau) : peut-être un cycle duplication/dysploïdies propre à cette branche ? Même si cette étude laisse de nombreuses questions, elle montre vers quoi il faudrait aller, en alimentant ces logiciels avec des données de plus en plus précises.

CUSIMANO N. & al., *Annals Bot.* **109** : 681-692, 2012 | SOUSA A. & RENNER S.S., *Bot. J. Linnean Soc.* **177** : 15-26, 2015.

En conséquence, même si nous avons suggéré des nombres de base pour les familles, cette notion de nombre de base du mal à se justifier à un niveau supragénérique. Un jour peut-être, les données concernant la composition des génomes seront-elles suffisantes pour préciser l'évolution des nombres dans chaque famille... Nous sommes donc de l'avis que le nombre de base d'une famille n'a qu'une

valeur anecdotique ; trop de variations ont été subies depuis la date de diversification des familles (souvent au cours du crétacé : ordre de grandeur d'une centaine de millions d'années) pour certifier le nombre de base ancestral. Mais même au niveau des genres, les cas ambigus ne manquent pas.

La famille des Labiées fait partie des plus diversifiées et donc des plus difficiles à comprendre au niveau de l'évolution de ses nombres chromosomiques. Un nombre ancestral de  $x = 8-9$  a sans doute existé mais sans qu'il soit possible de le situer par rapport à la souche. Un nombre dupliqué de 17 serait possible, en commun avec les Verbénacées ; mais on peut aussi penser à une répétition de phénomènes de duplication sur chacun des phyllums de la famille. Il n'est pas non plus impossible que se soient succédés plusieurs cycles duplication-dysploïdie ? La même question se pose ainsi pour la plupart des genres de la famille. Les germandrées, par exemple (proches de la souche de la famille), ont pour la plupart des nombres basés sur  $x=17$ . Mais une étude de phylogénie moléculaire a montré qu'un petit groupe d'espèces pouvait représenter un ensemble diploïde ancestral basé sur  $x=8$  ; toutes les autres germandrées seraient alors polyploïdes ! Dans un tel genre, l'analyse du niveau de ploïdie a ainsi plus de sens quand on raisonne sur chacun des grands phyllums infragénériques en leur attribuant un nombre dérivé : 16 et 13 pour les espèces régionales. Sur un genre plus spécialisé de la famille, les thymus, on retrouve une même interrogation. Beaucoup de thymus ont un nombre basé sur  $x=14$ , nombre qui suggère une polyploïdie dérivée de  $x=7$ . Cependant, les espèces les plus ancestrales auraient  $x=15$ . Les serpollets à  $x=14$  sont donc plus vraisemblablement dérivés de  $x=15$  par dysploïdie (ensuite suivie de 13, puis 12). Dans ce cas, la paléopolyploïdie pourrait s'avérer nettement plus ancienne et englober d'autres genres.

## AUTOPOLYPLOÏDIE

Le cas le plus simple est le doublement du génome d'un taxon donné, appelé **autopolyploïdie**. Ce doublement s'obtient très aisément; une première illustration étant l'endopolyploïdie (voir paragraphe « Endopolyploïdie » p. 9). Artificiellement, différentes techniques permettent de doubler les génomes, et de générer des individus polyploïdes : la plus classique consiste à traiter une culture de cellules par une solution de colchicine. Mais un simple séjour à haute température (de l'ordre de 40°C) permet d'obtenir des embryons polyploïdes. Les chercheurs en amélioration des plantes ont testé l'autopolyploïdie chez la plupart des espèces cultivées. Elle permet souvent d'augmenter la biomasse végétative, souvent au détriment de la production de semences. La commercialisation de cultivars polyploïdes concerne donc les espèces cultivées pour leurs parties végétatives : plantes fourragères, mèche... Dans la nature, cette auto-duplication se produit avec la même facilité. Après avoir écarté l'endopolyploïdie, si fréquente, qu'en est-il du doublement du nombre fondamental d'un taxon ?

BARKER M.S. & al., *New Phytologist* **210** : 391-398, 2016.

### Avantages et inconvénients

COMAI L., *Genetics* **6** : 836-846, 2005.

On peut citer comme avantages majeurs :

- l'augmentation de biomasse
- l'amélioration de la capacité de multiplication végétative
- parfois la perte de l'autoincompatibilité, permettant alors une autofécondation
- une meilleure capacité de réparation des mutations (mutations délétères masquées par la redondance des gènes)...

Les deux premiers critères confèrent aux taxons polyploïdes un accroissement de leur compétitivité.

Chez l'Avoine élevée (*Arrhenatherum elatius*), les populations diploïdes originelles se localisent étroitement à des pentes rocailleuses supraméditerranéennes, où elles ont presque partout été supplantées par les tétraploïdes. À partir de ces populations tétraploïdes, deux types de populations ont colonisé les plaines tempérées, élargissant considérablement l'aire de l'espèce. Elles correspondent à deux stratégies évolutives ; dans un premier temps des populations prairiales ont valorisé leur potentiel compétitif vis à vis des autres graminées de prairies de fauche (Arrhénathériaies), dans un second temps des populations se sont adaptées aux milieux perturbés grâce à la tubérisation des entre-nœuds de la base des tiges (plateau de tallage) qui rehausse fortement les capacités de multiplication végétative.

Chez *Centaurea stoebe*, existent en France deux types de populations : des populations diploïdes (correspondant à « *C. maculosa* Lam. ») à cycle bisannuel, à larges rosettes de première année et à gros capitules, et des populations tétraploïdes introduites (type de l'espèce) pérennantes, plus élancées, à feuilles et capitules plus petits. Ces dernières présentent une capacité d'expansion nettement plus grande, au point de devenir invasives en Amérique du Nord. Le niveau tétraploïde confère donc à cette plante une meilleure capacité végétative, au détriment d'une reproduction sexuée plus faible. Mais les tétraploïdes ont surtout une compétitivité globale qui leur permet de supporter la présence d'autres végétaux, et de s'installer dans des milieux de friches et de talus rudéralisés non accessibles aux diploïdes : ces milieux souvent issus de déprise anthropique facilitent, par leur fréquence, la migration de *Centaurea stoebe*. Par contre, les taxons diploïdes restent confinés à des milieux très ouverts, généralement sans végétation (sables ou rochers), isolant de petites populations soumises à une évolution endémique. Attention cependant à ne pas subordonner ces changements au seul doublement du nombre de chromosomes : se reporter au paragraphe « Allopolyploïdie » p. 13, car des études plus fines pourraient mettre en évidence une allopolyploïdie !

HENERY M.L. & al., *J. Ecology* **98** : 800-813, 2010.

Par contre, un des inconvénients majeurs de l'autopolyploïdie s'observe lors des divisions cellulaires : les chromosomes homologues ont tendance à se reconnaître et donc à s'agglomérer lors des divisions cellulaires pour former ce que l'on appelle des multivalents. Ils perturbent la fluidité du processus de division, et diminuent l'efficacité de la reproduction sexuée. Ce frein a une incidence suffisante pour provoquer une réaction sélective. Déjà il semble qu'existe souvent un système de régulation des divisions limitant la formation de multivalents ; en effet, le nombre de multivalents observés, même sur des polyploïdes expérimentaux, est souvent inférieur au nombre théorique attendu. Mais au-delà, s'institue un processus de diploïdisation progressive : des restructurations chromosomiques permettent d'augmenter la proportion de bivalents, et d'effacer à terme le handicap représenté par l'autopolyploïdie.

DAVIES A. & al., *Chromosoma* **99** : 289-295, 1990 | SOLTIS D.E. & al., *Taxon* **56**(1) : 13-30, 2007.

Les Ptéridophytes constituent un exemple remarquable. Les prêles (genre *Equisetum*) possèdent toutes  $2n=216$  chromosomes. L'étude des divisions cellulaires ne met en évidence que des bivalents : ces espèces fonctionnent donc comme des diploïdes. Or, le nombre de chromosomes de base est certainement très inférieur ; l'ancêtre commun de ces prêles devait donc être multi-ploïde. L'ancienneté de cette famille explique que la diploïdisation ait réussi à masquer les duplications successives. Cette multiplication du génome a pu permettre une survie de ces plantes archaïques face à la concurrence sévère des plantes à fleurs. Dans la famille des Ophioglossacées, le nombre de base du genre *Ophioglossum* serait  $x=60$ , mais peut être porté à  $x=120$  pour les espèces françaises ; or le nombre originel supposé de ce groupe devrait correspondre à  $x=15$  ! Les espèces françaises dérivent donc d'un ancêtre commun paléo-octoploïde, parfaitement diploïdisé. Chez *Ophioglossum vulgatum*, existe en plus une polyploïdie infraspécifique, avec des populations possédant de  $2n=240$  (« diploïdes ») à  $2n=$  environ 1020 chromosomes !

### Cas particulier des centromères délocalisés

Dans quelques genres, les généticiens ont observé des chromosomes sans centromère visible, et participant à des divisions cellulaires très originales. Cette délocalisation des centromères facilite la fission ou la soudure entre chromosomes, le phénomène pouvant toucher tout le génome. Des termes particuliers ont ainsi été proposés : agmatoploïdie quand il y a doublement du nombre de chromosomes par scissions (pour une même quantité d'ADN), symploïdie quand il y a soudure des chromosomes. Mais en fait ce phénomène ne concerne que très rarement l'ensemble du génome (voir le genre *Luzula*), et n'intervient généralement que de façon partielle. Aussi n'est-il pas utile de maintenir cette terminologie ; nous avons cependant utilisé ponctuellement ces termes pour attirer l'attention sur ce cas particulier, mais ils peuvent très bien être inclus dans les notions d'aneuploïdie ou de dysploïdie.

BACIC T. & al., *Taxon* **56**(1) : 129-136, 2007.

### Séries euploïdes

L'autopolyploïdie conduit le plus souvent à la création de populations tétraploïdes qui, suivant leur compétitivité, peuvent rester accidentelles ou au contraire s'imposer localement jusqu'à parfois supprimer le parent diploïde. Une situation fréquente résulte de cette dynamique : le cytotype (ensemble des individus d'une espèce ayant un même nombre de chromosomes) tétraploïde étend son aire de répartition grâce à ses capacités nouvelles, et relègue le cytotype diploïde à une aire restreinte originelle voire relictuelle. Les taxonomistes utilisent trop aisément l'argument d'isolement génétique des tétraploïdes pour proposer des sous-espèces, alors qu'il y a un simple doublement du génome sans autre processus de spéciation. N'oublions pas la facilité avec laquelle ce doublement peut être obtenu artificiellement.

Dans la famille des Aspléniacées, trois espèces franciliennes illustrent bien ce schéma classique ; seules des populations tétraploïdes existent dans notre région. Chez *A. ceterach*, les

diploïdes s'étendent de l'Italie à la Turquie ; chez *A. ruta-muraria*, quelques populations diploïdes persistent dans le Sud-Est de la France, ressemblant strictement à des individus juvéniles du tétraploïde ; enfin, chez *A. septentrionale*, il faut aller au-delà de l'Europe jusqu'au Pakistan pour trouver les diploïdes.

Il arrive que ce phénomène se répète plusieurs fois, donnant naissance à plusieurs cytotypes dont le nombre de chromosomes correspond à un multiple exact du nombre de base ; cet ensemble est appelé **série euploïde** (une fois éliminées les déviations aneuploïdes – voir paragraphe « Aneuploïdie » p. 16 – accidentelles), chaque niveau pouvant être décrit comme autant d'espèces, sous-espèces ou variétés... Dans la majorité des cas, malgré l'isolement génétique si souvent mis en exergue, ces cytotypes ne méritent même pas une différenciation taxonomique. Le niveau variétal nous semble le plus approprié si un cytotype acquiert une différenciation morphologique suffisante – pour assurer sa détermination – doublée d'une différenciation écologique ! Dans une série euploïde, chaque multiple du nombre de base correspond à un niveau de ploïdie, aussi appelé valence chromosomique. Chaque niveau de valence est exprimé en fonction du nombre de stocks de base : taxon triploïde =  $3x$  – tétraploïde =  $4x$  – pentaploïde =  $5x$ ...

De nombreuses plantes vivaces possèdent ainsi une série euploïde, entretenue par multiplication végétative. À titre d'exemple, on peut citer le Roseau commun (*Phragmites australis*) dont les populations peuvent présenter les nombres suivants de chromosomes :  $2n=(24)-36-48-72-96-120-144$  basés sur  $x=12$ , ce qui correspond à une série atteignant le niveau dodécaploïde ! Le succès de ces cytotypes varie considérablement ; deux d'entre eux dominent en France : le cytotype octoploïde ( $2n=96$ ) répandu dans le Midi, et surtout le cytotype tétraploïde ( $2n=48$ ), sans doute le seul présent en Île-de-France. Malgré ces différences de répartition, les critères morphologiques ne suffisent pas à caractériser des taxons infraspécifiques pertinents.

## ALLOPOLYPLOÏDIE

Il y a obligatoirement un continuum entre auto- et allopolyploïdie. Les phénomènes conduisant à la duplication restent très proches dans les deux cas : un événement de fécondation-hybridation associé à un doublement. Le processus peut sans doute s'opérer dans les deux sens : d'abord hybridation suivie d'une duplication résultant de la division anormale de cellules de l'hybride ; ou d'abord doublement dans le cas de l'intervention de gamètes non réduits. La différence entre auto- et allo- traduit simplement la distance génétique entre les deux parents. On parle ainsi d'autopolyploïdie quand les parents appartiennent à un même complexe plus ou moins interfertile. On distingue l'**allopolyploïdie** quand les parents sont nettement différenciés et génétiquement isolés : sous-espèces ou espèces. Une terminologie que nous éludons permet de désigner les cas litigieux intermédiaires : polyploïdie segmentaire...

BARKER M.S. & al., *New Phytologist* **210** : 391-398, 2016 | RAMSEY J. & SCHEMSKE D.W., *Annual Review Ecol. Syst.* **29** :

## Avantages et inconvénients

COMAI L., *Genetics* **6** : 836-846, 2005.

En plus des avantages signalés pour les autopolyploïdes, s'ajoute l'élargissement du spectre écologique. De plus, l'allopolypléidie supprime plus ou moins l'inconvénient majeur de l'autopolyploïdie consistant en la formation de multivalents. Les nombreux avantages s'expriment d'autant plus que les parents sont éloignés :

- plus les parents sont éloignés et plus l'allopolypléidie fonctionne comme un diploïde, avec formation exclusive de bivalents lors des divisions cellulaires
- plus les parents sont éloignés et plus les fonctionnalités des génomes sont complémentaires ; on peut traduire cette constatation par une meilleure gestion de l'hétérozygotie
- plus les parents sont éloignés et plus instables sont les hybrides, avec augmentation des divisions cellulaires anormales, et donc des possibilités d'apparition de cellules dupliquées.

Le degré d'éloignement des parents est ainsi source de dynamisme. Ces avantages indéniables confèrent au nouveau taxon une potentialité évolutive considérable. On peut ainsi supposer que toutes les paléopolyploïdies ayant précédé la diversification des grandes familles sont des allopolypléidies. Chez les plantes cultivées, le constat permet d'évacuer tous les arguments qui contestent cet avantage sélectif dans diverses publications scientifiques ; les cultures allopolypléidies sont les seules qui fournissent de nouveaux cultivars à potentialités nettement supérieures : l'évolution des rendements potentiels entre les blés en est un exemple criant, depuis l'épeautre diploïde, en passant par le Blé dur tétraploïde, pour arriver au Blé tendre hexaploïde et ses 100 quintaux par hectare !

Quant aux inconvénients, ils résident peut-être dans l'incompatibilité de certains génomes éloignés. On peut parler d'une dérégulation du fonctionnement cellulaire, nécessitant une période d'adaptation, alors que ce fonctionnement a bénéficié, chez les parents, d'une longue sélection aboutissant à son optimisation. Parmi les nombreux essais tentés en permanence dans les populations végétales sauvages, beaucoup avortent sans doute, pour ne retenir que de rares combinaisons viables et parfois efficaces. Certains taxons allopolypléidies n'ont pas la chance de bénéficier d'une bonne complémentarité, et ne peuvent alors assurer une réelle expansion.

Les lamiers annuels comprennent trois espèces diploïdes parentales : deux ont un très large spectre édapho-climatique, *L. amplexicaule* et *L. purpureum*, la troisième gardant une aire très méditerranéenne, *L. bifidum*. Dans tous les cas, les taxons allopolypléidies issus de ces espèces n'acquièrent pas de

potentialités suffisantes pour supplanter les parents. Ainsi, *L. molucellifolium*, formé à partir des deux espèces les plus ubiquistes, *L. amplexicaule* et *L. purpureum*, reste-t-il confiné à l'Europe du Nord. À partir du couple *bifidum/purpureum*, s'est diversifié un ensemble de tétraploïdes constituant le complexe encore méconnu de *L. hybridum* ; ce complexe illustre bien l'origine parfois (pour ne pas dire souvent) polyphylétique des taxons allotétraploïdes. Le taxon linnéen classique (*L. hybridum*) pourrait déjà s'avérer polyphylétique car plusieurs variétés y ont été décrites, toutes plus proches du parent *purpureum*. Mais d'autres taxons de ce complexe se différencient nettement par un port plus robuste et un casque fortement émarginé, plus proches donc du parent *bifidum* : « *L. cyrneum* » localisé en Corse, et « *L. gevorense* » localisé en Espagne. L'historique de ces taxons permettra de préciser leur niveau taxonomique ; mais il ne faut pas donner à ces entités des rangs trop élevés, d'une part à cause de leurs génomes identiques, d'autre part pour éviter la prolifération de microtaxons chez tous les allopolypléidies. En Île-de-France, *L. hybridum* reste bien moins fréquent que les deux autres lamiers annuels et se cantonne à des sols décalcifiés ou siliceux, en particulier sur argiles à meulière.

Au contraire, certains taxons allopolypléidies dominant leurs géniteurs, au point éventuellement de les éliminer. La plupart des exemples sélectionnés par l'évolution et faisant partie de la flore banale montrent bien ce dynamisme issu de la complémentarité des potentialités parentales.

Un des exemples les plus spectaculaires est fourni par une des espèces les plus communes de la flore : *Trifolium repens*. Dans l'état actuel des connaissances, cette espèce serait issue de deux parents diploïdes actuellement très séparés : *T. occidentale*, présent uniquement sur des pelouses aérohalines du littoral atlantique, et *T. pallescens* des pelouses alpines sur substrats siliceux. Tout aussi remarquable est *Poa annua* subsp. *annua*, taxon allotétraploïde associant les génomes de la subsp. *exilis* (= *P. infirma*), taxon diploïde sub-médit.-atlantique à cycle printanier fugace, et de la subsp. *supina* (= *P. supina*), écologiquement très éloignée car taxon diploïde des pelouses alpines humides. Un autre trio peut compléter ce tableau : le complexe de thérophytes nitrophiles de *Stellaria media*. La sous-espèce type serait issue de l'hybridation entre la subsp. *neglecta*, plante rudérale sub-méditerranéenne affectionnant les taillis riverains dans le nord de son aire, et la subsp. *pallida*, plante de milieux perturbés en expansion grâce à l'eutrophisation généralisée. Comme pour les pâturins cités ci-dessus, il s'agit d'une des rares espèces végétales apte à produire plusieurs générations dans l'année. Terminons par une autre banalité : *Sonchus oleraceus*. Le montage hypothétique est confirmé par les nombres :  $2n=32$ , issu de la somme entre  $2n=18$  de *S. asper* et  $2n=14$  de *S. tenerrimus*. Les deux parents pourraient avoir une origine littorale ; cependant, *S. asper* a développé des écotypes à cycle court très répandus car indifférents au sol et à la saison. Un des parents possède donc déjà une très large répartition.

Il faut bien reconnaître que la plupart des cas d'allopolypléidie gardent une origine secrète, souvent sujette à caution ; peu d'auteurs ont réussi à vérifier, par des croisements et le déclenchement artificiel de duplications, quels candidats pourraient le mieux expliquer la synthèse du taxon. Un énorme travail reste donc à faire pour confirmer les diverses hypothèses avancées dans notre bilan raisonné.

# Diploïdie

Si l'on donne une définition trop étroite du terme, on aboutit à deux extrêmes. D'une part, il est quasiment prouvé que l'ensemble des plantes à fleurs a subi une duplication originelle du nombre de chromosomes ; ces plantes sont alors toutes polyploïdes. Ces phénomènes de duplication se sont répétés lors de l'évolution des végétaux, rendant très complexe l'évolution du nombre de chromosomes. On peut ainsi concevoir qu'il n'existe aucune plante diploïde ! À l'inverse, certains généticiens adoptent une définition fonctionnelle ; sont diploïdes les organismes chez lesquels la méiose ne fonctionne qu'avec des bivalents. Or, chez les plantes, un contrôle génétique des divisions cellulaires permet d'éviter la formation de multivalents, et à terme, un phénomène de diploïdisation permet aux taxons polyploïdes de devenir fonctionnellement diploïdes. Selon cette définition, la plupart des plantes sont diploïdes. Ainsi, ces auteurs préconisent d'éviter le terme « allopolyploïde » et de le remplacer par « amphiploïde ». Là encore, nous préférons adopter une terminologie raisonnablement simplifiée et adaptée à notre approche pratique. Nous restons dans le cadre de la néopolyploïdie (on oublie la paléopolyploïdie), et nous préservons le terme allopolyploïde, très parlant et utilisé par la plupart des auteurs botanistes.

La seule approche pour maintenir le terme de « diploïde » consiste à se référer au nombre de base fondateur de chaque genre ; nous verrons tout au long de ce document la difficulté de fixer ce nombre de base. Les plantes diploïdes regroupent alors toutes les espèces du genre (ou du sous-genre) possédant ce nombre de base, ainsi que toutes les espèces possédant des nombres dérivés par dysploïdie : le plus souvent inférieurs, obtenus par dysploïdie descendante (voir ci-dessous paragraphe « Dysploïdie » p. 17).

À titre d'exemple, tous les épilobes à  $2n=36$  sont admis comme diploïdes, alors que le nombre a certainement subi une paléopolyploïdie. Sont considérés comme polyploïdes ceux dont le nombre est un multiple de 36, ce qui ne concerne que *Epilobium angustifolium*.

Les cas les plus ambigus concernent les genres ayant bénéficié d'une duplication ancienne sur une des branches de leur arbre évolutif. D'un côté peut persister un groupe archaïque originel à nombre de base  $x$ . De l'autre, la duplication conduit à environ  $2x$ , mais peut évoluer rapidement par dysploïdie ( $2x-1$  ;  $2x-2$ ...) jusqu'à retrouver des espèces évoluées revenant à  $x$  ! À partir de quel niveau faut-il les considérer comme diploïdes ? L'exemple des cirses illustre bien ces ambiguïtés (voir explications au paragraphe « Dysploïdie » p. 17). À partir d'un ancêtre peut-être africain à  $x=9$ , s'est produite une duplication à  $x'=18$ , puis une réduction à  $x'=17$ , puis migration en Amérique où une dysploïdie descendante partant de 17 aboutit à  $x''=9$  ! On retrouve le même nombre après un cycle complet duplication / dysploïdie. Qui est diploïde ? La même problématique touche certaines Légumineuses. Si l'on part du nombre de base de la famille  $x'=14$  (déjà paléotétraploïde à partir de  $x=7$  !), une dysploïdie conduit à  $x'=11$  qui sert de nombre de base à toute une série de tribus anciennes. Certaines tribus intermédiaires présentent des dysploïdies descendantes de 11 à 8... jusqu'à une stabilisation du

nombre de base  $x''=8$  par exemple chez les Galégées. Ainsi, la plupart des astragales eurasiatiques possèdent  $2n=16$ . Mais, un taxon tétraploïde a migré en Amérique où les espèces dérivent donc de  $2n=32$  ; une dysploïdie descendante s'y est produite : 15-14-13-12-11-8, conduisant à une majorité d'espèces qui retrouvent  $x'''=11$  des tribus ancestrales, voire quelques espèces à  $x''''=8$  rejoignant ainsi les astragales les plus archaïques ! Où sont les diploïdes ? Le mot n'a de sens que si l'on adopte les nombres de base dérivés les plus déterminants indiqués ci-dessus par  $x-x'-x''-x'''$ .

GOLDBLATT P., in POLHILL R.M. & RAVEN P.M., *Advances in Legume Systematics* : 427-463, 1981.

# Autres variations

Il existe un grand nombre de variations des nombres de chromosomes, moins brutales que la polyploïdie. Elles ont fait l'objet d'une profusion lexicale inaccessible au profane. Dans un objectif pédagogique, nous reconnaissons la nécessité de désigner par des termes scientifiques les phénomènes les plus déterminants, mais recherchons une simplification de la terminologie pour garder un minimum d'accessibilité du propos. Nous ne considérerons que trois cas, reliés par des intermédiaires, et diversement désignés dans la littérature suivant les définitions (parfois phénétiques, parfois fonctionnelles) et suivant le degré de simplification des auteurs. Ces trois cas correspondent à trois niveaux d'analyse.

## CHROMOSOMES B

Il est fréquent, chez les végétaux, de rencontrer des éléments chromosomiques de petite taille (dans de nombreux cas on pourrait parler de débris) dont le nombre est instable au sein d'une population, et qui en général ne participent pas à toutes les étapes des divisions cellulaires. Ces petits morceaux ont un rôle fonctionnel souvent négligeable ; preuve en est la fertilité et la vitalité comparable des individus qui ne les portent pas. Ils peuvent être très nombreux : voir certaines Graminées, *Crepis capillaris*... Nous les appellerons globalement chromosomes B (par opposition aux chromosomes A qui constituent le génome de base). Normalement, nous avons exclu ces types de chromosomes des comptages, ne les signalant que quand ils ont été source d'erreurs ou dans les cas où ils sont particulièrement nombreux.

BATTAGLIA E., *Caryologia* 17(1) : 245-299, 1964 | BOSEMARK N.O., *Hereditas* 43 : 236-297, 1957 | JONES R.N., *New Phytologist* 131 : 411-434, 1995.

Quelques exemples de plantes pouvant posséder de nombreux chromosomes B :

- de 0 à 9 chromosomes B chez *Centaurea scabiosa*
- chez *Crepis capillaris*, 0 à 3 chromosomes B dans les parties végétatives (nombre stable au niveau individuel), mais augmentant à 2-6 pour les lignées cellulaires à l'origine des organes sexuels (alors qu'il n'y a que 3 paires de chromosomes A)
- de 0 à 11 chromosomes B chez *Scorzoneroïdes autumnalis*
- de 0 à 8 chromosomes B chez *Phleum phleoides*
- de 0 à 8 chromosomes B chez *Listera ovata*, dont deux plus grands et assez stables.

Parmi les cas intermédiaires, on peut citer les situations où, bien que peu stables, ces morceaux participent aux divisions et se stabilisent alors à des nombres pairs : cas probable des raiponces, et peut-être des pulicaires. Au-delà, chaque fois que des chromosomes éventuellement surnuméraires s'apparient normalement, et paraissent assez stables dans la descendance, nous renvoyons au cas ci-dessous : aneuploïdie si la variabilité n'entraîne

aucune modification notable, voire dysploïdie si le nombre total caractérise un taxon précis.

Le cas d'*Euphorbia amygdaloides* mériterait des vérifications ; la présence d'une paire de très petits chromosomes fait hésiter entre  $2n=18+2B$  ou  $2n=20$ . Le comportement normal de cette paire lors des divisions conduit à les considérer comme des chromosomes normaux. Cette situation se retrouve chez les rhinanthes ; aux 7 grands chromosomes s'associent 4 petits chromosomes. La stabilité des petits chromosomes, partagée par toutes les espèces de rhinanthes, oblige à considérer 11 chromosomes de base. Chez *Crepis sancta*, le caryotype varie fortement entre les individus ; ce polymorphisme pousse à une grande prudence dans l'utilisation des caryotypes ! Mais existent également des individus possédant un ou deux chromosomes surnuméraires. Les caryotypes montrent bien que la taille de ces chromosomes correspond environ à celle des chromosomes A ; d'autre part, ces chromosomes sont impliqués dans les divisions cellulaires. Il ne s'agit donc pas de chromosomes B, mais d'un phénomène de duplication d'un chromosome A (individus trisomiques ou tétrasomiques) : à classer dans l'aneuploïdie, au sens strict.

DIMITROVA D., in KAMARI G. & al., *Flora Medit.* 6 : 312-317, 1996.

La différence n'est pas toujours facile à faire quand le génome présente de nombreux petits chromosomes. Chez certaines Orchidées à caryotype très asymétrique, avec une grande quantité de petits chromosomes (*Cephalanthera*, et surtout *Limodorum*) la taille des chromosomes A ne permet pas de distinguer d'éventuels chromosomes B : obligation de vérifier les appariements lors des méioses.

## ANEUPLOÏDIE

Ce type de variabilité se situe plutôt au niveau population. Le terme est utilisé de façon très variable suivant les auteurs, certains l'utilisant au sens large pour englober l'ensemble des variations du nombre de chromosomes vrais. À l'inverse, certains auteurs utilisent un sens très strict ne couvrant que les cas de duplication ou de soudure d'un ou quelques chromosomes : cas de trisomie, tétrasomie... Nous préférons, par défaut (faute d'avoir les données génétiques suffisantes expliquant l'origine de la variation), lui attribuer une acception intermédiaire entre ces deux extrêmes. Nous parlerons donc d'**aneuploïdie** pour toute variation du nombre, impliquant les vrais chromosomes, mais instable (tout au plus stable au niveau d'une population) et ne modifiant en rien les caractères morphologiques ou écologiques de l'espèce. En général, ces nombres voisinent un nombre euploïde dominant.

Dans les cas les plus proches de la dysploïdie (paragraphe suivant), un cytotype peut se stabiliser à l'échelle d'une région (Génistées par exemple), mais sans modifier l'aspect de la plante.

Les deux cytotypes diploïdes des amarantes pourraient correspondre à des restructurations chromosomiques. Mais des études chez l'espèce collective *A. hybridus* semblent montrer qu'un des chromosomes s'est dupliqué, ce qui correspond mieux à une aneuploïdie. Cependant, les deux nombres 16 ou 17 se stabilisent pour la plupart des autres espèces ; il faudrait vérifier si l'origine de 17 est toujours la même, mais nous classons alors cette

divergence dans la dysploïdie par défaut, selon la définition adoptée au paragraphe suivant.

GREIZERSTEIN E.J. & POGGIO L., *Cytologia* **59**(1) : 25-30, 1994.

Chez les molènes, il ressort de la bibliographie une variabilité importante du nombre de chromosomes des espèces diploïdes :  $2n=30$  à  $36$ . Même si une bonne partie de cette variabilité peut être imputée à des approximations de comptage (voir au paragraphe sur les erreurs liées à la petitesse des chromosomes), il semble acquis qu'existe une aneuploïdie chez la plupart des espèces. Par contre, le nombre dominant semble différer suivant les espèces :  $2n=30$  pour *V. blattaria* ou *V. nigrum*,  $2n=34$  pour *V. lychnitis* et *V. phlomoides*,  $2n=36$  pour *V. densiflorum* et *V. thapsus*... Ces écarts entre espèces peuvent-ils être la conséquence d'une dysploïdie, ou ne sont-ils qu'une stabilisation divergente de l'aneuploïdie, établissant alors une barrière génétique entre espèces : les fréquents hybrides observés dans ce genre perdraient alors en grande partie leur fertilité. Il est pour l'instant impossible de répondre, car les minuscules chromosomes ne permettent pas de dresser des caryotypes analysables. Sur un plan pratique, on peut temporairement adopter l'hypothèse d'une dysploïdie divergente à partir de  $x=16$ , descendante à  $15$  pour certaines espèces, et plus souvent ascendante à  $17$  puis  $18$  pour d'autres espèces.

Un autre exemple pourrait servir de modèle, car trop peu étudié : celui de *Galium aparine*. Le genre *Galium* présente un nombre de base  $x=11$ . KLIPHUIS a effectué de nombreux comptages sur les populations européennes de la subsp. *aparine*, et ne trouve en Europe occidentale que le niveau hexaploïde ; les nombres s'échelonnent entre  $2n=61$  et  $2n=66$  ! La plante étant certainement allo-hexaploïde, avec trois génomes différents mais provenant sans doute de parents très proches, les chromosomes sont presque homologues ; leur suppléantarité permet une perte de certains chromosomes sans pour autant compromettre le fonctionnement de l'individu. Cependant, on pourrait s'attendre à une prédominance du nombre euploïde  $2n=66$  ; pourtant, 80% des plantes ont  $2n=64$  : hypohexaploïdes ! On peut très bien interpréter ce nombre comme résultant d'une simple aneuploïdie, avec perte de deux chromosomes homologues, et stabilisation à  $64$ . Il y a cependant une autre explication. Un des parents est certainement la subsp. *spurium* ; ce taxon diploïde possède  $2n=20$ . Au niveau diploïde, le passage de  $22$  à  $20$  c'est certainement opéré par des restructurations chromosomiques sans perte d'information ; il s'agit donc d'une dysploïdie descendante stabilisée à  $x=10$ . Mais, si la subsp. *aparine* hexaploïde contient 1 ou 2 génomes dysploïdes, associés à au moins un génome euploïde (à  $2n=22$ ), on comprend alors que puisse se maintenir une instabilité au niveau hexaploïde.

KLIPHUIS E., *Proceedings Koninklijke Ned. Akad. Wetenschappen, Ser C*, **83**(1) : 53-64, 1980.

Si nous nous situons généralement, dans le cadre de la cytotaxonomie appliquée, au niveau de différences entre populations, il ne faut pas oublier que l'aneuploïdie peut concerner d'autres niveaux d'observation qui ont volontairement été éludés dans cet ouvrage : niveau intra-populationnel, niveau de l'individu aneuploïde par rapport aux individus dominants, voire au niveau individuel la cellule aneuploïde. Ainsi, dans les tissus de certaines espèces, peuvent cohabiter des cellules à nombres variables autour du nombre normal : on parle alors d'aneusomatie (ou endoaneuploïdie).

D'AMATO F., *Caryologia* **48**(2) : 85-103, 1995.

Chez les lentilles d'eau, le phénomène touche tous les niveaux d'observation : aneuploïdie populationnelle, individuelle ou cellulaire. Ainsi, chez les individus généralement tétraploïdes à  $2n=40$  peut-on trouver des cellules hypo- $4x$  à  $2n=36-38$ . Chez *Ranunculus sceleratus*, théoriquement tétraploïde à  $2n=32$ , un auteur chinois a trouvé dans les apex racinaires plus de 40% de cellules aneuploïdes. Ces cellules pouvaient non seulement présenter des variations proches du nombre normal ( $2n=26-28-30$ ),

mais aussi des différences de ploïdie avec plus de 10% de cellules  $3x$ , voire  $2x$  (polyhaploïdie).

LI D., *Acta Agriculturae Univ. Jiangxiensis* **25**(1) : 117-119, 2003.

## Cas particulier des centromères délocalisés (voir aussi p. 13)

GUERRA M., *Genetics Molecular Biol.* **39** : 492-496, 2016 | LUCENO M. & GUERRA M., *Caryologia* **49**(3-4) : 301-309, 1996 | MELTERS D.P. & al., *Chromosome Research* **20** : 579-593, 2012 | MOLA L.M. & PAPESCHI A.G., *J. Basic Applied Genet.* **17**(1) : 17-33, 2006.

Ce mode de division des cellules favorise l'apparition d'aneuploïdes ; le nombre de chromosomes varie ainsi autour d'un nombre euploïde. Mais non seulement ce cas semble très rare chez les plantes, mais l'interprétation même de la variation change suivant les auteurs. Ainsi, en dehors de certaines espèces de *Cuscuta* ou *Drosera*, ce type de chromosomes ne s'observe que chez les Joncacées (quelques espèces de luzules) et surtout chez les Cypéracées. Ainsi, une majorité d'auteurs mettent sur le compte des centromères délocalisés les oscillations des nombres comptés chez les *Carex* ; s'il s'agit de cas de ruptures ou de soudures, la quantité d'ADN devrait rester stable (effectivement vérifié par des chercheurs japonais). Cependant, d'autres auteurs comme FAULKNER (voir le groupe de *C. elata*) minimisent ce phénomène en adoptant le nombre supérieur comme valable, et en considérant que les nombres inférieurs découlent de la formation de trivalents ou quadrivalents à la méiose, difficiles à repérer à cause de l'extrême petitesse des chromosomes ; on sort alors d'un cas d'aneuploïdie ! Pour le genre *Carex*, nous avons indiqué la gamme des nombres observés pour chaque espèce, tout en mettant en valeur les nombres les plus fréquents, sans spéculer sur leur origine.

## DYSPLOÏDIE

Ce concept se positionne au niveau espèce ou sous-espèce. Il s'agit d'une modification du nombre, divergente du nombre euploïde, mais stable ! Elle est le plus souvent liée à des restructurations entre chromosomes, mais nous y incluons, là aussi par défaut, des cas de soudures ou fragmentations à partir du moment où le cytotype se stabilise sur une aire assez large, et se distingue nettement par sa morphologie ou son écologie. En théorie, la **dysploïdie** se caractérisant par des restructurations dites Robertsoniennes n'entraîne aucune modification de la quantité d'ADN : comme le passage réversible d'un chromosome métacentrique à deux chromosomes télocentriques. Contrairement à l'aneuploïdie stricte qui se caractérise par des duplications plus ou moins localisées ou par des pertes de chromosomes impliquant un changement de quantité d'ADN. Cependant, sur un plan pratique, ces

définitions vers lesquelles il faudrait tendre sont inapplicables faute de données précises. Nous avons ainsi adopté une définition « appliquée » faisant intervenir, pour distinguer ces deux notions, un niveau différent d'observation et une stabilité des modifications, et ne collant pas toujours à la définition idéale énoncée ci-dessus.

JONES K., *Bot. Review* 64(3) : 273-289, 1998.

Ce phénomène de dysploïdie, absolument fondamental, participe à l'isolement génétique et explique de nombreux cas de spéciation. Même si certains cas de dysploïdie ascendante semblent documentés, ce phénomène implique le plus souvent une réduction, parfois très rapide (à l'échelle des temps géologiques) du nombre de chromosomes. Ces dysploïdies descendantes interviennent presque systématiquement après une duplication. Ainsi, l'évolution la plus classique fait succéder des phases brutales de doublement et des phases progressives de diminution.

Si l'on reprend l'exemple des Crucifères, une duplication est intervenue sur une branche postérieure au genre *Aethionema*, initiant la diversification des Crucifères. Quel que soit le nombre de base secondaire, une dysploïdie descendante s'est alors produite et a vraisemblablement abouti à un nombre hypothétique de 5. S'en est suivi une triplication à l'origine de la diversification de la tribu des Brassicées dont le nombre de base s'élèverait alors à 15. La dysploïdie descendante qui en résulte fournit une remarquable série dans le genre *Brassica* pris au sens large : 15-14-13-12-11-10-9...

Un phénomène comparable touche les campanules. Dans le genre *Campanula* pris au sens large, le noyau principal des espèces européennes dérive d'une duplication qui a généré le nombre de base secondaire  $x'=17$ . Ainsi, diverses campanules ancestrales possèdent  $2n=34$  chromosomes (*C. trachelium* par exemple). L'évolution de ce genre a suivi une dysploïdie descendante tout aussi remarquable que chez les choux : depuis  $x'=17$  jusqu'à  $x'=8$  (*C. glomerata* avec  $2n=30$  ; *C. rapuncululus* avec  $2n=20$  ; *C. persicifolia* avec  $2n=16$ ).

Dans une autre grande famille, celle des Composées, on peut citer les crépis dont le nombre de base serait  $x=7$ . En Île-de-France, nous trouvons *C. foetida* avec  $2n=10$ , *C. setosa* avec  $2n=8$ , puis *C. capillaris* avec  $2n=6$ , nombre le plus bas pour la flore régionale. Un autre exemple remarquable, dans cette grande famille, concerne la tribu des Carduées. Près de la souche, les ancêtres devaient posséder  $x=10-9$ , commun avec les liguliflores. Une duplication a ensuite conduit à  $x'=18$ . Là commence une dérive dysploïde avec  $x'=17$  à la base des Carduinées (*Onopordum*, *Silybum*),  $x'=16$  puis 15 à la base des Centauréinées,  $x'=12$  à la base du genre *Centaurea* ; chacune de ces étapes correspond à une diversification qui, dans plusieurs phylums, suit une dysploïdie descendante. Ainsi, à partir de  $x'=17$ , les cirses américains descendent jusqu'à 9 (retour aux origines) ; chez les centaureés, à partir de  $x'=12$  le nombre descend à 7 !

## Difficultés d'interprétation

Mettons-nous dans la situation où, après divers aléas liés à la méthodologie (voir le paragraphe « sources d'erreurs » p. 24), apparaît sous l'objectif du microscope une cellule parfaite permettant de compter le nombre de chromosomes sans ambiguïté. Comment interpréter ce nombre ? Isolé du contexte, ce nombre n'a pas de sens. Il doit être confronté aux autres comptages effectués sur le même taxon, puis aux comptages signalés chez les espèces voisines, et enfin reporté sur l'arbre phylogénétique du groupe considéré.

### LES DIFFÉRENTES ORIGINES D'UN MÊME NOMBRE

Partons d'un nombre somatique  $2n=16$ . Ce nombre peut être diploïde si le nombre de base du groupe est  $x=8$ , tétraploïde si le nombre de base est  $x=4$ , dysploïde si le nombre de base est par exemple  $x=10$  (nombre descendant 20-18-16).

Chez les Ombellifères, on peut hésiter entre deux nombres de base : 8 et 11. Curieusement, les deux genres plus archaïques que sont *Eryngium* et *Sanicula*, très originaux par leur inflorescence en cyme multipare de capitules, possèdent souvent  $x=8$ . Peu importe si ce nombre est effectivement ancestral ou a dérivé de  $x=11$  ; il est apparu très tôt, près de la souche de la famille, alors que  $x=11$  correspond sans doute au nombre de base des Ombellifères modernes à ombelles. Beaucoup plus tard, diverses dysploïdies descendantes ont touché plusieurs branches de la famille, générant des taxons à  $x=8$  bien plus récents (*Anthriscus*, *Sison*, *Torilis*, *Turgenia* : 4 exemples sans doute indépendants). Un même nombre  $2n=16$  peut donc, dans une même famille, avoir des origines très diverses, avec éventuellement un retour récent à un nombre ancestral ayant subi de multiples remaniements. Voir également le cas spectaculaire de *Campanula persicifolia* cité au paragraphe « Dysploïdie » p. 17 ci-dessus : cette espèce possède  $2n=16$  malgré sa position très évoluée, nombre sans doute issu d'une dysploïdie descendante depuis  $x=16$  ou 18 !

À un niveau d'approche plus précis, pour un nombre de base de  $x=4$ ,  $2n=16$  peut découler d'une autopolyploïdie (doublement d'un stock), d'une allopolyploïdie (association de deux génomes à  $2n=8$ ), d'une scission d'un stock de 8 chromosomes ; dans les deux premiers cas, la quantité d'ADN double par rapport au diploïde, dans le dernier cas, cette quantité reste stable ! Encore plus précisément, si les espèces voisines, voire certaines populations de la même espèce, possèdent  $2n=14$ , l'écart d'une paire de chromosomes peut s'expliquer par la scission d'une paire (discernable grâce au caryotype), ou par le doublement d'une paire (tétrasomie). En suivant les définitions fonctionnelles, le premier cas peut correspondre à une dysploïdie, et le second à une aneuploïdie ; mais, en adoptant les définitions pratiques utilisées dans ce document, peut importe le processus : c'est la stabilité de cette modification qui importe (dysploïdie quand le phénomène est fixé). En

général, les deux approches se rejoignent, car la scission a plus de chances de se stabiliser qu'une tétrasomie ; dans de rares cas, les auteurs concluent à une tétrasomie, comme dans le genre *Amaranthus* (cité dans le paragraphe « Aneuploïdie » p. 16).

Des travaux très complets effectués dans le genre *Linum* ont montré que les lins à  $2n=18$  chromosomes, comme *L. leonii*, seraient dérivés de lins à  $2n=16$  par duplication du chromosome n°8. Cette conclusion a nécessité l'observation des caryotypes, assez bien corrélés aux groupes phylogénétiques, et la vérification de l'emplacement de certains gènes par hybridation *in situ*. Le Lin cultivé dérive aussi de  $2n=16$ , mais après duplication de tout le génome (allotétraploïdie), suivie d'une dysploïdie à  $2n=30$ .

MURAVENKO O.V. & al., *Russian J. Genetics* **46**(10) : 1182-1185, 2010.

Résoudre ces problèmes n'est donc pas à la portée de l'amateur éclairé. Il faut impérativement franchir le pas de l'interprétation du caryotype pour confirmer l'origine de l'évolution d'un nombre ; l'autre solution, encore plus fondamentale, consiste à doser les quantités d'ADN, méthode qui n'aboutit à des résultats que si les modifications sont récentes.

## MORPHOLOGIE DES CHROMOSOMES ET QUANTITÉ D'ADN

Différentes méthodes permettent d'estimer quantitativement l'ADN d'une cellule. La plus simple dérive d'un perfectionnement du comptage de chromosomes ; moyennant un microscope plus perfectionné et un logiciel d'analyse des chromosomes, il est possible de faire un caryotype, c'est-à-dire un schéma des différents chromosomes lors de la méiose. La position des centromères et la longueur des bras des chromosomes permettent des comparaisons entre espèces. Attention à bien homogénéiser la méthodologie, car certaines substances utilisées pour condenser les chromosomes modifient ces valeurs.

Chez les luzules, les chromosomes délocalisés permettent une agmatopolyploïdie par scission des chromosomes ; 12 chromosomes longs, 24 chromosomes moyens et 48 chromosomes courts ont la même quantité d'ADN.

BACIC T. & al., *Taxon* **56**(1) : 129-136, 2007.

Chez les pyroles (Ericacées), la même configuration pourrait expliquer l'évolution du nombre mais avec des chromosomes normaux. Ainsi le nombre  $x=13$  de *Chimaphila* et *Moneses* passerait à  $x=19$  chez *Orthilia*, puis  $x=23$  chez *Pyrola* par scissions car les chromosomes diminuent en taille. Chez les Conifères, la dysploïdie ascendante du nombre de base  $x=12$  s'explique par des scissions, comme le montrent les caryotypes. Le nombre  $x=13$  de *Pseudotsuga* correspond à la scission d'un chromosome : 11 chromosomes métacentriques plus deux chromosomes télolocentriques ! Le nombre  $x=22$  de *Pseudolarix* correspond à la scission de 10 des 12 chromosomes ! Le même principe peut s'appliquer aux Alismatacées. La configuration du génome d'*Alisma*, caractérisé par 5 chromosomes métacentriques associés à 2 télolocentriques, suggère un nombre originel de 6 chromosomes avec scission d'un des chromosomes. Le genre *Sagittaria* qui possède 1 seul métacentrique pour 10 télolocentriques dériverait alors d'une scission de 5 des chromosomes originels. Dans le genre *Hypochaeris*, la détermination du nombre de base s'avère difficile

à déterminer, les espèces ayant des nombres variables :  $n=3-4-5-6$  ! En couplant l'analyse de l'arbre phylogénétique et celle des caryotypes, on peut montrer que les nombres  $2n=6$  sont dérivés de  $2n=8$  par dysploïdie. Une majorité de porcelles possèdent  $2n=8$ , nombre exclusif pour les espèces d'Amérique du Sud. Mais, en Europe, plusieurs espèces montrent un caryotype presque symétrique (bras des chromosomes presque égaux) avec  $2n=10$ . Or, souvent, le degré de dissymétrie des chromosomes augmente au fur et à mesure de l'évolution du génome. Les taxons de porcelles à chromosomes symétriques ont donc plus de chances d'approcher le caryotype ancestral. En suivant cette logique, le nombre de base du genre serait  $x=5$ , suivi d'une dysploïdie à  $x=4$ , avec diversification à ce niveau, et migration postérieure en Amérique du Sud où les caryotypes sont les plus asymétriques. L'arbre phylogénétique confirme cette migration plus récente : les espèces américaines semblent parentes de *H. angustifolia* de l'Atlas marocain. Mais, seules des méthodes plus sophistiquées permettent d'approcher une interprétation des restructurations nécessaires à cette diversité de structure des chromosomes. La méthode FISH (hybridation *in situ* en fluorescence), en localisant certains gènes, fait partie de ces moyens modernes d'interprétation des restructurations.

TREMETSBERGER K. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **35** : 102-116, 2005.

D'autres méthodes modernes permettent d'obtenir des résultats plus précis tout en évitant la méthodologie de comptage : en particulier la cytométrie de flux. Cette technique a l'avantage d'être utilisable sur n'importe quel morceau de plante, et en particulier sur des échantillons d'herbiers. Par contre, elle ne permet pas une détermination du nombre précis de chromosomes, mais simplement une estimation du niveau de ploïdie par rapport à une référence standard. Ces données, encore très disparates, permettent en particulier de déterminer les processus qui ont conduit à une modification du nombre des chromosomes. Y a-t-il eu simples restructurations sans changement de la quantité (dysploïdie), ou y a-t-il eu des duplications locales ou des pertes de morceaux de chromosomes (aneuploïdie) ?

Chez *Limodorum* (Orchidacées) le grand nombre de chromosomes fait penser à une polyploïdie. Mais ce genre, dérivé des Céphalanthères, possède surtout un très grand nombre de petits chromosomes avec une quantité globale d'ADN plus faible que chez *Cephalanthera*, ce qui suggère alors un phénomène de scissions répétées.

Malheureusement, certains phénomènes minimisent l'intérêt de ces estimations : en particulier l'évolution rapide de la quantité chez certains végétaux, indépendamment des processus de fusion ou fission de chromosomes. À tel point que la cytométrie de flux permet tout au plus de juger du niveau de ploïdie quand deux taxons se sont séparés depuis peu de temps. L'évolution la plus rapide de cette quantité s'observe chez les néopolyploïdes. Seuls des allopolyploïdes très récents (exemple des salsifis) ont une valeur additive par rapport aux deux parents. Très rapidement s'effectuent des ajustements, en particulier pour limiter la suppléantarité de certains gènes dupliqués : après doublement s'opère une élimination différentielle de certaines séquences. En conséquence, le nouvel allopolyploïde acquiert une quantité d'ADN inférieure à la somme des parents.

BLANC G. & WOLFE K.H., *The Plant Cell* **16** : 1679-1691, 2004.

Malgré un nombre de chromosomes très stable dans la famille des Pinacées, la quantité d'ADN varie de 1 à 4 ! Cet ordre de grandeur de variation se retrouve dans de nombreux groupes de végétaux. La variabilité à un même niveau de ploïdie étant très supérieure à la différence induite par une duplication, l'interprétation des valeurs devient très délicate. Ainsi, chez les Graminées, deux sous-familles ont fait l'objet d'estimations suffisantes ; on trouve, chez les Pooïdées diploïdes une variation de taille du génome allant de 2 à 18 picogrammes, et chez les Panicoidées une variation de 1 à 9 pg. Cette inflation correspond à divers phénomènes : prolifération des rétrotransposons, répétition de diverses séquences... En tout cas, son ampleur masque aisément un doublement lié à une polyploïdie !

GAUT B.S., *New Phytologist* **154** : 15-28, 2002.

Globalement, on observe une certaine stabilité infraspécifique de la quantité d'ADN, sauf chez les espèces polymorphes qui comprennent plusieurs sous-espèces. Les espèces phylogénétiquement voisines ont souvent des quantités comparables. Par contre des groupes d'espèces d'un même genre montrent parfois des quantités très différentes, souvent corrélées à l'arbre phylogénétique, mais dont l'ampleur et le sens d'évolution ne suivent pas de logique évolutive ; d'où une grande difficulté d'utilisation de ces données.

Les porcelles ont fait l'objet d'études très poussées ; l'estimation de la quantité d'ADN a été tentée afin de comprendre l'évolution de leur génome. Or, les variations sont énormes, allant d'environ 2 picogrammes (pour une espèce dysploïde à  $n=3$ ) à plus de 8 pg (pour une espèce à  $n=5$ ), et ceci par répétition de séquences : un rapport de plus de 4 chez des taxons tous diploïdes. La superposition à l'arbre phylogénétique suggère que cette quantité a évolué de façon divergente suivant les phylums de ce genre : parfois en diminuant, parfois en augmentant fortement. Cette technique ne peut alors nullement résoudre le problème posé, et en particulier n'apporte aucun élément pour décider du nombre de base du genre (3-4-5-6 ?).

CERBAH M. & al., *Heredity* **82** : 261-266, 1999.

En restant dans les Composées liguliflores, les études sur les quantités d'ADN des *Crepis* débouchent sur des résultats improbables. La seule tendance est une légère diminution globale au niveau nucléaire, depuis les espèces vivaces ancestrales jusqu'aux espèces annuelles plus spécialisées. Mais la corrélation entre le volume des chromosomes et le nombre de base (variant de 7 à 3) ne marche pas ; impossible d'en déduire le mode de dysploïdie. Là aussi, les importants changements de quantité d'ADN masquent totalement le sens de l'évolution du nombre de chromosomes.

JONES R.N. & BROWN L.M., *Heredity* **36**(1) : 91-104, 1976.

Pour conclure sur les difficultés d'interprétation du nombre de chromosomes et de détermination du nombre de base, balayons un très mauvais réflexe : celui de privilégier la solution qui paraît la plus simple, sur la base d'un supposé déterminisme dicté par un maximum de parcimonie : voie évolutive qui requiert le plus petit nombre de changements évolutifs ! Cet état d'esprit domine dans les travaux d'écologie, et surtout de phylogénétique. Ainsi, les arbres généalogiques sont-ils générés statistiquement en grand nombre ; ne sont retenus que ceux présentant ce maximum de parcimonie. Or, si l'évolution des génomes est aussi chaotique que celle des chromosomes, nombre de ces arbres mériteraient d'être abattus ! Cette remarque nous rend très méfiant – dans l'état actuel des connaissances – sur la

possibilité de déterminer un nombre de base par un logiciel statistique.

Comment expliquer le nombre  $x=11$  de *Calendula arvensis*, plante tétraploïde sur cette base. L'analyse de l'arbre phylogénétique suggère un nombre ancestral de  $x=10$  ; quoi de plus simple que de penser à une dysploïdie ascendante passant de 10 à 11 ? En fait, l'arbre indique plutôt une origine allotétraploïde de *Calendula arvensis*. Le nombre originel  $x=10$  aurait subi une dysploïdie descendante 10-9-8-7. Au niveau  $x=8$ , une duplication peut conduire à  $x'=16$ , suivie par une dysploïdie à  $x''=15$ . Une hybridation entre le niveau  $x=7$  et  $x''=15$  accompagnée d'un doublement permet d'obtenir un allotétraploïde basé sur  $x'''=22$ , nombre observé chez *C. arvensis* ! Il faut donc totalement oublier  $x=11$  qui n'a pas de sens. En fait, il faut adopter  $22=(10-3)+((10-2)\times 2)-1$ , ce qui montre combien la solution la plus simple est loin d'être la bonne !

# Quelques cas particuliers

## POLYPLOÏDIE ET APOMIXIE

Une autopolyploïdie, même partielle (forte homologie entre certains chromosomes), conduit à l'apparition de multivalents lors des divisions ; ce phénomène ralentit sans doute le bon déroulement de la méiose, et impacte éventuellement la fertilité. Mais l'apomixie permet de palier à ces difficultés, et de maintenir ainsi une polyplôidie qui n'aurait, dans la nature, que peu d'avenir.

Chez les orobanches, une hypothèse probable d'évolution serait un nombre de base  $x=20$  (caractérisant le genre *Cistanche*), suivi d'une dysploïdie à  $x=19$  pour le genre *Orobanche* au sens strict... et éventuellement  $x=12$  chez les orobanches du « groupe *ramosa* ». Or, les espèces basées sur  $x=19-20$  présentent de nombreuses irrégularités lors des divisions cellulaires. Ces multivalents résultent sans doute d'une paléopolyploïdie mal résorbée : phénomène de diploïdisation défailant. Or, certains auteurs suspectent une apomixie facultative chez les orobanches. Cette apomixie permettrait sans doute de maintenir une forte fertilité malgré le manque de fluidité des divisions cellulaires ; elle pourrait également en être la cause en bloquant le processus de diploïdisation (problème de l'œuf et de la poule).

PAZY B., *Bot. J. Linnean Soc.* **128** : 99-103, 1998.

L'apomixie permet même de stabiliser des cytotypes théoriquement infertiles, en particulier triploïdes : divers cas chez les Composées, comme *Chondrilla*, *Erigeron annuus*, *Hieracium*, *Taraxacum*. Il est étonnant que ce soit préférentiellement le cytotype  $3x$  qui domine dans tous ces exemples, au point d'être exclusif sur une grande partie de l'aire de répartition. L'apomixie supprime les inconvénients des  $3x$  (infertilité), tout en maintenant les avantages : hétérosis éventuelle, capacité de masquer ou de réparer les gènes délétères...

Chez *Chondrilla* ou *Taraxacum*, les populations triploïdes dominent ; les populations diploïdes fertiles ont des aires relictuelles : absentes de France pour *Chondrilla juncea*. Dans les zones où cohabitent  $2x$  et  $3x$ , des hybridations permettent de restaurer une diversité génétique. Une fois installée, la triploïdie s'auto-entretient ; l'accumulation de gènes délétères à proximité des gènes d'apomixie peut conduire à une léthalité des grains de pollen haploïdes. Les tétraploïdes qui peuvent se former dans les deux genres ne sont pas particulièrement sélectionnés car ils apportent une redondance peu utile, voire peut-être excessive, des gènes. Dans les régions où n'existent que des triploïdes strictement apomictiques, une variabilité s'installe par mutations : la triploïdie permet une survie des génotypes bien adaptés en masquant les éventuelles mutations délétères.

Van DuK P.J., *Phil. Transactions Royal Soc. London, B*, **358** : 1113-1121, 2003.

## POLYPHYLÉTISME DES ALLOPOLYPLÔIDES

Nous avons vu combien la polyplôidie se réalise avec facilité chez les plantes. Le fait qu'un processus d'autopolyploïdie se répète ne pose pas vraiment de problème fondamental, car il s'agit toujours du même génome, dans un cadre interfertile. Mais plus on s'éloigne de ce cadre, vers une allopolyploïdie faisant appel à des parents très différents, et plus s'intensifie le problème d'une origine plurielle des taxons allopolyploïdes. Or, suivant le mode de formation du polyplôide, suivant les caractères des populations parentes (éventuellement très variables chez les espèces polymorphes), suivant les conditions environnementales qui guident la post-adaptation du nouveau taxon, ces formations indépendantes peuvent avoir des profils différents. Dans beaucoup de cas, ces divergences peuvent ne toucher que les caractéristiques écologiques ou physiologiques, induisant une variabilité des populations compatible dans sa dimension avec une variabilité classique. Par contre, si apparaît un hiatus morphologique net, obligatoirement doublé d'une disjonction d'aire liée à la zone d'origine de l'évènement d'hybridation, alors la politique du monophylétisme idéologique titille les spécialistes qui auront beau jeu de décrire des espèces nouvelles, en prenant pour argument l'ascendance plurielle de ces taxons. Or l'intérêt pratique de cette démarche reste à démontrer. D'une part, cette quête est sans fin car de très nombreux taxons allopolyploïdes sont sans doute polyphylétiques ; ce qui assure pour les « splitters » un avenir grandiose. D'autre part, pourquoi privilégier des caractères morphologiques dont la valeur sélective n'a pas encore été démontrée, au détriment de caractères écologiques certainement plus importants mais généralement méconnus ? Prenons du recul : il s'agit du même génome ! D'ailleurs, l'histoire des paléopolyploïdies nous montre combien cette quête est futile. Plus on s'éloigne sur l'échelle des taxons supraspécifiques, et plus on constate le petit nombre de polyplôides qui ont réellement réussi, et qui ont vraiment impacté la biodiversité. La plupart ont péri, broyés par l'implaçable compétition entre les végétaux. Y a-t-il un seul exemple de deux polyplôides issus des mêmes parents qui auraient donné naissance à deux phylums ?

En se plaçant à un niveau intermédiaire, infrafamilial, le nombre d'allopolyploïdes demeure parfois important. Chez les séneçons, la plupart des espèces possèdent  $2n=40$ , au point de penser à un nombre de base  $x'=20$ . Cette option reste peut-être valable pour plusieurs groupes de séneçons très homogènes (*lividus-sylvaticus-viscosus*) ; mais en fait diverses espèces considérées comme ancestrales ont  $2n=20$  : niveau diploïde issu du nombre de base  $x=10$ . Le passage polyplôide à  $2n=40$  a eu lieu de façon répétée et indépendante jusqu'à obtenir une majorité de taxons tétraploïdes ; ce polyphylétisme des polyplôides pourrait, dans d'autres genres, être masqué par la disparition des diploïdes et laisser croire à un monophylétisme.

Compte tenu des connaissances actuelles, la réponse est difficile à trouver. Tout ça pour recentrer ce débat sur le seul périmètre de la néopolyploïdie ; au sein de quelques groupes de plantes, s'opère effectivement un brassage parfois complexe dont, à terme, ne sortiront vainqueurs que quelques rares taxons. Restons objectifs en gardant ces ensembles sous des chapeaux relativement larges... et laissons l'évolution faire son œuvre de sélection.

MAVRODIEV E.V. & SOLTIS D.E., *Taxon* **50**(2) : 469-474, 2001. La surmédiation d'un groupe peut conduire à des excès. Ainsi, chez les Orchidacées, l'analyse très poussée s'oppose à l'impossibilité d'appliquer cette analyse dans la pratique, et induit donc une instabilité désolante de la nomenclature. Dans le genre *Dactylorhiza*, un ensemble polyphylétique de taxons tétraploïdes s'est formé à partir de deux espèces de base : *D. incarnata* et *D. maculata*. Nous avons pris l'option synthétique de regrouper sous le même binome, *D. majalis*, la totalité de ces allopolyploïdes ayant le même génome. Différentes « espèces » ont été décrites sur la base de critères morphologiques ténus, parfois soutenus par une phylogénie moléculaire de détails qui confirme l'origine polyphylétique : « *brennensis* », « *elata* », « *praetermissa* »... Notons en passant que ces taxons sont logiquement impossibles à séparer, sans comptage chromosomique, des hybrides primaires diploïdes !

Un exemple classique, très documenté par les travaux de MUNTZING, est fourni par *Galeopsis tetrahit*, espèce allotétraploïde bimodale ; on peut morphologiquement y distinguer deux groupes de populations que nous avons séparées en deux sous-espèces : le type plus proche du parent *G. pubescens*, et la subsp. *bifida* plus proche du parent *G. speciosa*. Les expériences de croisement ont permis de recréer la subsp. *tetrahit*, mais ont aussi montré l'origine différente de la subsp. *bifida*. L'Ortie royale s'avère donc au moins biphyllétique ! Indépendamment du montage génétique plus ou moins complexe, des résultats de phylogénie moléculaire ont confirmé la séparation et suggéré une origine à partir de deux sous-espèces de *G. speciosa*. La variabilité d'un parent s'exprime ainsi dans la variabilité de l'allotétraploïde.

Un exemple remarquable est présenté par le genre *Tragopogon* dont plusieurs espèces européennes ont été importées en Amérique du Nord, donnant lieu à l'apparition de deux nouvelles espèces allopolyploïdes. Les auteurs américains ont bien montré l'origine polyphylétique de *T. miscellus*, formé à partir des deux espèces *T. dubius* et *T. pratensis*, mais ont eu la sagesse de ne proposer qu'un seul nom, bien que certaines populations puissent se différencier, en particulier suivant le sens de l'hybridation. Cette espèce allotétraploïde pourrait très bien exister dans la région ; on voit mal quel facteur aurait pu empêcher sa formation : à rechercher !

## Balance entre les parents

Pour illustrer les propos ci-dessus, il nous paraît intéressant d'insister sur l'origine de la variabilité des allopolyploïdes. Un tel taxon associe deux génomes plus ou moins différents, tirant de cette différence les bénéfices d'une complémentarité fonctionnelle. L'avantage est que suivant les conditions environnementales, les potentialités de l'hybride lui permettent d'adopter un comportement plus proche de l'un des parents ; il mime alors le parent le mieux adapté aux conditions locales. Cette variabilité peut très bien s'expliquer par une exploitation différentielle du potentiel génétique acquis lors d'un seul évènement d'hybridation ! Elle peut aussi être interprétée, à cause du polymorphisme, comme un ensemble de taxons polyphylétiques. Les données actuelles ne permettent généralement pas de trancher entre ces deux options. Parfois, un hiatus

morphologique peut apparaître suivant le sens de l'hybridation, dès que certains caractères sont transmis maternellement ; mais on ne peut donner à cette différenciation plus d'importance que celle observée dans une descendance normale entre deux parents interfertiles !

Dans le genre *Diplotaxis*, *D. muralis* correspond à une association des génomes de *D. tenuifolia* et *D. viminea*. Sa variabilité est importante, oscillant entre les deux parents. Certains botanistes ont même formalisé cette variabilité en décrivant deux variétés s'écartant du type parfaitement intermédiaire : « var. *intermedia* » plus proche de *D. tenuifolia*, et « var. *pseudoviminea* » plus proche de *D. viminea*. On ne sait s'il s'agit de l'expression des potentialités – auquel cas aucun niveau taxonomique de doit être attribué – ou d'une origine polyphylétique, ou plus précisément d'une différenciation maternelle ?

Une situation comparable s'observe, hors de notre périmètre francilien, chez *Asplenium adiantum-nigrum*, au point où ce triptique devrait être conçu dans un cadre infraspécifique ! Cette espèce associe les génomes de *A. cuneifolium*, rare taxon diploïde des rochers de serpentine, et de *A. onopteris*, taxon méditerranéo-atlantique des ourlets siliceux. Or, sur serpentines, l'allotétraploïde adopte le profil de *A. cuneifolium* : écotype dénommé var. *silesiacum*. De même, sur terrains siliceux méditerranéen, *Asplenium adiantum-nigrum* prend l'aspect de *A. onopteris* (écotype en général non nommé). Ce dernier est très difficile à séparer de l'hybride primaire triploïde (stérile !) peut-être surestimé : seuls les comptages chromosomiques permettent de confirmer la détermination.

## Conséquences taxonomiques et nomenclaturales

Ces observations ont d'importantes conséquences, car il s'agit de tempérer les futures envies d'éclatement des taxons, et de descriptions de micro-espèces indéterminables. Nous allons argumenter notre position de grouper sous un même binome linnéen l'ensemble des allopolyploïdes issus des deux mêmes parents.

### Arguments négatifs

Les partisans d'une méthodologie très stricte et universelle diront que seul le monophylétisme est la règle, et qu'il n'y a aucune raison de traiter différemment les polyploïdes récents par rapport à l'ensemble des végétaux tous originellement allopolyploïdes.

### Arguments positifs

Chacun aura compris, à travers cet ouvrage, notre réticence à l'égard d'un monophylétisme trop extrémiste.

Dans le cadre de la néopolyploïdie, nous avons affaire à des évènements récents, pas toujours aboutis. La plupart des exemples ne sont pas encore résolus par les taxonomistes, et pour ceux qui le sont, très rares sont les auteurs ayant tenté de vérifier le caractère monophylétique d'un taxon allopolyploïde. Au stade actuel de nos connaissances, il nous semble important d'avoir, autant que faire se peut, un niveau d'approche homogène pour tous les groupes de végétaux. Or, il s'avère totalement impossible de gérer ce polyphylétisme avec un déficit de renseignements génétiques trop criant dans beaucoup

de genres, voire de familles entières. Nous proposons donc une position d'attente synthétique. D'autre part, il est évident que les taxons issus d'une même parenté seront très difficiles à différencier ; bien des cas de polyphylétisme ne seront sans doute jamais confirmés faute de marqueurs évidents. Pourquoi mettre en avant certains de ces taxons sur la seule base d'une différenciation morphologique ? En fait, dans la pratique d'une botanique de terrain, nous préférons respecter le monophylétisme à un niveau supra-spécifique, mais masquer, autant que possible, les systèmes polyphylétiques au sein d'espèces collectives, d'autant plus que le système est en réseau. Il n'y a là rien de biologiquement répréhensible, puisque les différents éléments sont parents !

Dans la famille des Labiées, nous avons déjà cité l'exemple des lamiers : « groupe *Lamium hybridum* » (paragraphe « Allopolyploïdie » p. 13). En Corse, existe un ensemble de taxons originaux issus d'hybridations entre *L. purpureum* et *L. bifidum*. Déjà, *L. hybridum stricto sensu* aurait cette origine ; logiquement, les taxons corses (même s'ils sont indépendants et plus proches de *L. bifidum*) devraient lui être inféodés. À peine avons-nous signalé un de ces taxons, sous le nom de « *L. gevorense* », plante endémique d'Espagne et ayant certainement la même origine, qu'une espèce nouvelle était décrite de Corse (y aurait-il aussi des rapaces endémiques ?). Quelles que soient les conclusions d'études moléculaires indispensables pour préciser ces parentées complexes, l'ensemble devra rester infraspécifique sous le chapeau *L. hybridum* !

## Avertissements

### EXCLUSION DES COMPTAGES DOUTEUX OU EXCEPTIONNELS

Parmi les nombreux travaux de cytotaxonomie, il est très délicat de faire un tri entre résultats valides et données douteuses. Le niveau de spécialisation des auteurs s'avère particulièrement variable ; le grand nombre de données suspectes pollue considérablement les banques de référence et ensuite les interprétations phylogénétiques. Ainsi, devant la fréquence de comptages anciens litigieux, nous avons décidé de ne pas tenir compte de l'ensemble des données antérieures à 1950. Nous avons cependant retenu quelques rares références, soit provenant d'auteurs apparemment très méticuleux, soit dans les cas de déficit chronique de données sérieuses pour un groupe botanique précis. Le choix de cette date butoir a été dicté par deux éléments. D'une part, les techniques d'analyse ont évolué, et cette date nous semble correspondre à un seuil au-delà duquel la fiabilité devient correcte. Ensuite, une chercheuse française a publié à cette date une compilation des données antérieures ; ce travail, le seul de cette ampleur concernant la flore française, peut ainsi servir de référence à tous ceux qui souhaitent vérifier d'anciens travaux.

DELAY G., *Revue Cytologie Biol. Veget.* **12** : 1-368, 1950-1951.

Ne tenir compte que des comptages postérieurs à 1950 ne suffit pas, car, malheureusement, certains laboratoires actuels ne semblent toujours pas fiables, soit par la qualité des numérations, soit par la pertinence des déterminations. Les rares travaux de HOLUB, en Tchécoslovaquie, peuvent servir d'exemple de ce qu'il faudrait faire. L'école polonaise reste une des plus remarquables. Sur l'impulsion des époux LÖVE, les scandinaves ont poursuivi de nombreux travaux, déjà moins complets. N'oublions pas les pays méditerranéens qui ont aussi engagé un important effort dans ce domaine : Italie-Espagne-Portugal... la France restant « comme d'hab » à la traîne. À l'inverse, certains pays produisent une quantité importante de données mais d'une fiabilité suspecte. Une fois écartés divers pays dont les moyens techniques restent faibles, nous pouvons citer l'Inde où de toute évidence certains auteurs se permettent de publier des comptages sur des espèces européennes sans certitude sur la détermination. Un nombre trop important de comptages divergents obligent à douter de l'ensemble des données. C'est très dommageable car ce pays se trouve à une charnière phytogéographique où pourraient exister des cytotypes originaux. À un moindre degré, et là aussi dans une zone de transition pour les taxons eurasiatiques, les travaux bulgares ou

russe nous paraissent souvent peu rigoureux. Plus globalement, nous sommes restés très prudents dès que l'auteur propose des comptages ponctuels, ou sans aucun commentaire. Une revue pourtant très sérieuse comme « Taxon » a laissé ses pages ouvertes à de tels auteurs, sans véritable validation, ce qui remet en cause l'intérêt même de ces compilations aveugles. Nous avons délibérément éliminé la plupart des comptages divergents ponctuels dès qu'ils n'ont pas été confirmés par un autre auteur ! Dommage que la notion de *mea culpa* semble absente du répertoire des chercheurs, car les aveux d'erreurs restent très rares dans la littérature. Nous ne prétendons pas avoir parcouru une bibliographie exhaustive. Certaines références manquent parce que non accessibles (revues mineures) ou peu lisibles (chinois, russe...). Cependant, toutes les références citées ont été lues en détail. Nous avons volontairement omis de citer les compilations effectuées par certains auteurs soit à un niveau national, soit à un niveau international (IPCN-chromosomes reports...); nous avons préféré une sélection d'articles scientifiques dont les commentaires permettent de juger de la pertinence des travaux, ou parfois dont la bibliographie permet un panorama complet des contributions traitant d'un groupe botanique précis.

RICE A. & al., *New Phytologist* **206** : 19-26, 2015.

Quelques exemples de synthèses européennes : Gruppo di lavoro per la citotassonomia e l'embriologia vegetale della Societa Botanica Italiana, *Informatore Bot. Italiano* **16** : 219-241, 1984 | LÖVE A. & LÖVE D., *Opera Botanica* **5** : 1-581, 1961 | MAJOVSKY J. & MURIN A., *Karyotaxonomický Prehľad Flory Slovenska*. Ed. Veda Vydavateľstvo Slovenskej Akadémie Vied. 436 p., 1987 | POGAN E. & WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensis, Ser. Botanica*, **32** : 1-169, 1990.

## LES SOURCES D'ERREURS DE COMPTAGE

Liées à la méthodologie

La méthode des squacs peut casser des chromosomes fragiles. Elle peut aussi détériorer les cellules et provoquer un éparpillement partiel des chromosomes. Citons également les méthodes employant de la colchicine qui provoquent des doublements de chromosomes... Les méthodes de comptages se sont grandement améliorées et permettent d'éviter certains écueils : efficacité de la fixation ou de la condensation des chromosomes.

Liées à la taille et au nombre des chromosomes

Ces éléments étant très variables suivant les végétaux, certaines familles ou certains genres peuvent posséder des chromosomes minuscules nécessitant un matériel optique plus perfectionné (*Convolvulus*, *Galium*, *Utricularia*...). Un nombre trop important (pouvant dépasser 1000 par cellule) rend impossible un comptage précis. Ainsi chez les *Fallopia* naturalisés est-il très difficile d'affirmer si

le nombre est 55 (pentaploïde) ou 54 (hybridation avec une autre espèce).

Chez les molènes (genre *Verbascum*), les chromosomes sont minuscules : 0,4 à 3 microns (en général échelonnés entre 1 et 2 microns). De nombreux comptages diffèrent entre les auteurs. Les mentions de chromosomes B restent à confirmer car la taille ne permet pas de les différencier : seul un suivi très précis des divisions cellulaires permettrait de vérifier leur présence. Beaucoup de ces mentions variables pourraient être mises sur le compte de la difficulté de comptage ; cependant, des comptages récents semblent confirmer une aneuploïdie, autour d'un nombre majoritaire apparemment différent suivant les espèces. Il est pour l'instant impossible de faire le tri entre les erreurs liées à la petitesse des chromosomes et la variation aneuploïde infraspécifique.

Liées à la structure des chromosomes ou à la chronologie des étapes des divisions

Souvent, les satellites présents sur certains chromosomes peuvent être comptés comme petits chromosomes (par exemple chez *Najas*) ; de même les chromosomes montrant de fortes constriction peuvent être interprétés comme deux chromosomes... On peut également signaler ici la dynamique des divisions ; certains chromosomes se séparent systématiquement après les autres obligeant à tenir compte de cette chronologie sous peine de sous-estimer le nombre ; cependant, ce phénomène concerne surtout des chromosomes surnuméraires. Inversement, on peut observer, surtout dans le cas de centromères diffus, une séparation prématurée des chromatides en prométaphase avec risque d'un double comptage.

Liées à la présence de chromosomes B

Ils induisent certaines erreurs de comptage, surtout chez les plantes à chromosomes de tailles très variables : les plus petits chromosomes peuvent très bien avoir des dimensions comparables à celles des chromosomes B.

Liées à l'interprétation d'une aneuploïdie

Les variations aneuploïdes au sein d'une même population sont fréquentes chez les plantes. Elles ont été volontairement effacées dans ce document où n'a été retenu que le nombre fondamental, en général très dominant. Cette variabilité n'a été signalée que dans les cas où sa fréquence ne peut plus être considérée comme accidentelle. En dehors des exemples de centromères délocalisés (genre *Carex*), cette aneuploïdie apparaît souvent chez les polyploïdes récents (surtout les autopolyploïdes). Elle nécessite alors de multiplier les comptages, pour déterminer le nombre dominant autour duquel la variation diverge.

Liées à une endopolyploïdie, voire à une mixoploïdie

Des comptages obtenus sur des méristèmes foliaires de plantules de *Luzula multiflora* présentent une forte variabilité : importante mixoploïdie, avec une mosaïque de cellules possédant de 12 à 84 chromosomes (2x à 14x). Ces observations montrent la difficulté de détermination du nombre, sur une population globalement hexaploïde. Les nombreux exemples d'endopolyploïdie incitent à une extrême

prudence : voir le paragraphe « Endopolyploïdie » p. 9-10.

Liées à l'intervention accidentelle de gamètes non réduits

La production de gamètes non réduits n'est pas si rare ; une fécondation par ce type de gamètes crée des individus déséquilibrés et souvent peu viables ou stériles. On peut penser à ce phénomène dès que l'on trouve des individus triploïdes rares sans présence de tétraploïdes. Ces individus doivent être considérés comme accidentels : cas signalés par les forestiers chez divers arbres !

Les difficultés de comptage sont parfaitement illustrées par *Ornithogalum umbellatum*. Chez cette espèce, tous les cas se présentent. Elle peut posséder des chromosomes surnuméraires : 0 à 9 chromosomes B (rarement plus de 3). Elle présente parfois des cellules aneuploïdes, en particulier dans les populations polyploïdes : chromosomes surnuméraires équivalents aux chromosomes A et participant aux divisions. On y observe, dans les racines, une mixoploïdie : existence de cellules possédant le double de chromosomes de la plupart des cellules. Et toutes ces anomalies interviennent le long d'une série euploïde dominante basée sur  $x=9$  allant du niveau diploïde au niveau dodécaploïde ! Ceci produit un nombre de cytotypes impressionnant, échelonnés entre  $2n=18$  et  $2n$ =environ 108 (en Île-de-France sans doute compris entre 27 et environ 54).

NEVES J.B., *Boletim Soc. Broteriana*, Ser. 2, **26** : 5-192, 1952.

## NOMBRES SOMATIQUES OU GAMÉTIQUES

Nous avons vu que les nombres de chromosomes peuvent être comptés à deux endroits privilégiés : les anthères pour l'obtention, grâce au pollen, du nombre gamétique haploïde, et les apex racinaires pour l'obtention du nombre somatique diploïde. Dans la suite nous n'avons fait figurer que les nombres somatiques, même dans les cas où les auteurs n'ont proposé que le nombre gamétique.

## NOMENCLATURE

Nous n'avons pas proposé d'Index des noms à la fin de cet ouvrage. Nous avons en fait suivi, sauf rares modifications récentes, la nomenclature de la Flore d'Île-de-France, dont l'**Index de référence se trouve à la fin du Tome II** ! Depuis la parution de ce deuxième tome en 2013, quelques taxons ont été ajoutés, retrouvés, ou ont changé de statut par un phénomène de développement brutal des populations.

Nouvelles espèces indigènes :

*Callitriche truncata* Gussone subsp. *occidentalis* (Rouy) Schotsman, *Rorippa pyrenaica* (Allioni) Reichenbach, confirmation de *Cynoglossum germanicum* (statut à préciser), *Oenanthe pimpinelloides* et *Ranunculus penicillatus*.

Espèces récemment invasives (statut N', prochainement N) :

*Avena strigosa* L. subsp. *barbata* (Link) Thellung (= *A. barbata* Link), *Lemna turionifera* Landolt, *Pilosella piloselloides* (Vill.) Sojak, *Puccinellia distans* (Jacq.) Parlatores

Signalons aussi certaines espèces indiquées comme possiblement éteintes, et dont la présence a depuis été confirmée. L'effort de prospection a ainsi permis de localiser les espèces indigènes suivantes : *Blysmus compressus*, *Bolboschoenus maritimus* subsp. *yagara*, *Carex appropinquata*, *Dactylorhiza viridis* (= *Coeloglossum viride*), *Deschampsia cespitosa* subsp. *media*, *Euphrasia officinalis*, *Galium saxatile*, *Linaria pelisseriana*, *Oenanthe fluviatilis*, *Oenanthe peucedanifolia*, *Triglochin palustre*...

Depuis la rédaction de l'Index synonymique du Tome II, plusieurs changements de noms ont été proposés, sur lesquels nous ne prendrons pas position pour l'instant. Nous en faisons une liste afin de compléter cet Index :

*Vincetoxicum hirundinaria* = *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers.

Séparation du genre *Petrosedum* Grulich : voir la synonymie indiquée pour *Sedum* sp. pl.

*Draba muralis* = *Drabella muralis* (L.) Fourr.

*Radiola linoïdes* = *Linum radiola* L.

*Althaea hirsuta* = *Malva setigera* Schimp. & Spenn.

*Parentucellia viscosa* = *Bellardia viscosa* (L.) Fisch. & C.A. Meyer

*Potentilla anserina* = *Argentina anserina* (L.) Rydb.

*Sanguisorba minor* = *Poterium sanguisorba* L.

*Mespilus germanica* = *Crataegus germanica* (L.) Kuntze

*Carum verticillatum* = *Trocdaris verticillatum* (L.) Rafinesque

*Avenula pubescens* = *Homalotrichon pubescens* (Hudson) Banfi & al.

*Avenula pratensis* = *Helictochloa pratensis* (L.) Romero Zarco

*Crypsis alopecuroides* = *Sporobolus alopecuroides* (Piller & Mitterp.) P.M. Peterson

*Listera ovata* = *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh.

*Potamogeton pectinatus* = *Stuckenia pectinata* (L.) Börner

Nous avons par ailleurs accepté les genres *Tuberaria*, *Dichoropetalum* et *Oloptum*... et la suppression des genres *Anagallis*, *Consolida*...

# Liste commentée des nombres de chromosomes somatiques des espèces franciliennes

# Ptéridophytes

Le débat entre les partisans de nombres de base ancestraux bas, et ceux qui admettent des nombres élevés est loin d'être clos. Chez les ptéridophytes actuels, les nombres de chromosomes très élevés ne semblent pas présenter d'indices de polyploïdie (en ne considérant que les nombres les plus bas dans chaque famille) ; la plupart des taxons semblent fonctionnellement diploïdes. Ainsi, dans la famille des Polypodiaceae prise au sens très large, les nombres de base sont compris entre 26 et 42 ! Des recherches complémentaires sont nécessaires pour confirmer, en particulier dans les autres groupes de fougères et plantes alliées, si une paléopolyploïdie pourrait expliquer ces nombres parfois impressionnants. Les défenseurs d'une paléopolyploïdie expliquent l'absence de multivalents par une régulation génétique obligeant à la formation de bivalents (voir les remarques sous *Adiantum*). Si l'on admet cette hypothèse hautement probable d'une paléopolyploïdie, et en se basant sur les genres ayant conservé un nombre assez bas, on peut alors estimer que le nombre ancestral devait se situer entre 9 et 17 chromosomes ; les nombres de base les plus fréquents chez les ptéridophytes actuels les plus archaïques sont  $x=11$  et  $x=13$ .

BADRE F. & DESCHATRES R., *Candollea* **34**(2) : 379-457, 1979 | BARKER M.S. & WOLF P.G., *BioScience* **60**(3) : 177-185, 2010 | BRITTON D.M., *Annals Missouri Bot. Gard.* **61**(2) : 310-317, 1974 | CHIARUGI A., *Caryologia* **13**(1) : 27-148, 1960 | CUBAS P., *Anales Jard. Bot. Madrid* **46**(2) : 519-531, 1989 | HAUFLE C.H. & SOLTIS D.E. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **83** : 4389-4393, 1986 | LÖVE A. & LÖVE D., in LÖVE A., *Taxon* **25**(4) : 485-487, 1976 | LOVIS J.D., *Advances Bot. Research* **4** : 229-415, 1977 | PICH I SERMOLLI R.E.G., *Webbia* **41**(2) : 305-314, 1987 | PICH I SERMOLLI R.E.G., *Anales Jard. Bot. Madrid* **46**(2) : 489-518, 1990 | PRELLI R., Les fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale. Ed. BELIN. 432 p., 2001 | QUEIROS M. & NOGUEIRA I., *Anales Jard. Bot. Madrid* **46**(2) : 563-569, 1990 | SMITH A.R. & al., *Taxon* **55**(3) : 705-731, 2006 | SORSA V., *Hereditas* **44** : 541-546, 1958 | SORSA V., *Hereditas* **47** : 480-488, 1961 | SORSA V., *Hereditas* **49** : 337-344, 1963.

## ASPLENIACEAE

On trouve dans la famille les nombres de base  $x'=39$ -38-36-35. Dans le genre *Hymenasplenium*, on observe une dysploïdie descendante de 39 à 36. Le genre *Asplenium* s'est créé sur cette base  $x'=36$ , avec une dysploïdie à  $x'=35$  pour de rares espèces. Le nombre  $x'=39$  serait donc ancestral pour la famille. Sur la base d'une paléopolyploïdie, ce nombre a pu dériver de  $x=13$ , et serait alors paléo-hexaploïde.

BELLEFRROID E. & al., *Annals Bot.* **106** : 157-171, 2010.

## *Asplenium*

Nombre de base  $x'=36$  pour toutes les espèces locales.

EMMOTT J.I., *New Phytol.* **63**(3) : 306-318, 1964 | MEYER D.E., *Berichte Deutschen Bot. Gesellschaft* **70**(1) : 57-66 et **71**(1) : 11-20, 1957 et 1958 | MEYER D.E., *Willdenowia* **2**(1) : 41-52, 1958 | SLEEP A., *Acta Botanica Malacitana* **8** : 11-46, 1983 | VIDA G., *Caryologia* **23**(4) : 525-547, 1970.

L'inclusion des genres *Ceterach* et *Phyllitis* se justifie pleinement par l'existence d'hybrides ; ainsi, *Ceterach* peut-il s'hybrider aussi bien avec la Scolopendre qu'avec la Rue-de-murailles. La seule espèce diploïde de la région est *A. scolopendrium* ( $2n=72$ ) ; le cytotype tétraploïde de cette espèce existe au Japon et dans l'ouest de l'Amérique du Nord. Trois espèces sont autotétraploïdes simples ( $2n=144$ ), avec de rares populations diploïdes confinées dans la région d'origine de l'espèce : *A. ceterach* (diploïdes de l'Italie à la Turquie et en Afrique du Nord), *A. ruta-muraria* (diploïdes présents dans le sud-est de la France) et *A. septentrionale* (diploïdes de la Turquie au Pakistan) ; ces cytotypes diploïdes devraient être conçus comme de simples variétés ! Des populations autohexaploïdes ( $2n=216$ ) existent également chez *A. ceterach* en région méditerranéenne (Sicile, Grèce, Chypre).

BOUHARMONT J., *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **42**(4), 375-383, 1972 | LOVIS J.D., *Nature* **203**(4942) : 324-325, 1964 | PINTER I. & al., *Organisms Diversity Evol.* **2** : 299-311, 2002 | TREWICK S.A. & al., *Molecular Ecology* **11** : 2003-2012, 2002.

Un point intéressant à soulever concerne *A. x murbeckii*, hybride qui se trouvait à proximité des rares *A. septentrionale* près de Nemours. Cet hybride avec *A. ruta-muraria* possède  $2n=144$  comme ses deux parents autotétraploïdes. Il contient donc un génome complet de chacun des parents et peut donc être considéré comme une espèce allotétraploïde !

Deux espèces sont allotétraploïdes ( $2n=144$ ), formées chacune à partir de deux « espèces » diploïdes présentes en France : *A. adiantum-nigrum* (combinant les génomes de *cuneifolium* très localisée sur serpentine + *onopteris* des bois rocaillieux et siliceux de région subméditerranéenne ; ces trois taxons devraient constituer trois sous-espèces !), et *A. foreziense* (associant les génomes de *fontanum* des rochers calcaires du Midi et de l'Est + *obovatum* subsp. *obovatum* des rochers siliceux littoraux du Sud-Est et du Finistère).

REICHSTEIN T. & al., *Candollea* **49**(1) : 281-328, 1994.

Une sous-espèce allotétraploïde ( $2n=144$ ) : *A. obovatum* subsp. *billotii* issue de l'association des génomes de deux taxons diploïdes très voisins à concevoir comme deux taxons infraspécifiques (variétés ou sous-espèces de *A. obovatum*) : le type, subsp. *obovatum*, et la subsp. *protobillotii* (Demiriz & al.) Herrero & al., la première sous-espèce étant présente en France sur les côtes méditerranéennes, la deuxième étant signalée en Espagne-Grèce-Turquie.

HERRERO A. & al., *American J. Bot.* **88**(11) : 2040-2050, 2001.

Reste le complexe de *A. trichomanes*, représenté dans la région par un seul taxon dénommé subsp. *quadrivalens* qui, comme son nom l'indique, est tétraploïde ( $2n=144$ ). Ce taxon semble dérivé par autopolyploïdie du type de l'espèce (à rechercher sur rochers siliceux !) ; à ce titre, il ne devrait constituer qu'une variété ! La systématique de ce complexe, très analytique, a donné lieu à la description de diverses sous-espèces de détermination très délicate, dont le niveau taxonomique nous paraît souvent surévalué. Les populations hexaploïdes semblent strictement localisées à la Nouvelle-Zélande.

BENNERT H.W. & FISCHER G., *Webbia* **48** : 743-760 ; 1993 | BOUHARMONT J., *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **38**, 103-114, 1968 | QUEIROS M. & ORMONDE J., *Anales Jard. Bot. Madrid* **46**(2) : 553-561, 1989.

## BLECHNACEAE

Les nombres de base varient chez *Blechnum* de 28 à 36, avec une fréquence, chez des espèces exotiques du genre, des nombres 28-32-33 formant peut-être une série dysploïde descendante à partir de  $x'=34$ .

### *Blechnum spicant*

Espèce diploïde basée sur  $x'=34$  ( $2n=68$ ).

## DENNSTAEDTIACEAE

Cette famille, peut-être centrale dans l'évolution des fougères, a subi une extraordinaire diversification du nombre de chromosomes (de 30 à 47), rendant très difficile l'estimation d'un nombre ancestral. L'ensemble des nombres pourrait dériver de  $x=16$ , apte à produire des diploïdes (groupe à  $x=30$  à 34) puis des triploïdes (groupe à  $x=42$  à 47). Le genre *Pteridium* aurait dérivé de cet ensemble par dysploïdie descendante.

MARRS R.H. & WATT A.S., *Journal of Ecology* **94** : 1272-1321, 2006 | THOMSON J.A., *Annals of Botany* **85** (Suppl. B) : 77-99 ; 2000 | THOMSON J.A., *Telopea* **10** : 793-803, 2004.

### *Pteridium aquilinum*

Espèce fonctionnellement diploïde, basée sur  $x'=52$  ( $2n=104$ ) ; certains auteurs ont cependant suggéré une origine polyploïde à partir de génomes à  $x=13$  (mais pas de diploïdes sur cette base dans la famille) ou plutôt  $x'=26$  chromosomes (nombre effectivement présent dans la famille ; certaines populations espagnoles).

## DRYOPTERIDACEAE

Le nombre de base est sans doute  $x'=41$ .

### *Dryopteris*

Nombre de base  $x'=41$ .

BRITTON D.M. & SOPER J.H., *Canad. J. Bot.* **44**(1) : 63-78, 1966 | BRITTON D.M. & JERMY A.C., *Canad. J. Bot.* **52** : 1923-1926, 1974 | FRASER-JENKINS C.R., *Boletim Soc. Brot., Sér. 2*, **55** : 175-336, 1982 | JUSLEN A. & al., *Taxon* **60**(5) : 1284-1294, 2011 | MANTON I. & WALKER S., *Annals Bot., N.S.*, **18**(3) : 377-383, 1954 | PIEKOS-MIRKOWA H., *Monographiae Botanicae* **59** : 1-75, 1979 | SESSA E.B. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **12**(104) : 24p., 2012 | SORSA V. & WIDEN C.-J., *Hereditas* **60** : 273-293, 1968 | STEIN D.B. & al., *American J. Bot.* **97**(6) : 998-1004, 2010 | WALKER S., *Watsonia* **3** : 193-209, 1955 | WALKER S., *American J. Bot.* **48**(7) : 607-614, 1961.

Aucune espèce de la région n'est diploïde ; la plupart sont considérées comme allotétraploïdes ( $2n=164$ ) ; contenant deux génomes dont l'origine mérite d'être confirmée : *D. carthusiana* (*intermedia* + *ludoviciana* ? ou *x*), *D. cristata* (*ludoviciana* ? + *x*), *D. dilatata* (*expansa* + *intermedia*), *D. filix-mas* (? *caucasica* du Proche-Orient + *oreades* des montagnes siliceuses). Cependant, des études génétiques récentes remettent en question certaines de ces hypothèses. *D. carthusiana* et *D. cristata* pourraient avoir un ancêtre commun (nommé « *x* » ci-dessus) encore méconnu. Des analyses génétiques et même morphologiques ont permis de dessiner le profil de cette espèce à laquelle des noms ont été attribués (comme *D. « semicristata »*). *D. dilatata* se comporterait plutôt comme une espèce autopolyploïde, et pourrait être directement dérivée de *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy (taxon qui devrait alors lui être subordonné) ; son polymorphisme pourrait résulter d'une origine polyphylétique. De même, le caractère allotétraploïde de *D. filix-mas* n'a pu être confirmé ; la parenté avec *D. caucasica* (A. Braun) Fraser-Jenkins & Corley reste hypothétique (cependant bien argumentée par BRITTON & JERMY, 1974) ; seule la proximité étroite entre cette espèce et *D. affinis* ou *D. oreades* Fomin est certaine (présence du génome de *D. oreades*). Reste *D. affinis*, espèce apogame présentant plusieurs cytotypes. La subsp. *borreri*, la seule confirmée dans la région, est un taxon triploïde ( $2n=123$ ). Il y a de fortes chances qu'elle contienne le génome complet de *D. filix-mas*, associé sans doute au génome de *D. wallichiana* (Sprengel) Hyl. qui caractérise le « groupe *affinis* ». Le terme apogame correspond à un nombre de chromosomes identique entre les spores et le sporophyte ; les spores se développent en prothalle qui ne fabrique que des anthéridies qui sont triploïdes chez la subsp. *borreri*. Comme pour tous les cas d'apomixie, ce mode de multiplication permet la différenciation de lignées, souvent décrites par les spécialistes comme autant d'espèces. D'où la multiplication de microtaxons dont la détermination reste impossible au non-spécialiste ; il est regrettable que ces études analytiques perturbent une

nomenclature qui devrait toujours garder un important recul. Nous refusons donc la pulvérisation proposée par certains comme FRASER-JENKINS. La présence de la subsp. *affinis*, taxon atlantique de plus en plus signalé en Île-de-France, mérite une vérification cytotaxonomique : cette sous-espèce se distingue nettement par son niveau diploïde ( $2n=82$ ), ce qui en ferait le seul taxon diploïde du genre. Ce taxon ne peut cependant se reproduire que par apogamie, car ses deux génomes ne sont pas homologues : taxon allotriploïde !

EKRT L. & al., *Preslia* **81** : 261-280, 2009 | FRASER-JENKINS C.R., *Willdenowia* **10**(1) : 107-115, 1980 | FRASER-JENKINS C.R., *Fern Gazette* **18**(1) : 1-26, 2007 | SCHNELLER J. & KRATTINGER K., *Plant Syst. Evol.* **286** : 1-6, 2010.

### *Polystichum*

Nombre de base  $x'=41$ .

KHULLAR S.P. & GUPTA S.C., *Plant Systematics Evol.* **129** : 269-275, 1978 | SALVO A.E. & al., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **59** : 113-165, 1986.

*P. setiferum* – Espèce diploïde ( $2n=82$ ), subatlantique.

*P. aculeatum* – Espèce allotétraploïde ( $2n=164$ ), formée à partir des deux autres espèces présentes en France : *lonchitis* + *setiferum*. A l'état juvénile, cette espèce ressemble à s'y méprendre à son parent *P. lonchitis* (L.) Roth, espèce montagnarde.

## EQUISETACEAE

En se basant sur l'hypothèse d'une paléopolyploïdie, il est possible que le nombre ancestral soit dérivé de  $x=9$  ; le nombre secondaire  $x'=108$  correspond alors à des plantes paléo-24x.

BENNERT W. & al., *Annals Bot.* **95** : 807-815, 2005 | SOLTIS D.E., *Amer. J. Bot.* **73**(6) : 908-913, 1986.

### *Equisetum*

Toutes les espèces sont diploïdes, basées sur  $x'=108$  ( $2n=216$ ). Malgré le nombre de chromosomes impressionnant, les prêles semblent fonctionnellement diploïdes. Des individus triploïdes ( $2n=324$  !) peuvent se former au sein des populations d'origine hybride, dans le sous-genre *Hippochaete* (uniquement *E. x moorei* pour la région).

## LYCOPODIACEAE

Les nombres de base de cette famille montrent une variabilité extrême ; le modèle semble excellent pour discuter des théories qui s'affrontent entre nombres ancestraux bas ou élevés, bien que cette famille n'ait aucun lien phylogénétique avec les fougères. Le nombre le plus bas est  $x=23$ . Or, si l'on confronte tous les nombres possibles dans la famille et que l'on

cherche un dénominateur commun, on trouve que tous peuvent dériver du nombre  $x=11$  ; ainsi le nombre  $2n=46$  serait hyper-tétraploïde... Même s'il ne s'agit que d'une hypothèse, l'ensemble de la famille aurait pu dériver de  $x=11$  par une série de branches polyploïdes et dysploïdes plus ou moins anciennes. Cependant, comme pour les prêles et fougères, les lycopodes basés sur  $x'=23$  à 39 sont fonctionnellement diploïdes ! Les méthodes actuelles ne permettent pas de trancher ces hypothèses ; cela fait trop longtemps qu'une diploïdisation a pu masquer l'éventuelle polyploïdisation : plus de 300 millions d'années !

HOLUB J., *Preslia, Praha* **47** : 97-110, 1975 | OLLGAARD B., *Opera Botanica* **92** : 153-178, 1987 | WAGNER F.S., *Annals Missouri Bot. Gard.* **79**(3) : 718-729, 1992 | SOLTIS D.E. & SOLTIS P.S., *American J. Bot.* **75**(2) : 238-247, 1988.

### *Huperzia selago*

Nombre de base du genre  $x=11(17)$  ou  $x'=33$ . Cette espèce appartient à un complexe représenté, dans le Monde entier, par de nombreux taxons difficiles à déterminer. Divers nombres ont été signalés chez *H. selago*, avec des pics de fréquence correspondant à des cytotypes  $6x-12x-24x-48x$ , les dodécaploïdes ( $2n=132$ ) paraissant les plus fréquents : possibilité de considérer un nombre secondaire  $x'=33$  (les populations à  $2n=132$  seraient alors tétraploïdes, celles à  $2n=264$  octoploïdes). La répartition de ces cytotypes ne semble pas connue en France.

### *Lycopodiella inundata*

Espèce dodécaploïde, basée sur  $x=13$  ( $2n=156$ ) ; nombre minimal de  $2n=78$  pour le genre : possibilité de considérer un nombre secondaire  $x'=39$  (*L. inundata* correspond alors à un taxon tétraploïde).

### *Lycopodium* (inclus *Diphasiastrum*)

Nombre de base variable suivant la conception du genre.

*L. clavatum* – Espèce basée sur  $x=17$  ou  $x'=34$ , présentant des cytotypes  $2x'-3x'-4x'$  : en général diploïde ( $2n=68$ , seul nombre signalé en Europe). Une remarquable étude menée au Japon montre les relations entre les trois cytotypes. Les individus tétraploïdes participent plutôt à une phase d'expansion après perturbation du milieu, alors que les diploïdes s'installent dans les milieux plus stables et fermés. Ces cytotypes se distinguent par la morphologie des rameaux fertiles. En dehors du Japon, le cytotype tétraploïde n'a été signalé que dans l'Himalaya.

TAKAMIYA M. & TANAKA R., *Bot. Magazine Tokyo* **95** : 419-434, 1982 | TAKAMIYA M., *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2*, **22** : 353-430, 1989 | TAKAMIYA M., *Bot. Magazine (Tokyo)* **105** : 573-588, 1992.

*L. tristachyum* – Espèce diploïde, basée sur un nombre secondaire  $x'=23$  ( $2n=46$ ).

## MARSILEACEAE

Le nombre de base originel de la famille serait  $x=10$  (observé chez *Marsilea* et certaines pilulaires). Chez *Marsilea* les nombres pourraient suivre une dysploïdie descendante à partir de  $x'=20$  (avec 19 pour le genre *Regnellidium*... puis 16 pour de nombreuses marsilées dont *M. quadrifolia* L.). À l'inverse, *Pilularia americana* A. Braun possède  $2n=20$  ; mais on dispose de trop peu de données pour expliquer le passage à  $x=13$ .

### *Pilularia globulifera*

Espèce diploïde, basée sur  $x=13$  ( $2n=26$ ).

## OPHIOGLOSSACEAE

Le nombre de base ancestral de la famille doit être  $x=15$ , maintenant disparu ; il a donné les nombres dérivés  $x'=45$  pour *Botrychium* et  $x'=30$  pour *Ophioglossum*. Les hauts polyploïdes que l'on trouve dans ces genres (jusqu'à plus de 1000 chromosomes chez *Ophioglossum* !) pourraient s'expliquer par une meilleure compétitivité, permettant une survie précaire de ces espèces souvent au bord de l'extinction.

### *Botrychium*

Nombre de base  $x'=45$ .

DAUPHIN B. & al., *American J. Bot.* **101**(1) : 128-140, 2014 | FARRAR D.R., Systematics of moonworts, *Iowa State Univ.*, 34 p., 2006 | HAUKE W.D. & HAUFLE C.H., *Amer. J. Bot.* **86**(5) : 614-633, 1999 | WAGNER W.H. & LORD L.P., *Bull. Torrey Bot. Club* **83**(4) : 261-280, 1956 | WAGNER F.S., *Contrib. Univ. Michigan Herb.* **19** : 83-92, 1993.

*B. lunaria* – Espèce diploïde ( $2n=90$ ).

*B. matricariifolium* – Espèce allotétraploïde ( $2n=180$ ), formée à partir de deux espèces dont une seule a été signalée en France : *B. lanceolatum* (Gmel.) Angstr. + forme archaïque de *B. pallidum* Wagner.

### *Ophioglossum*

Nombre de base  $x'=30$  (très rare)

KHANDELWAL S., *Bot. J. Linnean Soc.* **102**(3) : 205-217, 1990.

Beaucoup d'espèces ont  $n=60$ . Les nombres sont très variables pour une même espèce, mais se concentrent autour de 120-240-360-480 ( $4x'-8x'-12x'-16x'$ ). Suivant les auteurs, la valence chromosomique est appréciée différemment. L'existence de comptages à  $2n=60$  justifie la position ci-dessus. Certains, considérant le nombre  $2n=60$  comme accidentel adoptent le nombre le plus fréquent  $x'=60$ . Enfin, certains auteurs européens optent pour un nombre secondaire  $x'=120$  afin de simplifier la problématique locale.

*O. vulgatum* – Espèce présentant, dans le Monde, des cytotypes allant de  $8x'$  à  $34x'$  sur la base 30 ; mais presque toujours  $16x'$  en Europe : donc sans doute  $16x'$  en Île-de-France ( $2n=480$ ). Sur la base  $x'=120$ , cette plante est tétraploïde.

*O. azoricum* – Espèce en général  $24x'$  ( $2n=720$  ; atteignant  $32x'$  en Islande), sans doute formée à partir des deux autres espèces présentes en France : *lusitanicum* + *vulgatum*. En effet, si *O. lusitanicum* présente des cytotypes allant de  $8x'$  à  $24x'$ , le cytotype  $8x'$  semble le plus fréquent et s'est ajouté au cytotype  $16x'$  de *vulgatum*. Si l'on admettait, pour les espèces françaises, un nombre secondaire  $x'=120$ , *O. azoricum* correspond à un taxon allohexaploïde.

## OSMUNDACEAE

L'ensemble de la famille semble basé sur  $x'=22$ , nombre sans doute dérivé de  $x=11$  (plantes paléotétraploïdes).

### *Osmunda regalis*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=22$  ( $2n=44$ ).

## POLYPODIACEAE

Le nombre ancestral, sans doute paléopolyploïde, de la famille serait  $x'=37$ , avec dysploïdie à 36-35-33.

### *Polypodium*

Nombre de base  $x'=37$ . Le groupe de *P. vulgare* est d'une complexité extrême, surtout en Amérique du Nord ; il comprend au moins 7 « espèces » diploïdes, à partir desquelles se sont créées 6 « espèces » allotétraploïdes, et une « espèce » allohexaploïde (notre *P. interjectum*). Tous les hybrides existent dans la nature ; nous préfererions un traitement en sous-espèces, d'autant plus que la faible variabilité des frondes rend la détermination très délicate. Compte tenu du système en réseau, c'est l'ensemble des taxons du groupe qui constitue une espèce collective.

BADRE F. & PRELLI R., *Candollea* **33**(1) : 89-106, 1978 | HAUFLE C.H. & al., *Systematic Bot.* **20**(2) : 89-109, 1995 | MURRAY B.G., *Bot. J. Linnean Soc.* **90** : 209-216, 1985 | NARDI E. & TOMMEI A., *Webbia* **30**(2) : 219-256, 1976 | SHIVAS M.G., *J. Linnean Soc. London, Bot.*, **58**(370) : 13-38, 1961.

*P. cambricum* – Espèce diploïde ( $2n=74$ ), de répartition subméditerranéenne, en France.

*P. interjectum* – Espèce allohexaploïde ( $2n=222$ ), formée à partir des deux autres espèces présentes en France : *cambricum* + *vulgare*.

*P. vulgare* – Espèce allotétraploïde ( $2n=148$ ), qui serait formée à partir d'une espèce américaine, *P. glycyrrhiza* D.C. Eaton, associée à une espèce boréale, *P. sibiricum* Siplivinskij.

## PTERIDACEAE

Le nombre ancestral, sans doute paléopolyploïde, de la famille serait  $x'=30$ , dérivé de  $x=15$ , avec dysploïdie à  $x'=29$ . Des études récentes ont confirmé, chez l'espèce présente en France, une paléopolyploïdie datée à environ 180 millions d'années.

### *Adiantum capillus-veneris*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=30$  ( $2n=60$ ). Des traitements à la colchicine ont permis d'obtenir des individus autotétraploïdes, puis autotriploïdes. L'intérêt génétique de ces plantes polyploïdes réside dans la confirmation d'une régulation empêchant la formation de multivalents lors des divisions cellulaires : observation pouvant justifier une paléopolyploïdie chez la plupart des Ptéridophytes à nombre élevé de chromosomes.

BARKER M.S., *American Fern J.* **99** : 136-141, 2009 | VERMA S.C., *Cytologia* **43** : 515-523, 1978.

## SALVINIACEAE

EVARD C. & VAN HOVE C., *Syst. Geogr. Pl.* **74** : 301-318 | STERGIANOU K.K. & FOWLER K., *Plant Syst. Evol.* **173** : 223-239, 1990

### *Azolla filiculoides*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=22$  ( $2n=44$ ) ; de rares populations triploïdes ont été signalées en Amérique du Sud, sans doute issues de la fécondation par un gamète non réduit. Un cytotype aneuploïde à  $2n=40$  a aussi été signalé : à confirmer, mais sans doute erroné.

## THELYPTERIDACEAE

Les nombres de base varient de  $x'=31$  à  $x'=36$ . Le nombre le plus fréquent, et sans doute ancestral, est  $x'=36$ , avec dysploïdie à 35-34-31.

### *Oreopteris limbosperma*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=34$  ( $2n=68$ ).

### *Thelypteris palustris*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=35$  ( $2n=70$ ).

## WOODSIACEAE

La tendance est à la dislocation de cette famille :

ATHYRIACEES pour *Athyrium*,

CYSTOPTERIDACEES pour *Cystopteris* et

*Gymnocarpium*, et WOODSIACEES pour *Woodsia*.

### *Athyrium filix-femina*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=40$  ( $2n=80$ ). Exceptionnellement, des individus triploïdes résultent d'une fécondation sur des prothalles non réduits. Ces individus auto-triploïdes sont très difficiles à différencier des hybrides triploïdes apparaissant parfois au contact entre cette espèce et *A. distentifolium* Opiz.

SCHNELLER J.J., *Plant Syst. Evol.* **132** : 255-277, 1979 | SCHNELLER J.J. & RASBACH H., *Botanica Helvetica* **94** : 81-99, 1984.

### *Cystopteris fragilis*

Espèce basée sur  $x'=42$ , possédant divers cytotypes polyploïdes dont la répartition est encore méconnue :  $4x-6x-8x$  ( $2n=168-252-336$ ) ; les hybrides  $5x$  étant assez fréquents. Les populations octoploïdes sont les plus rares (en France, seulement Alpes ? ; sinon, cytotype surtout arctique). Le cytotype hexaploïde semble dominer, mais il faut être prudent car, en montagne, cette valence correspond souvent au taxon très proche *C. alpina* (Lam.) Desvaux (celui-ci peut-être allo-hexaploïde) ; le génome supplémentaire de ces taxons allo- $6x$  serait légèrement différent entre *C. alpina* et *C. fragilis* : étude à poursuivre. Sur l'ensemble de l'aire mondiale, on retrouve la coexistence des cytotypes  $4x$  et  $6x$  sur les mêmes stations. L'unique station d'Île-de-France reste en situation très précaire : valence inconnue, cependant plus vraisemblablement tétraploïde car les hexaploïdes semblent plutôt réfugiés en altitude. En Amérique du Nord, on trouve le cytotype tétraploïde de *C. fragilis* s.s. ; il a généré un autre complexe avec les taxons locaux. D'après ces auteurs américains, *C. fragilis*, plante allotétraploïde, combinerait les génomes de deux taxons diploïdes : « *C. reevesiana* Lellingner », taxon du Sud-Ouest des USA, et un taxon

virtuel nommé « *C. hemifragilis* », soit éteint, soit à rechercher parmi les diploïdes des autres continents.

BLASDELL F., *Memoirs Torrey Bot. Club* **21**(4) : 1-102, 1963 | ELVEN R., *Blyttia* **42** : 57-67, 1984 | GÄMPERLE E. & SCHNELLER J.J., *Flora* **197**(3) : 203-213, 2002 | HAUFLE C.H. & WINDHAM M.D., *American Fern J.* **81**(1) : 7-23, 1991 | KAWAKAMI S.M. & al., *Chromosome Bot.* **5** : 1-3, 2010 | VIDA G., *Acta Bot. Acad. Scientiarum Hungaricae* **20**(1-2) : 181-192, 1974 | VIDA G. & MOHAY J., *Acta Bot. Acad. Scientiarum Hungaricae* **26**(3-4) : 455-461, 1980.

### *Gymnocarpium*

Nombre de base  $x^*=40$ .

PELLINEN K. & al., *Ann. Bot. Fennici* **35** : 265-266, 1999 | PRYER K. & HAUFLE C.H., *Systematic Botany* **18**(1) : 150-172, 1993 | SARVELA J. & al., *Rhodora* **83** : 421-431, 1981.

Les deux espèces régionales sont tétraploïdes ( $2n=160$ ).

*G. dryopteris* est une espèce allotétraploïde formée à partir de deux « espèces » exotiques : *appalachianum* des Appalaches + *disjunctum* d'Extrême-Orient et O de l'Amérique du Nord (parent maternel) ; pour nous, ces trois taxons devraient être conçus au niveau de sous-espèces.

## Gymnospermes

Le nombre ancestral des Gymnospermes actuels serait  $x=12$ . Ce nombre, observé chez *Ginkgo*, reste valable pour l'ensemble des Conifères. Une dysploïdie fréquente à  $x=11$  existe, aussi bien chez les Conifères (Cupressacées) que chez les Cycadales ou les Gnétales (*Gnetum*). La polyploïdie est très rare chez les Gymnospermes. En dehors des Conifères, elle touche surtout le genre *Ephedra*, exceptionnel par son nombre de base  $x=7$ . Concernant les Conifères, le nombre de base  $x=12$  peut subir, comme chez les Cycadales et Gnétales, une dysploïdie descendante ( $x=11-10-9$ ), ou très rarement ascendante ( $x=13-14-22$ ). Ce dernier cas touche une seule espèce de *Pseudotsuga*, le Douglas, dont le nombre  $x=13$  s'explique par la scission d'un chromosome ; en effet, chez cette espèce, on trouve 11 chromosomes plus ou moins métacentriques classiques, et deux chromosomes télocentriques courts issus de la division du douzième chromosome des autres conifères. Ce phénomène est poussé beaucoup plus loin chez *Pseudolarix*, seul conifère à  $2n=44$  ; dans ce cas on trouve deux grands chromosomes métacentriques, accompagnés de 20 petits chromosomes correspondant à la scission de 10 chromosomes.

AHUJA M.R., *Silvae Genetica* **54**(2) : 59-69, 2005 | EL-KASSABY Y.A. & al., *Canadian J. Bot.* **61** : 536-544, 1983 | HART J.A., *J. Arnold Arboretum* **68**(3) : 269-307, 1987 | KHOSHOO T.N., *Evolution* **13**(1) : 24-39, 1959 | KHOSHOO T.N., *Silvae Genetica* **10**(1) : 1-9, 1961.

Jusqu'à une date récente, les auteurs doutaient qu'une duplication ait pu expliquer la diversification et la dominance temporaire des conifères. Il faut dire que les délais importants ont permis une diploïdisation et une suppression des séquences dupliquées rendant le phénomène difficilement détectable (voir aussi *Amborella*, à la base des Angiospermes). Cependant, des études récentes suggèrent une duplication, peut être scindée en deux événements indépendants ayant eu lieu vers 250 à 300 millions d'années : une duplication à la base des Cupressacées-Taxacées et une à la base des Pinacées. Ces données suggèrent donc un nombre de base originel de  $x=6-7$ .

LI Z. & al., *Science Advances* **1**(10) : e1501084, 2015.

## CUPRESSACEAE

Toutes les espèces de cette famille sont basées sur  $x=11$ , et la plupart sont diploïdes. Cependant, les genévriers présentent des  $3x$  et  $4x$ .

### *Juniperus communis*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

HALL M.T. & al., *Bot. Gazette* **140**(3) : 364-370, 1979.

ROMO A. & al., *Tree Genetics Genomes* **9** : 587-599, 2013.

## PINACEAE

Toutes les espèces de la région sont diploïdes, basées sur  $x=12$  ( $2n=24$ ), sauf *Pseudotsuga* qui est basé sur  $x=13$  ( $2n=26$ ) : voir l'explication ci-dessus.

BOGUNIC F. & al., *Plant Biology* **13**(1) : 194-200, 2011 | CESCA G. & PERUZZI L., *Caryologia* **55**(1) : 21-25, 2002 | DOERKSEN A.H. & CHING K.K., *Forest Science* **18**(1) : 66-69, 1972 | HIZUME M. & al., *Theoretical Applied Genetics* **105** : 491-497, 2002 | KRUTOVSKY K.V. & al., *Genetics* **168** : 447-461, 2004 | NAYDENOV K. & al., *Phyton (Horn, Austria)* **43**(1) : 9-28, 2003 | PRICE R.A., *J. Arnold Arboretum* **70**(2) : 247-305, 1989.

## TAXACEAE

### *Taxus baccata*

Espèce diploïde, basée sur  $x=12$  ( $2n=24$ ).

# Angiospermes - Dicotylédones

Toutes les plantes à fleurs connues semblent dériver d'un ancêtre commun paléopolyploïde ; cette duplication originelle a dû se produire après la divergence des Gymnospermes (vers environ 260 millions d'années), sans que l'on sache encore précisément à quelle distance de la souche des Angiospermes. La seule espèce de plantes à fleurs qui ne montre pas de traces de duplication est *Amborella trichopoda* qui a pourtant  $2n=26$  chromosomes, ce qui semble plutôt élevé (voir cependant les Gymnospermes ci-dessus).

KIM S. & al., *American J. Bot.* **91**(12) : 2102-2118, 2004.

Un autre phénomène comparable a généré, après double duplication, une plante hexaploïde, dès la fin du Jurassique. Cette paléopolyploïdie a été positionnée après la divergence des monocotylédones, et sans doute après celle des familles de dicotylédones archaïques (Papavéracées, Renonculacées...) : donc, juste avant la séparation entre les deux grands phylums Rosidées et Astéridées.

JIAO Y. & al., *Genome Biology* **13**(R3) : 14 p., 2012.

D'autres phases de paléopolyploïdie ont eu lieu ensuite. Presque tous les phylums en ont subi ; la diversification de la plupart des grandes familles succède le plus souvent à une duplication. Les trois grandes familles que sont les Composées, les Légumineuses et les Graminées présentent toutes une duplication près de leur souche. Beaucoup de ces phénomènes semblent avoir eu lieu près de la limite des ères secondaire et tertiaire. Comme si des conditions extrêmes (par exemple augmentation de la température et du taux de  $CO_2$  dans l'atmosphère) avaient nécessité une force évolutive pour assurer la survie, force apportée chez les allopolyploïdes par l'association et la complémentarité du potentiel génétique. En complément s'ajoute l'hypothèse que les conditions extrêmes peuvent augmenter la fréquence de gamètes non réduits, et ainsi favoriser l'apparition de polyploïdes.

La brutale disparition des espèces à la fin du crétacé (extinction totale estimée à plus de la moitié des espèces de plantes en Amérique du Nord, parallèlement aux dinosaures) a permis de dégager de grandes surfaces et de laisser libres de nombreuses niches écologiques. Au début du Paléogène, la vie est dominée par des détritivores ; pour les plantes, on observe une phase de colonisation par les Ptéridophytes qui ont ainsi retrouvé une courte période de domination (depuis le carbonifère). Mais progressivement se sont installés les Gymnospermes puis les Angiospermes. Grâce au phénomène d'allopolyploïdie, dynamisé par la variété des milieux où la compétition restait faible, la plupart des grandes familles botaniques qui font la biodiversité actuelle ont vu le jour, ou ont bénéficié d'une radiation évolutive spectaculaire. Finalement, à une situation critique responsable d'un drame écologique et de l'élimination de milliers d'espèces trop bien adaptées, a fait suite une période exceptionnelle de construction d'une biodiversité nouvelle : un vrai feu d'artifice et son bouquet final de fleurs multicolores.

BOWERS J.E. & al., *Nature* **422** : 433-438, 2003 | CUI L. & al., *Genome Research* **16** : 738-749, 2006 | DE BODT S. & al., *TRENDS Ecol. Evol.* **20**(11) : 591-597, 2005 | FAWCETT & al., *PNAS* **106**(14) : 5737-5742, 2009 | SCHLUETER J.A. & al., *Genome* **47** : 868-876, 2004 | SOLTIS D.E. & al., *American J. Bot.* **96**(1) : 336-348, 2009 | VAN DE PEER Y. & al., *Trends Plant Science* **14**(12) : 680-688, 2009.

## ADOXACEAE

BENKO-ISEPPON A.M. & MORAWETZ W., *Botanica Acta* **106** : 183-191, 1993 | ERIKSSON T. & DONOGHUE M.J., *Systematic Botany* **22**(3) : 555-573, 1997.

La phylogénie des genres suivants montre que les viornes ont une position basale, avec un nombre de base  $x=9$ . L'ensemble des deux autres genres (*Adoxa* puis *Sambucus*) a comme caractère commun une paléopolyploidie pour l'instant non expliquée : toutes les espèces sont basées sur un nombre dérivé  $x'=18$ .

### *Adoxa moschatellina*

Espèce basée sur  $x'=18$ , paléo-tétraploïde sur l'essentiel de son aire ( $2n=36$ ). Les populations  $5x$  et  $6x$  ( $=3x'$ ) sont localisées au Japon et au S de l'Italie. Les populations polyploïdes italiennes ont été décrites comme sous-espèce *cescae* Peruzzi & N.G. Passal., mais représentent un simple écotype stérile qui investit dans la multiplication végétative : à rapprocher du comportement de *Ficaria verna*.

CESCA G., *Giornale Bot. Ital.* **115** : 389, 1981 | CZAPIK R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **19**(1) : 1-13, 1976 | GREILHUBER J., *Pl. Syst. Evol.* **131** : 243-259, 1979 | PERUZZI L. & PASSALACQUA N.G., *Nordic J. Bot.* **24** : 249-256, 2006.

### *Sambucus*

En France, les trois espèces sont paléo-tétraploïdes ( $2n=36$ ), mais, comme pour *Adoxa*, peuvent être considérées comme diploïdes sur la base du nombre dérivé  $x'=18$ . À l'échelle mondiale, *S. nigra* présente des populations aneuploïdes en Amérique du Nord ( $2n=38$  pour la subsp. *cerulea* (Raf.) Bolli = *S. cerulea* Raf.), et polyploïdes en Amérique du Sud ( $2n=72$  pour la sous-espèce *peruviana* (Kunth) Bolli). De même, *S. racemosa* présente des races aneuploïdes ( $2n=38$ ) fréquentes en Extrême-Orient et en Amérique du Nord ; ce nombre aneuploïde a été signalé jusqu'en Europe de l'Est (Bulgarie, Tchécoslovaquie). L'aneuploidie pourrait résulter de la division d'un chromosome métacentrique ; la petite paire qui en résulte a parfois été interprétée comme deux chromosomes B.

BOLLIR., *Dissertationes Botanicae* **223** : 227 p. (29 planches), 1994 | CESHMEDZIEV I.V., *Fitologija* **23** : 30-44, 1983 | OURECKY D.K., *American J. Bot.* **57**(3) : 239-244, 1970.

### *Viburnum*

Les deux espèces sont diploïdes, basées sur  $x=9$  ( $2n=18$ ). Ce genre présente une majorité d'espèces diploïdes basées sur  $x=9$ . Cependant EGOLF (1962) considère les espèces basées sur  $x=8$  comme plus

primitives. Le nombre de base des autres genres de la famille suggère plutôt un nombre  $x=9$  comme ancestral, d'autant plus qu'une dysploïdie descendante vers  $x=8$  reste plus probable. Les travaux de phylogénie moléculaire confortent l'hypothèse d'un nombre  $x=8$  dérivé.

EGOLF D.R., *J. Arnold Arboretum* **43** : 132-172, 1962.

## AMARANTHACEAE

Le nombre  $x=9$  que l'on trouve à la fois chez les chénopodes et les polycnèmes pourrait être le nombre de base de la famille (le genre *Polycnemonum* est situé à la base de la sous-famille des Amarantoïdées). Mais il pourrait être dérivé de  $x=8$ , considéré comme ancestral dans l'ordre des Caryophyllales.

QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana* **49** : 121-142, 1975 | LOMONOSOVA M., in MARHOLD K. *Taxon* **61**(4) : 898/E32-E34, 2012 | TURNER B.L., in BEHNKE H.-D. & MABRY T.J., *Caryophyllales*, Chap. **2** : 27-43, 1994.

### *Amaranthus*

Nombre de base  $x'=17$  ou  $x'=16$  (rarement 14). Le nombre  $x'=17$  peut s'expliquer de trois façons :

-soit issu d'une dysploïdie à partir de  $x'=18$  : les amarantes seraient donc au départ hypo-tétraploïdes. La dysploïdie descendante conduit ensuite à  $x'=16$ .  
-soit, d'après PAL & al. (1982), issu d'une trisomie à partir de  $x'=16$  (aneuploidie ascendante)  
-soit par une allopolyploidie à partir de deux ancêtres à nombre différent :  $8+9$ .

GRANT W.F., *Canadian J. Genet. Cytology* **1** : 313-328, 1959 | GREIZERSTEIN E.J. & POGGIO L., *Cytologia* **59**(1) : 25-30, 1994 | GREIZERSTEIN E.J. & al., *Cytologia* **62**(2) : 115-120, 1997 | IAMONICO D., *Phytotaxa* **199**(1) : 1-84, 2015 | MADHUSOODANAN K.J. & NAZEER M.A., *Cytologia* **48** : 237-244, 1983 | QUEIROS M., *Lazaroo* **11** : 9-17, 1989 | SAMMOUR R.H. & al., *Biochemistry* **8**(4) : 129-137, 2014 | SONG B.-H. & al., *Acta Phytotaxonomica Sinica* **40**(5) : 428-432, 2002.

Espèces diploïdes : avec  $x'=17$  ( $2n=34$ ) *A. blitum*, *A. deflexus*, *A. retroflexus*, ou  $x'=16$  ( $2n=32$ ) *A. albus* et *A. blitoides*.

*A. graecizans* – Cette espèce présente deux cytotypes diploïdes, basés sur  $x'=16$  et  $x'=17$ . Il semblerait que le type de l'espèce, plutôt tropical, corresponde à  $x'=17$ . La subsp. *sylvestris*, archéophyte provenant de la région méditerranéenne, aurait par contre le nombre de base  $x'=16$  ( $2n=32$ ).

PAL M., *Current Science* **41**(7) : 262-263, 1972.

*A. hybridus* s.l. présente les deux cytotypes diploïdes. Les mentions sont souvent discordantes à cause des problèmes de détermination et de nomenclature. Suivant les auteurs, ce groupe comprend de une à une dizaine d'espèces (toutes d'origine américaine). Nous sommes bien sûr favorable à une position taxonomique synthétique ; en particulier, parmi ces taxons, trois sont strictement cultivés en régions tropicales, d'abord pour leur richesse culinaire,

ensuite comme plantes ornementales (« *caudatus* » - « *cruentus* » - « *hypochondriacus* »), et doivent impérativement être rattachés à leurs taxons originels ! Le souhait de ne concevoir qu'une espèce biologique collective se heurte à la manie analytique des spécialistes, pourtant très disparates quant aux conclusions de leurs expérimentations. Parmi les désaccords, se trouve la bagarre pour l'interprétation des types de LINNE (comme à son habitude, LINNE a d'abord décrit les plantes cultivées) : le résultat de cette joute détermine pourtant toute la nomenclature des taxons (ainsi le nom « *hybridus* » est-il employé dans des sens différents suivant les auteurs, même au sens le plus strict). Une mise au point sur les types se trouve dans la révision de SAUER (1967), mais la clé de détermination proposée par cet auteur ne correspond pas à la conception d'autres botanistes plus récents. De toute façon, tous ces taxons présentent fondamentalement  $2n=32$ . Les mentions à  $2n=34$  correspondent sans doute à des populations tétrasomiques (d'après PAL & al., 1982, confirmé par GREIZERSTEIN & POGGIO, 1992) : la présence d'un trivalent à la méiose d'un hybride entre un taxon à  $n=16$  et un taxon à  $n=17$  montre que dans la formule  $2n=34$  deux paires semblent homologues. Dans la littérature, la plupart des « espèces » du « groupe *hybridus* » paraissent touchées par ce phénomène, certaines sans doute plus que d'autres. Les plantes adventices en Île-de-France correspondent à un ensemble « *bouchonii* » + « *powellii* ». Si l'on veut grouper ces taxons sous un même nom infraspécifique, et selon la typification actuellement adoptée, il faudrait les placer dans *A. hybridus* subsp. *hypochondriacus* (L.) Thellung ; au sens strict, ce nom correspond aux cultivars créés à partir du taxon sauvage mauvaise herbe. Pour des raisons pratiques, certains peuvent souhaiter s'affranchir des cultivars en utilisant une combinaison adaptée aux populations sauvages ; il faudrait alors utiliser le nom *A. hybridus* subsp. *powellii* (S. Watson) Karlsson.

COSTEA M. & al., *Sida* **19**(4) : 931-974, 2001 | GREIZERSTEIN E.J. & POGGIO L., *Darwiniana* **31**(1-4) : 159-165, 1992 | PAL M. & al., *The J. Heredity* **73** : 353-356, 1982 | SAUER J.D., *Annals Missouri Bot. Garden* **54**(2) : 103-137, 1967.

### *Atriplex*

Nombre de base  $x=9$ .

JONES E.M., *Watsonia* **10** : 233-251, 1975 | Van der MEIJDEN R., *Blumea* **18**(1) : 53-63, 1970.

*A. prostrata* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ) ; ce nombre est partagé par tous les taxons voisins. Les mentions de nombres polyploïdes sont sans doute toutes la conséquence d'erreurs de détermination ou de phénomènes d'endopolyploïdie (fréquents dans ce groupe : cellules  $4x$  ou  $8x$  dans les racines d'individus diploïdes). Cette espèce appartient à un complexe d'écotypes, abusivement éclaté par les botanistes scandinaves, malgré une interfertilité évidente.

GUSTAFSSON M., *Botaniska Notiser* **126** : 345-392, 1973.

*A. patula* – Espèce allotétraploïde ( $2n=36$ ), sans doute formée à partir des espèces diploïdes *A. littoralis* L. + *prostrata*. Là aussi, l'endopolyploïdie fait apparaître des cellules à  $2n=72$  au niveau du périlème. Des populations diploïdes ont été signalées par des auteurs a priori fiables ; en Suède d'une part, dans le S de l'Espagne d'autre part. Nous n'avons pas osé éliminer ces données cependant douteuses : détermination à confirmer !

JUAN R. & PASTOR J., *Lagasalia* **16**(1) : 3-14, 1990.

### *Bassia scoparia*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

### *Beta vulgaris*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ) ; les cultivars peuvent être tétraploïdes ou souvent triploïdes (hybrides entre  $2x$  et  $4x$ ). Les betteraves sauvages trouvées en Île-de-France (individus annuels naturalisés dans les parcelles) résultent sans doute d'hybridations, dans les régions de production de semences (Aquitaine), entre les cultivars et des betteraves rudérales.

VIARD F. & al., *Molecular Ecology* **13** : 1357-1364, 2004.

### *Chenopodium*

Nombre de base  $x=9$ .

BASSETT I.J. & CROMPTON C.W., *Canad. J. Bot.* **60** : 586-610, 1982 | COLE M.J., *Watsonia* **5**(2-3) : 47-58 et 117-122, 1961-1962 | FUENTES-BAZAN S. & al., *Willdenowia* **42** : 5-24, 2012 | KOLANO B. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **170** : 220-231, 2012 | MANDAK B. & al., *Flora* **207** : 530-540, 2012 | RAHIMINEJAD M.R. & GORNALL R.J., *Plant Syst. Evol.* **246** : 77-87, 2004 | RAHIMINEJAD M.R., in MARHOLD K. *Taxon* **55**(2) : 444-445/E3-E5, 2006 | UOTILA P., *Annales Bot. Fennici* **10** : 337-340, 1973.

Le genre *Chenopodium* étant, dans l'amplitude que nous avons adoptée pour la Flore d'Île-de-France, paraphylétique, certains auteurs ont proposé un éclatement. L'acceptation d'un genre *Blitum* semble nécessaire si l'on maintient le genre *Spinacia* (épinards). Sinon, la seule option synthétique oblige à inclure le genre *Atriplex* (arroches) dans le genre *Chenopodium* ! Mais le maintien d'un genre paraphylétique est-il si gênant ? Nous gardons pour l'instant le genre au sens large. La plupart des espèces sont diploïdes ( $2n=18$ ) : *C. ficifolium*, *C. foliosum* (= *Blitum virgatum*), *C. glaucum*, *C. hybridum*, *C. murale*, *C. polyspermum* et *C. vulvaria*. De rares comptages tétraploïdes, sans doute accidentels (endopolyploïdie au niveau des méristèmes radiculaires, fréquente par exemple chez *C. ficifolium*), ont été signalés chez *C. ficifolium*, *C. glaucum* et *C. murale*.

*C. album* – Nous avons limité cette espèce aux cytotypes allohexaploïdes ( $2n=54$ ), comprenant la sous-espèce *opulifolium*. Parmi les parents potentiels se trouvent l'espèce diploïde *C. suecicum* J. Murr ( $2n=18$ ), plante septentrionale dont la présence en France n'est pas certifiée, et le taxon tétraploïde *C.*

*strictum* Roth (2n=36), à rechercher dans la région. Cependant, même s'il est vraisemblable que *C. album* se soit formé par l'association des génomes d'un taxon diploïde avec un taxon tétraploïde, les parents ne sont pas encore certifiés.

*C. bonus-henricus* (= *Blitum bonus-henricus*) – Espèce tétraploïde (2n= 36).

GROZEVA N. & CVETANOVA Y., *Trakia J. Sciences* **9**(3) : 1-7, 2011.

*C. rubrum* – Espèce sans doute toujours tétraploïde (2n=36) ; allopolyploïde dont l'un des parents est certainement *C. chenopodioides* (L.) Aellen (l'autre pouvant être *C. urbicum* ?). Divers comptages diploïdes ont été attribués à cette espèce en Europe centrale et en Russie ; cependant, les grandes difficultés de détermination par rapport à *C. chenopodioides* incitent à vérifier toutes ces populations ; elles pourraient représenter un autre parent originel, mais rien n'est moins sûr pour l'instant.

JAUZEIN P., *Monde des Plantes* **448** : 1-5, 1993.

### *Corispermum*

Espèce diploïde basée sur x=9 (2n=18).

REKOWSKA M. & NOWAKOWSKI S., *Acta Bot. Cassub.* **10** : 147-151, 2011.

### *Dysphania*

Nombre de base x=9 et dysploïde x=8 (*D. ambrosioides*).

GROZEVA N. & CVETANOVA Y., *Acta Bot. Croat.* **72**(1) : 49-69, 2013.

*D. ambrosioides* – Espèce basée sur x=8, présentant plusieurs cytotypes : 2x-4x-6x-8x (2n=16 à 64). Cependant divers comptages octoploïdes pourraient tout simplement correspondre à de l'endopolyploïdie (PALOMINO & al., 1990). Il faudrait aussi vérifier les corrélations entre nombre de chromosomes et taxons infraspécifiques ; les auteurs admettent entre une seule et une dizaine d'espèces dans ce complexe. Ainsi le taxon « *anthelmintica* », souvent accepté comme espèce (Flora of North America), a-t-il un nombre variable sans doute lié aux erreurs de détermination, mais est-il rapporté à la valence diploïde par KOLANO & al. (2012 ; à vérifier). Les échantillons certifiés et la plupart des populations naturalisées dans le Monde sont tétraploïdes (2n=32).

PALOMINO G. & al., *The Southwestern Naturalist* **35**(3) : 351-353, 1990.

*D. pumilio* – Espèce diploïde, basée sur x=9 (2n=18).

GROZEVA N., *Phytologia Balcanica* **13**(3) : 331-334, 2007.

### *Polycnemum*

Nombre de base x=9.

TOMSOVIC P. & KRAHULOVA A., *Folia Geobot. Phytotax., Praha* **26** : 341-347, 1991.

*P. arvense* – Espèce diploïde (2n=18).

*P. majus* – Espèce allohexaploïde (2n=54) : polyploïdie d'origine inconnue (sans doute au moins un génome de *P. arvense*).

## APOCYNACEAE

Le nombre de chromosomes est assez stable chez les « Asclépiadacées » (sous-famille des Asclépiadoïdées), avec un nombre de base en général de x=11 (*Asclepias* et *Cynanchum/Vincetoxicum*). Ce nombre étant aussi le nombre de base de la sous-famille plus archaïque des Périplocoïdées, il représente sans doute le nombre ancestral de toute la sous-famille. Les pervenches appartiennent à un groupe plus ancestral des Apocynacées, la sous-famille des Rauvolfoïdées, elle aussi basée sur x=11 qui est donc le nombre originel de toute la famille. Une dysploïdie descendante a ensuite conduit à 10-9-8 dans plusieurs groupes indépendants de la famille.

ALBERS F. & MEVE U., *Annals Missouri Bot. Garden* **88**(4) : 624-656 | DONADILLE P., *Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot.* **16** : 17-41, 1965 | NOORI-DALOOI M.R. & al., *J. Sci. I. R. Iran* **7**(3) : 144-149, 1996 | OBERMAYER R. & GREILHUBER J., *Pl. Syst. Evol.* **256** : 201-208, 2006 | Van der LAAN F.M. & ARENDS J.C., *Genetica* **68**(1) : 3-35, 1985.

### *Asclepias syriaca*

Espèce diploïde, basée donc sur x=11 (2n=22).

### *Vinca minor*

Espèce diploïde, basée sur x'=23 (2n=46). Sur cette base, la Grande Pervenche (*V. major* L.) est en général tétraploïde (2n=92). L'origine du nombre x'=23 n'est pas expliquée. On retrouve le nombre de base x=11 dans des genres voisins de *Vinca* ; x'=23 correspondrait alors à un taxon hyper-tétraploïde (n=11x2+1). Cependant, la Pervenche de Madagascar (*Catharanthus roseus* (L.) D. Don = *V. rosea* L.) possède 2n=16, avec donc un nombre de base x=8 ; cette dysploïdie descendante s'est répétée dans plusieurs groupes, en particulier chez certains genres considérés comme évolués car herbacés (genre *Apocynum*...). Proche du genre *Catharanthus*, *V. minor* pourrait alors correspondre à un taxon hypohexaploïde (n=8x3-1). Tout dépend du moment où la dysploïdie a eu lieu.

### *Vincetoxicum hirundinaria*

(= *Cynanchum vincetoxicum*)

Espèce diploïde, basée sur x=11 (2n=22), dont la forte variabilité en France ne mérite pas d'être formalisée en sous-espèces. De rares individus tétraploïdes ont été signalés (Alsace), sans doute accidentels.

## AQUIFOLIACEAE

Le nombre  $x=20$  étant partagé par les genres *Ilex* et *Nemopanthus* Raf., il caractérise toute la famille. Dans le phylum des Célastrales comprenant les Aquifoliacées, les nombres de base varient de  $x=12$  (Icacinacées) à  $x=20$ .

### *Ilex*

Nombre de base  $x=20$  (-18). Le genre *Ilex* présente un nombre de base de  $x=20$ , parfois réduit à  $x=18$  chez quelques espèces américaines ou himalayennes. Presque toutes les espèces de ce genre sont diploïdes ; de rares espèces  $4x$  ou  $6x$  en Amérique ou Asie.

*I. aquifolium* – Espèce diploïde, basée sur  $x=20$  ( $2n=40$ ).

RENDELL S. & ENNOS A., *Molecular Ecology* **12** : 2681-2688, 2003 | SELBACH-SCHNADELBACH A. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **159** : 182-193, 2009.

## ARALIACEAE

Nombre de base pour la famille, sans doute  $x=12$ . Ce nombre semble commun à toutes les familles voisines : Pittosporacées, Myodocarpacees et sans doute Umbellifères. On retrouve ce nombre  $x=12$  chez le genre archaïque *Toricellia* DC., mais il s'agirait d'une évolution parallèle. Des travaux récents sur la duplication des gènes montrent qu'un doublement du génome aurait pu se produire à la base du groupe de quatre familles Pittosporacées-Araliacées-Myodocarpacees-Umbellifères : donc à partir d'ancêtres à  $x=6$  à la base de l'ordre des Apiales. Ces mêmes ancêtres auraient donné indépendamment  $2n=12$  des Toricelliacées, et  $2n=18$  des Griséliaciées.

NICOLAS A.N., Thèse (Virginia University) : 237 p., 2009 | YI T. & al., *Taxon* **53**(4) : 987-1005, 2004.

### *Hedera helix*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=24$  ( $2n=48$  ; le nombre de base du genre *Hedera*,  $x'=24$  est paléopolyploïde). Les autres espèces peuvent atteindre  $2n=192$ . Dans l'ouest de la France, des populations naturelles de *H. hibernica* (G. Kirchner) D.C. Bean sont signalées ; il s'agit d'un taxon tétraploïde ( $2n=96$ ) de répartition atlantique. *H. helix* représente au moins le parent maternel de *H. hibernica* ; parent mâle à déterminer pour confirmer le statut d'espèce. Les poils étoilés sessiles de *H. hibernica* semblent intermédiaires entre les poils pédicellés de *H. helix* et les poils écaillés et peltés de divers autres lierres ; l'autre parent de *H. hibernica* serait à rechercher parmi les taxons diploïdes à poils écaillés : proche par exemple de *H. maroccana* McAllister. La limite d'aire avec *H. helix* devrait être précisée ; en Île-de-France la détection de *H. hibernica* (à rechercher) pourrait être obscurcie par les cultivars.

ACKERFIELD J. & WEN J., *Int. J. Plant Sciences* **164**(4) : 593-602, 2003 | GREEN A.F. & al., *Systematic Botany* **36**(4) : 1114-

1127, 2011 | Mc ALLISTER H.A. & RUTHERFORD A., *Watsonia* **18** : 7-15, 1990 | OBERMAYER R. & GREILHUBER J., *Caryologia* **53**(1) : 1-4, 2000 | VALCARCEL V. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **27** : 1-20, 2003 | VALCARCEL V. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **17**(146) : 14 p., 2017 | VALCARCEL V. & VARGAS P., *Plant Systematics Evol.* **299** : 447-458, 2013 | VARGAS P. & al., *Plant Syst. Evol.* **219** : 165-179, 1999.

### *Hydrocotyle*

Nombre de base  $x=12$ . Les nombres de chromosomes de ce genre sont très variables, mais on peut accepter comme série polyploïde fondamentale les nombres basés sur 12 (certaines espèces sont diploïdes comme *H. sibthorpioides* Lam.) ; ce nombre de base est ainsi le même que pour *Hedera* !

*H. ranunculoïdes* – Espèce chez laquelle deux cytotypes sont signalés : diploïde ( $2n=24$ ) et plus souvent tétraploïde ( $2n=48$ ). Cependant, il faudrait vérifier si les mentions au niveau diploïde ne correspondent pas à des confusions avec des taxons voisins parfois inclus dans cette espèce ; ainsi, en Asie, ces comptages peuvent appartenir à *H. sibthorpioides*. Les rares comptages sur des populations naturalisées conduisent toujours au niveau tétraploïde.

*H. vulgaris* – Espèce en général octoploïde ( $2n=96$ ).

## ARISTOLOCHIACEAE

Le nombre de base ancestral de la famille pourrait être  $x=13$ , nombre partagé par *Saruma*, *Asarum* et *Thottea* (voir à *Asarum* ci-dessous), genres moins spécialisés que celui des aristoloches.

BERJANO R. & al., *Plant Syst. Evol.* **280** : 219-227 ; 2009 | NARDI E., *Webbia* **38** : 221-300, 1984 | NARDI E., *Webbia* **45**(1) : 31-69, 1991 | OHI-TOMA T. & al., *Systematic Bot.* **31**(3) : 481-492, 2006 | WANKE S., Thèse (Techn. Univ. Dresden) : 158 p., 2006.

### *Aristolochia clematidis*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ). Le genre présente des nombres de base très variables, allant de 3 à 8. Une hypothèse vraisemblable serait un nombre originel de  $x=8$  (nombre partagé avec les Isotrématinées = sous-genre *Siphisia*), avec ensuite une dispoloïdie descendante jusqu'à 3.

### *Asarum europaeum*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=13$  ( $2n=26$ ) ; nous n'avons pas admis les sous-espèces conçues par certains auteurs.

KELLY L.M., *Amer. J. Bot.* **84**(12) : 1752-1765, 1997 | KELLY L.M., *Amer. J. Bot.* **85**(10) : 1454-1467, 1998 | KELLY L.M., *Systematic Bot.* **26**(1) : 17-53, 2001 | KUKKONEN I. & UOTILA P., *Ann. Bot. Fennici* **14** : 131-142, 1977 | MALECKA J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **2** : 113-121, 1959.

Le nombre ancestral du genre pourrait être  $x'=13$  (d'après KELLY). Même si l'origine polyploïde n'est pas prouvée, elle est très vraisemblable étant donné la fréquence du nombre  $x=7$  dans la famille, et l'existence d'espèces d'*Asarum* à  $x=6$  (section *Geotaenium*) ! Étonnamment, les genres asiatiques *Saruma* Oliv. et *Thottea* Rottb. possèdent le même nombre que *Asarum*, suggérant une paléopolyploïdie très ancienne (ou polyphylétique).

## BALSAMINACEAE

A part un petit genre monospécifique ancestral, la famille est réduite au grand genre *Impatiens*.

### *Impatiens*

Nombre de base très variable (le plus souvent 6,7,8,9,10), le nombre ancestral étant sans doute  $x=10$ , avec dysploïdie descendante (atteignant, en Inde,  $x=3$  !). On observe dans ce genre de nombreux cas de dysploïdie et d'aneuploïdie, expliquant les divers cytotypes infraspécifiques.

CHINNAPPA C.C. & GILL L.S., *Canad. J. Bot.* **52** : 2637-2639, 1974 | JONES K. & SMITH J.B., *Kew Bull.* **20** : 63-72, 1966 | SONG Y. & al., *Caryologia* **56**(4) : 463-481 ; 2003 | YUAN Y.-M. & al., *Taxon* **53**(2) : 391-403, 2004 | ZINOV'YEV-STAHEVITCH A.E. & GRANT W.F., *Canad. J. Bot.* **62** : 2630-2635, 1984.

*I. balfourii* – Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

*I. capensis* – Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

DAY P.D. & al., *The J. Torrey Bot. Soc.* **139**(1) : 26-33, 2012.

*I. glandulifera* – Espèce diploïde, originaire de l'Himalaya, basée sur  $x=9$  ou  $10$  ( $2n=18-20$ ) : le cytotype à  $x=9$  étant sans doute dérivé. Les populations naturalisées en Amérique du Nord auraient  $2n=20$  (à confirmer) ; par contre le cytotype à  $2n=18$  semble généralisé en Europe, jusqu'au Kazakhstan.

*I. noli-tangere* – Espèce en général diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ) ; les populations tétraploïdes n'ont pour l'instant été signalées qu'en Pologne (à vérifier : endopolyploïdie ?).

*I. parviflora* – Espèce diploïde, basée sur  $x'=13$  ( $2n=26$ ).

Ce nombre a été confirmé pour les populations naturalisées en Amérique du Nord (plante originaire du nord-est de l'Eurasie) ; il correspond sans doute à une valence hypotétraploïde basée sur  $x=7$ . D'autres cytotypes ont été signalés (à confirmer, car douteux !) :  $x=10$  (Sibérie orientale) et  $12$  ?

## BERBERIDACEAE

Cette famille comprend plusieurs phylums corrélés au nombre de chromosomes. La théorie la plus simple place le genre *Nandina* Thunb. à la base avec  $x=10$  ; ce nombre correspond aussi au genre *Glaucidium* Siebold & Zucc., proche des Renonculacées. Ensuite, on peut imaginer une dysploïdie descendante :  $x=8-7-6$ . Le genre *Berberis* correspond à un groupe défini par le caractère ligneux dérivé (le genre *Ranzania* Ito fait transition), ainsi que par une paléopolyploïdie avec  $x'=14$ .

KIM Y.-D. & JANSEN R.K., *American J. Bot.* **85**(12) : 1766-1778, 1998 | KIM Y.-D. & al., *Biochemical Systematics Ecol.* **32** : 291-301, 2004 | LEVAN A., *Hereditas* **30**(3) : 401-404, 1944 | WANG W. & al., *Systematic Bot.* **32**(4) : 731-742, 2007.

### *Berberis*

Les deux espèces sont diploïdes, basées sur  $x'=14$  ( $2n=28$ ).

Ce nombre est ancestral, sans doute paléopolyploïde, dérivé de  $x=7$  ; mais dans ce genre, les diploïdes basés sur  $x=7$  n'existent pas ; presque toutes les espèces possèdent  $2n=28$ , rarement  $2n=56$ .

## BETULACEAE

Le nombre de base originel est difficile à déterminer. En effet, les genres *Alnus* et *Betula* représentent un phylum à nombre de base élevé ( $x'=14$ ) : ancestral ou dérivé ? Même question dans l'autre phylum de la famille avec les noisetiers basés sur  $x=11$  ! Cependant les genres *Carpinus* et *Ostrya* sont basés sur  $x=8$ , et l'on retrouve  $x=8$  ou  $9$  dans plusieurs genres archaïques liés aux Bétulacées : *Casuarina* ou *Myrica*. On peut donc raisonnablement penser à un nombre originel plutôt bas.

### *Alnus*

Les deux espèces sont généralement diploïdes, basées sur  $x'=14$  ( $2n=28$ ) ; elles peuvent s'hybrider. Chez *A. glutinosa*, des individus tétraploïdes ont été signalés en Grèce ; il faudrait confirmer ce résultat (pour écarter une simple endopolyploïdie, en particulier dans les zones de formation des nodosités : éviter les comptages sur racines), et préciser la répartition de cet éventuel cytotype autotétraploïde. D'autre part, les mêmes auteurs signalent des semences triploïdes en Autriche ; en l'absence de tétraploïdes, il s'agit sûrement de graines formées après fécondation par des grains de pollen non réduits !

KAMMACHER P. & ZYGOMALA A.-M., *C.R. Acad. Sc. Paris, Série III*, **303**(19) : 755-760, 1986.

Le cas des aulnes est encore discuté : le nombre  $x'=14$  est-il paléopolyploïde ? En effet, il existe une seule espèce diploïde basée sur  $x=7$  (*A. inokumae* Murai & Kusaka : sud du Japon) suggérant de considérer le nombre 7 comme ancestral. Cependant,

dans l'arbre phylogénétique du genre, cette espèce n'apparaît pas en position basale, mais plutôt noyée dans un groupe plus évolué, et très proche d'une espèce à  $2n=28$ . Cette position suggère que le nombre  $x=7$  est dérivé chez cette espèce. Cette dysploïdie brutale et sans intermédiaires montre malgré tout que des ancêtres à  $x=7$  ont pu exister, puisque ce génome réduit fonctionne. Tous les autres aulnes ont des valences  $4x-6x-8x-16x$  (la plupart  $4x$ ). L'étude de la méiose montre une régularité parfaite au niveau  $4x$  : la série euploïde normale semble donc bien  $2n=28-56$  ( $16x$  peut-être accidentels : nodosités ?). La méiose des espèces à  $2n=42$  présente des irrégularités, provoquant une baisse de fertilité du pollen, ce qui corrobore une origine hybride des  $6x$ .

BANAIEV E.V. & BAZANT V., *J. Forest Sc.* **53**(2) : 66-73, 2007  
| CHEN Z. & LI J., *International J. Plant Science* **165**(2) : 325-335, 2004.

### *Betula*

Nombre de base  $x'=14$  ( $2x'$  à  $10x'$ ), sans doute dérivé de  $x=7$  !

BROWN I.R. & AL-DAWOODY D., *New Phytol.* **83** : 801-811, 1979 | BROWN I.R. & WILLIAMS D.A., *Proc. Royal Soc. Edinburgh* **85B** : 49-64, 1984 | GRANT W.F., *Chromosoma (Berl.)* **26** : 326-336, 1969 | HOWLAND D.E. & al., *New Phytol.* **130** : 117-124, 1995 | SCHENK M.F. & al., *Tree Genetics & Genomes* **4** : 911-924, 2008.

*B. pendula* – Espèce diploïde ( $2n=28$ ), en général peu variable.

*B. pubescens* – Espèce tétraploïde ( $2n=56$ ).

La présence, localement, d'individus triploïdes, a été interprétée de façons diverses suivant la morphologie ; ils ont souvent été attribués à l'espèce dont ils sont morphologiquement proches : autotriploïdes de *B. pendula* (comme chez *Quercus robur*), ou aneuploïdes dérivés de *B. pubescens*. Dans un autre modèle, les populations tétraploïdes peuvent morphologiquement osciller entre les deux espèces, les morphotypes « *pubescens* » étant, dans ces situations, relégués à la périphérie des peuplements. Ces observations variables peuvent toutes s'expliquer par des hybridations, suivies d'introgessions concernant des caractères parfois dominants... N'oublions pas que *B. pubescens* est sans doute allotétraploïde et contient certainement le génome de *B. pendula* (ou d'un taxon voisin du complexe) ; l'autre parent, à confirmer, pourrait être proche de *B. nana*. N'oublions pas non plus que les individus « triploïdes » peuvent être admis comme hexaploïdes sur la base  $x=7$ , ce qui pourrait expliquer les cas de fertilité.

### *Carpinus betulus*

Espèce octoploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=64$ ) ; les analyses du génome n'ont pu mettre en évidence aucune trace d'allopolyploïdie. L'espèce pourrait directement dériver par autopolyploïdie de *C. londoniana* H.J.P. Winkl. de Chine (éventuellement participation de *C. tientaiensis* Cheng).

JEON J.I., & al. *Biochemical Syst. Ecology* **35** : 606-613, 2007.

### *Corylus avellana*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ) ; ce nombre de base est sans doute dérivé de  $x=8$ , nombre que devait posséder l'ancêtre commun à *Carpinus* et *Ostrya*. Les mentions de  $x=14$  pour le genre *Corylus* correspondent à des comptages anciens certainement erronés ; les rares comptages  $4x$  sont sans doute accidentels (endopolyploïdie ?). Notre noisetier local a vraisemblablement évolué à partir de *C. yunnanensis* de Chine.

OGINUMA K., KATO H. & TOBE H., *Acta Phytotaxonomica Geobotanica* **49**(2) : 99-104, 1998.

## BORAGINACEAE

Certains auteurs ont suggéré l'éclatement de cette famille, prise ici au sens large, en nombreuses petites familles. Si jamais une telle solution bénéficiait de l'accord d'une majorité de botanistes, les conséquences pour la flore d'Île-de-France seraient limitées, puisque seul le genre *Heliotropium* sortirait de la famille (Héliotropiacées). Une fois exclu *Heliotropium*, toutes les espèces franciliennes appartiennent aux Boraginacées *sensu stricto*. Cet ensemble comprend trois grands phylums. Le phylum qui conduit aux Cynoglossées est entièrement basé sur  $x=12$ , nombre de base qui se maintient dans la plupart des genres : *Asperugo*, *Cynoglossum*, *Lappula*, *Myosotis*... Le phylum des Boraginées présente par contre une grande diversité des nombres. Le nombre original de  $x=11$  de *Pentaglottis* permet de ne pas exclure un nombre ancestral  $x=12$ , car ce genre se situe près de la souche de ce phylum ; les autres nombres en seraient dérivés par dysploïdie descendante (phénomène illustré chez *Symphytum* avec  $x=12$ - puis  $10-9-8$ , au moins au niveau  $4x$ ). Quant au phylum des Lithospermées, il présente des nombres presque aussi variés, avec également une forte dysploïdie descendante : le plus souvent  $10-9-8-7$ . Des données complémentaires sont nécessaires, les nombres chromosomiques des genres proches de la souche de ces deux derniers phylums étant peu connus.

BRITTON D.M., *Brittonia* **7**(4) : 233-266, 1951 | FERNANDES A. & LEITAO M.T., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **46** : 389-405, 1972 | LUQUE T., *Boletim Soc. Brot., Sér. 2*, **62** : 211-220, 1989.

### *Anchusa*

Nombre de base  $x=8$  pour les espèces régionales. Les nombres de base sont variables dans ce genre :  $x=(6)8-(9)11$ . Le nombre 11 ne se trouve que chez *A. puechii* Valdès, d'Espagne ; ce nombre s'observe aussi chez *Pentaglottis*, avec, dans les deux cas, des chromosomes de petite taille. Certains auteurs réduisent le genre *Anchusa* à des espèces presque

toutes basées sur  $x=8$ , nombre que l'on peut considérer comme basal pour ce genre.

D'AMATO G. & TROJANI Z., *Caryologia* **38**(1) : 13-21, 1985 | D'AMATO G., *Caryologia* **42**(3-4) : 267-274, 1989 | LUQUE T., *Lagascalia* **12**(1) : 81-97, 1983 | SELVIF. & BIGAZZI M., *Plant Biosystems* **132**(2) : 113-142, 1998.

*A. arvensis* – La sous-espèce *arvensis*, seule présente dans la région, est un taxon hexaploïde ( $2n=48$ ). L'origine du génome n'est pas connue, mais cette plante contient certainement au moins un génome de la subsp. *orientalis* (L.) Nordhagen, diploïde (décrite de Turquie, et naturalisée dans l'E de la France).

*A. italica* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ) ; pas de populations diploïdes, et donc origine de l'espèce à rechercher.

#### *Asperugo procumbens* et *Lappula squarrosa*

Espèces proches des *Myosotis*, et donc sans doute basées sur  $x=12$ , toutes les deux tétraploïdes ( $2n=48$ ).

#### *Cynoglossum officinale*

Espèce diploïde, basée sur  $x=12$  ( $2n=24$ ). Ce nombre se retrouve chez toutes les espèces voisines de cynoglosses (dont *C. germanicum*, récemment trouvé dans la Bassée : statut à confirmer !). Un comptage tétraploïde effectué en Europe centrale correspond à une endopolyploïdie. L'ensemble de la tribu des Cynoglossées semble basée sur  $x=12$ . Cette tribu paraissant évoluée, le nombre  $x=12$  pourrait être dérivé (paléopolyploïdie à partir de  $x=6$  ?).

LUQUE T. & VALDES B., *Willdenowia* **15**(2) : 485-496, 1986.

#### *Echium vulgare*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=32$ ). Ce nombre  $x=8$  est ancestral pour le genre ; certaines espèces suivent une dysploïdie descendante ( $x=7$ , puis 6 et 5). Le cas de *E. vulgare* est curieux. De LITARDIERE (1943) a bien analysé les phénomènes d'endopolyploïdie chez plusieurs espèces du genre. Or, chez *E. vulgare*, il observe un phénomène inversé : les apex racinaires montrent bien deux types de cellules (myxoploïdes), mais avec une nette prédominance de cellules tétraploïdes. On a donc l'impression que l'endopolyploïdie a fini par prendre le dessus en créant des individus tétraploïdes ; *E. vulgare* serait un simple autotétraploïde ayant progressivement éliminé les individus diploïdes. Cependant, un cytotype diploïde semble bien présent dans la partie extrême-orientale de la Russie : étude à poursuivre pour préciser l'aire de ce cytotype sans doute originel (cité beaucoup plus près en Albanie : à vérifier).

De LITARDIERE R., *Boissiera* **7** : 155-165, 1943 | LUQUE T., *Lagascalia* **13**(1) : 17-38, 1984 | Von FRITTSCH B., *Bot. Notiser* **126** : 450-458, 1973.

#### *Heliotropium*

Genre complexe avec des nombres de base  $x=7$  à 14.

*H. europaeum* – Espèce basée sur  $x=8$ , chez laquelle deux cytotypes sont signalés :  $4x$  et  $6x$  ( $2n=32-48$ ). Il faudrait avant tout préciser les limites entre espèces voisines. La répartition des cytotypes reste méconnue ; les populations hexaploïdes semblent plutôt localisées en Europe de l'Est, mais atteignent l'Italie ; le cytotype tétraploïde est par contre dominant en Espagne et semble plus vraisemblable en France.

LUQUE T., *Willdenowia* **25**(2) : 659-668, 1996.

#### *Lithospermum*

Nombre de base variable (7, 8, 9, 10, 11, 12, 13). Ce genre a été particulièrement maltraité par la phylogénie moléculaire. Concernant l'Île-de-France, seul *L. officinale* appartient à ce genre *sensu stricto*. Les deux autres espèces ont été séparées dans le genre *Buglossoides*. Cependant, la conception large adoptée ici peut très bien se justifier : l'ensemble est parfaitement monophylétique (contrairement au genre *Buglossoides* des flores récentes !). Les rapports entre les deux nombres 7 et 14 sont ambigus ; certains auteurs ont ainsi suggéré un nombre ancestral  $x=14$ , avec une dysploïdie descendante jusqu'à 7. Cette option pourrait convenir au genre *Lithospermum s.s.*, car les espèces basales proche de *L. officinale*, ainsi que la plupart des espèces américaines dérivées, possèdent  $x'=14$ . En amont, la situation est moins claire, même si le nombre  $x'=14$  revient chez la plupart des genres. En effet  $x=8$  a autant de fréquence et peut très bien servir de base, avec passage à 7 puis doublement à 14.

GRAU J., *Mitteilungen Bot. Staats. München* **7** : 277-294, 1968 | LUQUE T. & VALDES B., *Bot. J. Linn. Soc.* **88** : 335-350, 1984 | FERNANDES R.B., *Acta Bot. Acad. Scient. Hungaricae* **19**(1-4) : 93-101, 1973.

*L. arvense* – Espèce basée sur  $x=7$ , chez laquelle divers cytotypes ont été signalés :  $2x-4x-6x$  ( $2n=14-28-42$ ). Les auteurs n'étant nullement d'accord avec les limites à attribuer aux différents taxons infraspécifiques, il s'avère pour l'instant impossible de déterminer dans quelle mesure ces taxons correspondent à des cytotypes. Il faut repartir sur les propositions de CECCHI & al. (2014) et reprendre tous les comptages ; dommage que ces auteurs n'aient pas vérifié les nombres de chromosomes... et dommage qu'ils appartiennent aux « splitters ». Concernant la France, il faut abandonner le vocable « *sibthorpiatum* » (taxon oriental ne dépassant pas la Crête) et le remplacer par « *splitgerberi* ». La phylogénie ne distingue que deux ensembles qui doivent correspondre à deux sous-espèces ; en Île-de-France nous ne possédons que le type, plante archéophyte, alors que la subsp. *incrassatum* (inclus *permixtum*) reste localisée au Sud-Est et pousse en milieux primaires.

CECCHI L. & al., *Taxon* **63**(5) : 1065-1078, 2014.

Dans la confusion qui règne actuellement, les trois cytotypes ont été attribués à chacune des deux sous-espèces ; sur le seul Mt Olympe les trois niveaux

existent ! Il semble cependant que la subsp. *arvensis* soit plus souvent hexaploïde ( $2n=42$ ), au moins chez les populations archéophytes. Par contre, la subsp. *incrassatum* (Gussone) Bonnier & Layens serait plutôt tétraploïde. D'autres nombres de base ont même été signalés mais non confirmés ; relevons simplement un comptage récent à  $2n=36$ , donc basé sur  $x=9$ , à réétudier (Italie... et Kashmir) : pourrait tout aussi bien correspondre à un pentaploïde d'origine hybride, ou à une erreur de comptage (photo compatible avec un tétraploïde à  $2n=28$ ) ?

*L. officinale* – Espèce tétraploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=28$ ). Origine non élucidée, résultant peut-être d'une paléopolyploïdie ( $x'=14$ ) à la base du genre *Lithospermum* pris au sens strict.

*L. purpurocaeruleum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

### *Myosotis*

Genre sans doute basé originellement sur  $x=12$ , avec une dispoloïdie descendante (il peut s'agir de nombres de base apparents, l'histoire de leur formation n'étant pas pour l'instant connue).

BLAISE S., *Candollea* **27**(1) : 65-81, 1972 | BLAISE S., in LÖVE A., *Taxon* **30**(1) : 76, 1981 | GRAU J., *Mitt. Bot. München* **7** : 17-100, 1968 | LUQUE T., *Bot. J. Linnean Soc.* **110**(1) : 77-94, 1992 | MERXMÜLLER H. & GRAU J., *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **76** : 23-29, 1963 | PRZYWARA L., *Acta Biol. Cracov.* **20**(1-2) : 125-141, 1978.

*M. arvensis* – Espèce très variable et nécessitant encore de nombreuses études. La plupart des populations semblent hypertétraploïdes ( $2n=48-52-54$ , avec  $x'=13$  ?). Mais BLAISE, en plus du cytotype à  $2n=52$ , le plus répandu, a trouvé deux autres cytotypes en France :  $2n=36$  (Verdon) et  $2n=66$  qui pourraient suggérer le même nombre de base que *M. sylvatica* :  $x=9$  ? (avec des cytotypes alors tétraploïde, hypohexaploïde, et hyperheptaploïde). D'après BLAISE, le cytotype à  $2n=66$  correspond à la var. *sylvestris* (= subsp. *umbrata*) : confirmé en plusieurs points du Bassin parisien. Le bilan vraisemblable pour l'Île-de-France serait la présence des deux cytotypes principaux :  $2n=52$  pour les populations des champs cultivés, friches et pelouses,  $2n=66$  pour les écotypes sciaphiles. Pour les autres espèces, le nombre de base apparent est plus clair.

Avec  $x=12$ .

*M. discolor* – Les travaux de BLAISE ont montré qu'existaient deux principaux cytotypes, auxquels appartiennent sans doute les plantes régionales. La sous-espèce *discolor* serait hexaploïde ( $2n=72$ ), alors que la sous-espèce *dubia* serait diploïde ( $2n=24$ ). Le type pourrait être un taxon allohexaploïde issu de l'hybridation entre la subsp. *dubia* (parent certain) et un taxon  $4x$  qui devrait avoir les fleurs jaunes : sans doute *M. balbisiana* Jordan (ou *M. personii* Rouy). La réalité pourrait être complexe compte tenu de la variabilité de *M. discolor* dans le sud de la France. De

plus, certains auteurs ont signalé un nombre de  $2n=64$ , et ont conclu à un nombre de base de  $x=8$  ; cytotype à confirmer et à étudier (douteux pour l'instant).

BLAISE S., *Bull. Soc. bot. France, Lettres Bot.* **128**(1-2) : 59-61, 1981.

*M. ramosissima* et *M. stricta* – Malgré divers comptages, nous admettons ces deux espèces comme strictement tétraploïdes ( $2n=48$ ).

Avec  $x=11$  : groupe du *Myosotis* des marais, complexe à valences allant de  $2x$  à  $8x$  (certaines populations aneuploïdes ne sont pas prises en compte ci-après car elles ne montrent aucune autonomie).

Le niveau  $6x$  ( $2n=66$ ) correspond en général à *M. scorpioides* subsp. *scorpioides*.

*M. scorpioides* subsp. *strigulosa* (= *M. nemorosa*) présente deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=22-44$ ), les populations diploïdes étant beaucoup plus fréquentes. Les tétraploïdes ayant exactement la même morphologie sont certainement autotétraploïdes ; ils apparaissent près de zones de présence de diploïdes, et pourraient presque être considérés comme accidentels (éventuellement endopolyploïdie).

*M. laxa* subsp. *caespitosa* présente trois cytotypes :  $2x-4x-8x$  ( $2n=22-44-88$ ), le tétraploïde étant peut-être plus méridional et plus montagnard que le diploïde. Les populations octoploïdes proviennent surtout d'Europe centrale et septentrionale (Pologne, Scandinavie) ; elles correspondent en général au taxon nommé « *baltica* », dominant, voire exclusif, dans ces régions. Cependant une population octoploïde a été vérifiée en Normandie. Les populations franciliennes, planitiales et tempérées-atlantiques, ont plus de chances d'être diploïdes, mais la présence d'octoploïdes n'est pas exclue.

MIZIANTY M., *Fragmenta Flor. Geobot.* **22**(3) : 323-330, 1976 | PRZYWARA L., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **25** : 85-101, 1983 | PRZYWARA L., *Fragmenta Floristica Geobot.* **31-32** (1-2) : 77-116, 1986-87 | SCHUSTER R., *Feddes Repertorium* **74**(1-2) : 39-98, 1967.

Avec  $x=9$

*M. sylvatica* (subsp. *sylvatica*), taxon diploïde ( $2n=18$ ).

GRAU J., *Österr. Bot. Z.* **111** : 561-617, 1964.

Dans le groupe de *M. sylvatica*, on trouve toutes les étapes depuis un nombre de base de  $x=12$  (groupe « *alpestris* ») jusqu'à  $x=9$  par dyspoloïdie descendante (sous-espèces plus orientales de *M. sylvatica*). L'origine des cultivars, et donc leur constitution génomique, n'étant pas vraiment connue, le nombre de chromosomes des populations échappées pourrait localement diverger du nombre classique  $2n=18$ .

### *Pentaglottis sempervirens*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Ce genre très isolé se situe à la base de la tribu des Boraginées. Son nombre de chromosomes est d'autant plus original ; on le retrouve cependant chez *Anchusa* (une seule espèce méritant des études complémentaires). Les buglosses pourraient servir de modèle pour comprendre comment  $x=11$  aurait pu dériver de  $x=8$ , nombre le plus fréquent dans la tribu et qui donne l'impression (encore à démontrer) de son antériorité.

### *Pulmonaria longifolia*

Espèce complexe, basée sur  $x=7$ , comprenant plusieurs sous-espèces (dont trois en France). Seule la subsp. *longifolia* est présente en Île-de-France. Elle possède deux cytotypes principaux :  $2x$  ou  $3x$  (ce dernier représenté par des populations aneuploïdes à  $2n=20$  ou  $22$ ). Les populations triploïdes s'échelonnent entre les Pyrénées et le Centre, ne dépassant pas la Loire. Nous n'avons donc, dans la région que des populations diploïdes ( $2n=14$  : nombreux comptages franciliens). Deux espèces communes se partagent le territoire national : *P. longifolia* subsp. *longifolia* sous climat atlantique, remplacée par *P. montana* Lejeune subsp. *montana* en climat continental. La limite semble passer en Champagne (existe dans l'Aisne et l'Yonne) : il ne serait pas surprenant de trouver des stations aux confins Nord-Est de notre région. *P. montana* est triploïde-aneuploïde, avec des cytotypes  $2n=20-22-24$ .

BOLLIGER M., *Phanerogamarum Monographiae* 8 : 215 p., 1982 | DUVIGNEAUD J. & al., *Les Naturalistes Belges* 57(10-11) : 209-218, 1976 | FUENTES E. & BLAISE S., *Bull. Soc. bot. Fr., Lettres bot.*, 135(2) : 181-190, 1988 | SAUER W., *Acta Botanica Yunnanica* 3(4) : 383-395, 1986.

### *Symphytum officinale*

Espèce basée sur  $x=12$ , présentant deux principaux cytotypes (les autres étant absents de France) : diploïde ( $2n=24$ ) et tétraploïde ( $2n=48$ ). Ce nombre 12 semble ancestral pour ce genre ( $2x$  à  $6x$ ) qui présente de nombreux cas de dysploïdie et aneuploïdie.

BASLER A., *Bot. Jahrb. Syst.* 92(4) : 508-553, 1972 | GADELLA W.J. & al., *Acta Bot. Neerl.* 21(2) : 169-173, 1972 | GADELLA W.J. & al., *Acta Bot. Neerl.* 23(4) : 433-437, 1974 | GADELLA W.J. & KLIPHUIS E., *Proc. Roy. Neth. Acad. Sci., Amsterdam, Ser. C*, 70 : 7-20 et 378-391, 1967 | GADELLA W.J. & KLIPHUIS E., *Acta Bot. Neerlandica* 18(4) : 544-549, 1969 | GADELLA W.J. & KLIPHUIS E., *Proc. Roy. Neth. Acad. Sci., Amsterdam, Ser. C*, 81(2) : 162-172, 1978 | GRAU J., *Mitteilungen Bot. Staats. München* 9 : 177-194, 1971 | WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, 15 : 153-163, 1972.

Certaines populations d'Europe centrale ou septentrionale possèdent un nombre hypotétraploïde de  $2n=40$  ; elles correspondent à la sous-espèce *uliginosum* (A. Kerner) Nyman qui ne semble pas atteindre la France. Cette sous-espèce s'hybride librement avec la sous-espèce *officinale* tétraploïde, donnant des individus à nombres échelonnés entre 40 et 48. Des populations stabilisées à  $2n=44$  pourraient

avoir cette origine, mais pourraient également constituer un autre cytotype hypotétraploïde (Royaume-Uni ; Allemagne...). Les populations diploïdes de la subsp. *officinale* possèdent toujours des fleurs blanches, ce qui permet de les distinguer en Europe du N et centrale (Pays-Bas et Pologne par exemple) des populations tétraploïdes. Mais en Europe de l'Ouest, la subsp. *officinale*  $4x$  possède des fleurs variant du blanc-jaunâtre au pourpre-violacé, en l'absence des diploïdes. La répartition de ces deux cytotypes principaux, à  $2n=24$  et  $48$ , n'est pas connue dans le Bassin parisien. Cependant, nous n'avons jamais rencontré de populations ayant de façon homogène des fleurs blanc pur (à rechercher dans l'est). D'autre part, les populations diploïdes semblent se raréfier vers l'Europe Ouest-Sud Ouest, ce qui incite à penser que les populations franciliennes sont toutes tétraploïdes à  $2n=48$ . Signalons aussi que quelques populations instables de *S. x uplandicum* Nyman, hybride fixé avec *S. asperum* Lepechin (à  $2n=32$ ), existent en Île-de-France. Elles peuvent avoir (à vérifier) deux nombres de chromosomes suivant leur origine :  $2n=36$  chromosomes si le parent « *officinale* » possède  $2n=40$ , ou  $2n=40$  si le parent « *officinale* » possède  $2n=48$ .

## BUXACEAE

L'ensemble de la famille semble basé sur  $x=14$ , nombre que l'on retrouve chez *Buxus* et *Sarcococca* Lindl., avec une dysploïdie à  $x=13$  chez *Pachysandra* Michaux. L'origine de ce nombre élevé reste à analyser ; il est possible que le nombre  $x=14$  soit secondaire, anciennement dérivé de  $x=7$ , mais cette polyploïdie n'est pas prouvée.

Van LAERE K. & al., *Plant Syst. Evol.* 293 : 1-11, 2011.

### *Buxus sempervirens*

Espèce diploïde, basée sur  $x=14$  ( $2n=28$ ). Seuls les cultivars peuvent être triploïdes ou rarement tétraploïdes. Par contre, ces nombres polyploïdes peuvent s'observer chez les espèces asiatiques.

## CAMPANULACEAE

Cette famille propose un remarquable exemple de la complexité de l'évolution du nombre de chromosomes, conduisant à des hypothèses parfaitement opposées. La sous-famille basale des Lobélioidées suffit à elle seule à illustrer cette diversité ; les remarquables discussions de STACE & JAMES argumentent un nombre de base élevé ( $x=14/21$ ), à partir duquel une dysploïdie descendante conduit à  $x=6$  (en Afrique et Océanie on observe tous les nombres depuis  $x=14$  jusqu'à  $x=6$ ).

Ensuite, une diversification s'est opérée au niveau  $x=7$ , pouvant se traduire par une néo-polypléidie (14-21... 70). Cette hypothèse n'exclut d'ailleurs nullement une éventuelle paléopolypléidie issue de  $x=7$ , mais celle-ci serait alors antérieure à la création de la sous-famille. Le lien entre Lobélioidées (*Lobelia*) et Campanuloïdées (la plupart des autres genres franciliens) n'est pas évident. On trouve plusieurs groupes (dont les Wahlenbergioïdées) non représentés chez nous dont les nombres de base semblent réduits (7-8-9). Ensuite, si l'on exclut « *Jasione/Wahlenbergia hederacea* », le reste des Campanuloïdées semble basé sur  $x'=17$ , nombre qui pourrait donc dériver d'une allopolyploïdie (par exemple hypo-tétraploïdie basée sur  $x=9$ , ou croisement  $9 \times 8$ ) ayant eu lieu au point de départ de la sous-famille.

EDDIE W.M.M. & al., *Annals Missouri Bot. Garden* **90**(4) : 554-575, 2003 | STACE H.M. & JAMES S.H., *American J. Bot.* **83**(10) : 1356-1364, 1996.

Pratiquement tous les genres de la sous-famille des Campanuloïdées sont polyphylétiques ou paraphylétiques, ce qui laisse présager de multiples remaniements.

ANCEV M., *Fitologija (Sofia)* **5** : 66-73, 1976 | CONTANDRIOPOULOS J., *Bull. Soc. bot. Fr.* **113**(9) : 453-474, 1966 | HABERLE R.C. & al., *Taxon* **58**(3) : 715-734, 2009 | ROCQUET C. & al., *Syst. Bot.* **33**(1) : 203-217, 2008 | WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **25** : 1-13, 1983.

### Campanula

Nombre ancestral sans doute  $x'=17$ , valable pour toute la sous-famille des Campanuloïdées. Ce nombre élevé correspond sans doute à un ancêtre paléotétraploïde. Le nombre diploïde  $2n=16$  s'observe chez *C. persicifolia*, mais cette espèce évoluée est sans doute « revenue à la source » par dysploïdie descendante. On trouve en effet, chez les nombreuses espèces de campanules, presque tous les nombres depuis  $x'=17$  jusqu'à  $x=7$ .

ABOU-EL-ENAIN M.M., *Cytologia* **71**(2) : 93-100, 2006 | GADELLA T.W.J., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci. (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C*, **65** (269-278), **66** (270-283), 1962-1963 | GADELLA T.W.J., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci. (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C*, **69** : 502-521, 1966 | KOVACIC S., *Acta Bot. Croatica* **63**(2) : 171-202, 2004 | LAANE M.M., *Bot. Tidsskr.* **63** : 319-341, 1968.

Avec  $x'=17$ .

*C. cervicaria* et *C. trachelium*, diploïdes ( $2n=34$ ).

Nous considérerons comme accidentel un comptage triploïde de cette dernière espèce (sans doute intervention d'un gamète non réduit).

*C. rapunculoides* possède deux cytotypes : tétraploïde ( $2n=68$ ), et hexaploïde ( $2n=102$ ). Les populations tétraploïdes semblent rares (répandues en Europe centrale et orientale... et Arménie); elles peuvent laisser supposer l'existence de diploïdes (à rechercher dans le Caucase), l'origine des hexaploïdes pouvant éventuellement s'expliquer par le doublement du nombre de chromosomes d'un

hybride triploïde entre  $2x$  et  $4x$ . Tous les comptages d'Europe occidentale correspondent au cytotype hexaploïde (vérifié en Île-de-France).

*C. rotundifolia* appartient à un complexe « d'espèces » assez inextricable, et présente plusieurs cytotypes :  $2x-3x-4x-5x-6x$ . Dans une telle situation, les avis divergent considérablement sur le niveau taxonomique à attribuer aux différents taxons, et de simples écotypes sont sans doute élevés au rang d'espèces, sans qu'il soit possible de vérifier leur validité ; très peu d'expériences de croisement ont été tentées ! Même en éliminant de ce propos divers taxons endémiques apparus çà et là par isolement géographique, le noyau principal contient toujours trois cytotypes principaux (avec des cytotypes intermédiaires d'origine hybride) : les hybrides entre ces cytotypes produisent des semences fertiles. Les taxons polypléides sont certainement polyphylétiques ; leur répartition est donc naturellement sporadique ce qui rend ambiguë toute tentative de création de variétés. Seuls les populations diploïdes se distinguent légèrement par un traitement statistique de caractères biométriques ;  $4x$  et  $6x$  sont par contre impossibles à différencier.

Les populations diploïdes de plaine, très plastiques et diversifiées auraient généré par autopolyploïdie diverses populations tétraploïdes, d'abord en plaine, puis en altitude ou dans l'Ouest de la Scandinavie où elles ont subi une adaptation morphologique. Ces écotypes montagnards tétraploïdes côtoient alors les diploïdes : phénomène signalé dans les Vosges, le Jura, les Alpes et les Pyrénées. Les diploïdes sont largement répandus dans les régions à hiver froid : Europe centrale, Scandinavie, montagnes des pays plus tempérés. En France, ces populations diploïdes semblent réfugiées, d'après BÖCHER, dans les zones montagneuses périphériques (sans doute chassées par les tétraploïdes). Cependant, KOVANDA minimise ces liens géographiques ou climatiques ; il a trouvé diverses stations de plaine où les deux cytotypes sont présents, voire même en mélange. Les seuls comptages effectués en Île-de-France correspondent à des populations tétraploïdes !

Quant aux populations hexaploïdes, elles ne semblent signalées que dans le Royaume-Uni (STEVENS & al., 2012 : Irlande, Ecosse, littoral atlantique) et en France. Les populations des îles britanniques (distinguées au niveau de sous-espèce : subsp. *montana* (Syme) P.D. Sell) n'ont sans doute pas la même origine que les populations françaises, elles-mêmes peut-être pluriphylétiques. En France, on les observe dans les Pyrénées (GESLOT, 1973 et 1980), le Massif-Central (HUBAC, 1961, confirmé par GADELLA, 1962), mais aussi dans le Bassin parisien : sur les coteaux de la Seine à Rouen, ou en Côte d'Or (GADELLA, 1962 et 1963).

Le bilan pour la région parisienne reste à faire : les trois cytotypes seraient potentiellement possibles. Cependant, la situation en plaine tempérée correspond plus à l'écologie des tétraploïdes ( $2n=68$ ,

nombre confirmé dans le 91); le signalement d'individus hexaploïdes sur les coteaux de Seine (près de Rouen) incite à les rechercher vers la Roche-Guyon.

BÖCHER T.W., *Biol. Skr. Dan. Vid. Selskab* **11**(4) : 1-69, 1960 | GESLOT A., *Phyton (Austria)* **15**(1-2) : 127-143, 1973 | GESLOT A., *Plant Systematics Evol.* **134** : 193-206, 1980 | HUBAC J.M., *Bull. Soc. bot. France* **108**(1-2) : 16-17, 1961 | KOVANDA M., *Rozpravy Ceskoslov. Akad. Ved (Praha)* **80**(2) : 1-95, 1970 | KOVANDA M., *Folia Geobot. Phytotax.* **12**(1) : 23-89, 1977 | LAANE M.M. & al., *Hereditas* **99** : 21-48, 1983 | NURMI J., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 235-239, 1986 | STEVENS C.J. & al., *Journal Ecol.* **100** : 821-839, 2012.

Avec  $x'=15$

*C. glomerata*, diploïde ( $2n=30$ ).

Toutes les sous-espèces européennes ont  $2n=30$  (seule la subsp. *glomerata* est présente en Île-de-France) ; des populations tétraploïdes ont cependant été signalées en Turquie chez la subsp. *hispida* (Witasek) Hayek et la subsp. *glabrifolia* Contandriopoulos & Quézel (endémique turque des forêts de cèdres d'altitude, peut-être allopolyploïde). Des individus hexaploïdes ont même été signalés en Iran, mais cette variabilité orientale ne concerne pas notre région.

Des comptages d'Orient (Japon ; E-Sibérie) basés sur  $x=17$  et attribués à cette espèce correspondent sans doute à un autre taxon.

Avec  $x'=10$

*C. rapunculus*, diploïde ( $2n=20$ ).

Avec  $x'=8$

*C. persicifolia*, diploïde ( $2n=16$ ).

Le signalement d'une valence tétraploïde peut être dû à la fréquence de gamètes non réduits, ou simplement à l'existence de cultivars tétraploïdes échappés de jardins.

BÖCHER T., *Svensk Bot. Tidskrift* **58** : 1-17, 1964 | DARLINGTON C.D. & GAIRDNER A.E., *J. of Genetics* **35** : 97-128, 1937.

*Jasione montana*

Espèce diploïde, basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ).

KOVANDA M., *Folia Geobot. Phytotax., Praha* **3**(2) : 193-199, 1968 | PARNELL J., *Watsonia* **16** : 249-267, 1987.

Les populations polyploïdes ( $4x$  ou  $6x$ ) de jasionces correspondent aux taxons vivaces : *J. crispa* (Pourret) Sampaio, et *J. laevis* Lamarck.

*Legousia*

Nombre de base  $x=10$ . Les deux espèces sont diploïdes ( $2n=20$ ).

*Lobelia urens*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

LAMMERS T.G., *Amer. J. Bot.* **80**(6) : 660-675, 1993 | LAMMERS T.G., *Annals Missouri Bot. Garden* **98**(1) : 37-62, 2011 | STACE H.M. & JAMES S.H., *Amer. J. Bot.* **83**(10) : 1356-1364, 1996.

Les théories sur l'évolution du nombre chromosomique de ce vaste genre s'affrontent. Certes, à l'image de l'espèce locale, la série dominante est basée sur  $x=7$ . Mais en prenant du recul, et en tenant compte des autres genres de la sous-famille des Lobelioïdées et de leurs relations phylogénétiques, il semble que les nombres originels soient élevés (14 ou même 21), et que le nombre  $x=7$  soit un nombre dérivé issu d'une longue dysploïdie descendante ; il a secondairement donné naissance à une série polyploïde ascendante.

*Phyteuma*

Nombre de base  $x=11$  (-12 ?)

CONTANDRIOPOULOS J., *Annales Fac. Sci. Marseille* **32** : 255-276, 1962 | KOVANDA M., *Watsonia* **8** : 385-389, 1971 | KOVANDA M., *Preslia (Praha)* **53** : 211-238, 1981 | OCHLEWSKA M., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **8** : 135-145, 1965.

*P. orbiculare* – Espèce diploïde pour laquelle divers cytotypes diploïdes ont été signalés (22-24-26). En fait, comme pour *P. spicatum*, le nombre est certainement basé sur  $x=11$  (donc  $2n=22$ ) ; les autres nombres correspondent au comptage des chromosomes B (de 0 à 4).

KOVANDA (1971) a suggéré deux cytotypes : la sous-espèce *orbiculare*, un peu plus montagnarde, correspondrait au cytotype à 24 chromosomes, alors que la plante de plaine aurait le cytotype normal, et pourrait être distinguée comme subsp. *tenerum* (R. Schulz) P. Fournier. En fait, cet auteur efface lui-même cette hypothèse par la suite (il serait étonnant que les chromosomes B dont la présence est assez aléatoire puissent caractériser des écotypes). Pour valider cette sous-espèce, il reste à vérifier la corrélation encore incertaine entre la répartition climatique et certains caractères morphologiques ; les deux taxons ont le même nombre de chromosomes. Signalons aussi les résultats contradictoires de CONTANDRIOPOULOS (1962) qui n'obtient, pour les deux espèces de raiponces, que des comptages à  $x=12$  ou  $2n=24$ , et considère que ce nombre est ancestral pour la plupart des raiponces. Elle englobe certainement dans ces comptages une paire de chromosomes B qui, malgré leur nombre variable, se stabilisent plus souvent à 2 afin de moins perturber les divisions cellulaires.

*P. spicatum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ) ; des comptages  $4x$  sans doute accidentels (endopolyploïdie ?). Comme pour la précédente, l'éventuelle présence de 1-4 chromosomes B explique les nombres plus élevés signalés par certains auteurs.

*Wahlenbergia hederacea*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=36$ ).

PREBBLE J.M. & al., *Mol. Phylogenetics Evol.* **59**(3) : 636-648, 2011.

Au niveau phylogénétique, cette espèce se trouve dans une branche éloignée des autres espèces du genre *Wahlenbergia* ; elle devrait donc en être exclue, ce qui va obliger à changer son nom. Elle devrait appartenir à un genre proche de *Jasione* !

Parmi les nombreux noms donnés à cette espèce il y a celui de *Roucela hederacea* (L.) Dumort. qui pourrait convenir, mais dont il faut vérifier la validité.

## CANNABACEAE

Le nombre de base de la famille pourrait être  $x=10$ , en commun avec la proche famille des Celtidacées. Ce nombre a sans doute évolué à partir de  $x=14$  que l'on trouve chez les Moracées, Ulmacées, Urticacées, ainsi que dans le genre *Girroniera* Gaud. sans doute proche de la souche Cannabacées/Celtidacées.

PILLAY M. & KENNY S.T., *Plant Syst. Evol.* **258** : 97-105, 2006.

### *Humulus lupulus*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ). Le même nombre d'observe chez le Chanvre (*Cannabis sativa*) ; les deux espèces ont sans doute en commun un hétéromorphisme des chromosomes, peu marqué cependant (femelle XX, mâle XY), contrairement à *Humulus japonicus* Sieb. & Zucc. chez lequel la différenciation est très marquée (femelle à 16, et mâle à 17 chromosomes !).

Des individus tétraploïdes de houblon ont été créés artificiellement. Ils ont permis de commercialiser des cultivars tétraploïdes, ou triploïdes sans graines.

## CAPRIFOLIACEAE

La conception plus ou moins large de la famille ne change pas le nombre de base. En effet, au sens strict ici choisi, presque tous les genres de la famille sont basés sur  $x=9$ . Au sens le plus large souvent adopté récemment, la famille englobe toutes les Dipsacales, incluant les Linnéacées, Morinacées, Dipsacacées et Valérienacées. Mais toutes ces familles sont plus spécialisées. La base des Dipsacales correspond au groupe *Diervilla-Weigela*, en général tétraploïde, mais basé aussi sur  $x=9$ . Ce nombre de base est également commun à la famille sœur des Adoxacées.

### *Lonicera*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  à  $6x$ , les polypléïdes étant rares).

JANAKI AMMAL E.K. & SAUNDERS B., *Kew Bulletin* **7**(4) : 539-541, 1952 | RÜDENBERG L. & GREEN P.S., *J. Arnold Arboretum* **47** : 222-247, 1966.

*L. caprifolium* et *L. xylosteum* – Espèces diploïdes ( $2n=18$ ).

*L. periclymenum* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=18-36-54$ ).

La répartition des trois cytotypes reste très incertaine, car elle ne répond pas à une répartition particulière. Le seul comptage signalé en France correspond à une population tétraploïde ; même valence constatée en Espagne, au Royaume-Uni, en Norvège et en Pologne : sans doute le cytotype le plus répandu. On trouve par contre des hexaploïdes aux Pays-Bas, au Royaume-Uni, en Suède et en Bohême. Nous n'avons trouvé qu'un seul signalement de diploïde, en Slovaquie. Aucune étude globale n'a été entreprise sur cette espèce (indépendamment des cultivars horticoles).

### *Symphoricarpos albus*

Espèce basée aussi sur  $x=9$ , avec plusieurs cytotypes ( $2x-4x-6x-8x$ ). La notion d'espèce semble contestable dans ce complexe nord-américain. Les mentions diploïdes doivent sans doute correspondre à *S. orbiculatus* Moench, parfois planté, et facilement reconnaissable à ses fruits rouges. Les autres cytotypes correspondent à *S. albus* s.l. dont la classification infraspécifique varie suivant les auteurs. Nous admettrons simplement deux variétés ; les cultivars naturalisés en Europe ont été sélectionnés à partir de la var. *laevigatus* (Fernald) S.F. Blake (inclus *S. racemosus* Mchx p.p. et *S. rivularis* Suksdorf), taxon localisé à l'ouest de l'Amérique du Nord. D'après le peu de comptages disponibles, il semblerait que les cultivars correspondent à un niveau hexaploïde ( $2n=54$  ; confirmé sur diverses populations en Pologne), ou éventuellement octoploïde ( $2n=72$ ) ; à confirmer sur les populations naturalisées !

## CARYOPHYLLACEAE

Le nombre de base de la famille serait  $x=9$ , nombre que l'on trouve dans la famille voisine des Molluginacées, dans les deux genres de transition situés à la base des Caryophyllacées (*Corrigiola* et *Telephium* L.), fréquemment dans les tribus Paronychiées et Polycarpées, ainsi que dans les genres *Spergula* et *Rhodalsine* J. Gay.

On constate à partir de  $x=9$  de nombreuses variations dysploïdes ( $x=5-6-7-8-9//10-11$ ) et des nombres secondaires paléopolypléïdes, surtout dans la sous-famille des Silénoïdées :  $x'=12$  (peut-être dérivé de

$x=6$  : *Agrostemma*, *Silene*),  $x'=14$  (*Saponaria*) et  $x'=15$  (*Dianthus*, *Petrorhagia*, *Vaccaria*),  $x'=17$  (peut-être dérivé de  $2x9$  : *Gypsophila*). Les taxons polyploïdes sont très fréquents (près de la moitié).

Contrairement aux propositions des taxonomistes, nous préférons maintenir un grand genre *Silene*, à côté du petit genre *Agrostemma* ; sur un plan cytotaxonomique (homogénéité du nombre de base), morphologique et nomenclatural (il suffit d'inclure les *Petrocoptis* pour respecter la monophylie), cette option nous paraît bien plus pratique.

BLACKBURN K.B. & MORTON J.K., *New Phytologist* **56** : 344-351, 1957 | FERNANDES A. & LEITAO M.T., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **45** : 143-176, 1971 | JALAS J. & SUOMINEN J., *Atlas Florae Europaeae - Caryophyllaceae* **6** : 176 p., 1983 et **7** : 229 p., 1986 | POPP M. & OXELMAN B., *Systematic Biology* **53**(6) : 914-932, 2004 | TURNER B.L., in BEHNKE H.-D. & MABRY T.J., *Caryophyllales*, Chap. **2** : 27-43, 1994.

### *Agrostemma githago*

N'existe en Europe de l'Ouest que le cytotype tétraploïde ( $2n=48$ ), basé, comme pour les silènes sur  $x'=12$ . Les populations diploïdes sont très localisées dans la zone d'origine de l'espèce : Grèce et Anatolie.

### *Arenaria*

Nombre de base variable (tous les chiffres de 9 à 15 :  $x=11$  domine et semble avoir une position centrale). Comme pour le genre *Minuartia*, les sablines présentent une variabilité considérable du nombre de base, sans qu'il soit encore possible de l'expliquer. Le genre voisin *Moehringia* est basé sur  $x=12$  ; passage à 11 aisé. Mais les espèces ancestrales du genre *Arenaria* montrent déjà un foisonnement :  $x=9-11-14$  pour lequel le sens de la dysploïdie reste à établir.

FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sic. nat.* **85** : 53-81, 1962.

*A. grandiflora* – Cette espèce basée sur  $x=11$  possède deux cytotypes présents en France, où n'existe que la subsp. *grandiflora* (les autres sous-espèces sont toutes des taxons endémiques ibéro-marocains très localisés) : l'un diploïde ( $2n=22$ ) plutôt localisé aux montagnes (S Alpes et Pyrénées), l'autre tétraploïde ( $2n=44$ ), beaucoup plus répandu, correspondant sans doute aux populations franciliennes.

FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **82** : 255-285 (p. 270), 1959 | KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 131-139, 1974.

*A. serpyllifolia* – Cette espèce basée sur  $x=10$  possède deux cytotypes bien différenciés : la sous-espèce *serpyllifolia* tétraploïde ( $2n=40$ ), très répandue, et la sous-espèce *leptocladus* diploïde ( $2n=20$ ) réfugiée sur des milieux primaires pauvres. Le type tétraploïde pourrait résulter d'une hybridation entre les deux autres sous-espèces présentes en France : subsp. *leptocladus* ci-dessus et subsp. *marschlinii* (Koch)Nyman (plante de hautes montagnes).

AKERROYD J.R., in CHATER A.O., *Bot. J. Linnean Soc.* **97** : 335-338, 1988 | DVORAK F., *Biologia (Bratislava)* **39**(9) : 833-840, 1984.

### *Cerastium*

Nombre de base sans doute  $x=9$ , mais la plupart des espèces sont basées sur un nombre secondaire  $x'=18$ . Ne connaissant aucune espèce archaïque à  $n=9$ , tous nos commentaires suivants prendront pour base  $x'=18$  ; apparemment, le nombre  $2n=18$  trouvé chez *C. lithospermifolium* Fisch. correspond à un stade évolué et non basal.

BRETT O.E., *New Phytologist* **54**(2) : 138-148, 1955 | FAVARGER C. & al., *Naturalia Monspelienis, Sér. Bot.*, **29** : 10-18, 1980 | SCHEEN A.-C. & al., *American J. Bot.* **91**(6) : 943-952, 2004 | SÖLLNER R., *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **64** : 221-354, 1954 | ZAJAC A., *Monographiae Botanicae* **47**(4) : 1-97, 1975.

*C. arvense* – Espèce présentant en France trois sous-espèces : la subsp. *suffruticosum* (L.) Cesati, localisée au sud-est de la France (Provence), la subsp. *strictum* (Koch) Schinz & Keller en montagne, et la subsp. *arvense* répandue dans toutes les plaines tempérées (celle de notre région). Chez la subsp. *suffruticosum* existent trois cytotypes :  $2x-4x-6x$ , les hexaploïdes en Italie. Les populations de la subsp. *strictum* sont en général diploïdes ( $2n=36$ ). Quant à la subsp. *arvense* qui nous concerne, sa délimitation par rapport à la subsp. *strictum* n'est pas toujours aisée en basse montagne : des cytotypes  $2x$  et  $4x$  ont été signalés ( $2n=36-72$ ). Cependant, si l'on exclut les zones de contact entre les deux sous-espèces, les populations diploïdes à morphologie du type sont très rares. En Île-de-France, cette espèce est certainement tétraploïde ( $2n=72$  : confirmé à Fontainebleau). D'après BRYSTING & al. (2007), le type contient le génome de la subsp. *strictum*, mais pourrait être allotétraploïde !

BECHI N., *Webbia* **53**(1) : 1-12, 1998 | BRYSTING A.K. & al., *Systematic Biol.* **56**(3) : 467-476, 2007 | FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **95** : 11-34 (19-26), 1972 | NIKETIC M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **172** : 205-224, 2013.

*C. brachypetalum* – Cette espèce présente trois sous-espèces en Europe de l'Ouest : seule la subsp. *brachypetalum* est présente en France. La subsp. *tenoreanum* (Seringe) Soo est tétraploïde sur une base de  $x'=13$  ( $2n=52$ ). La subsp. *roeseri* (Boiss. & Heldr.) Nyman est tétraploïde sur une base de  $x'=19$  ( $2n=76$ ). Le type est sans doute issu d'une hybridation entre ces deux sous-espèces : taxon diploïde sur une base  $x'=45$  ( $13+13+19$  ;  $2n=90$ ). Le nombre 90 pourrait, en l'absence des sous-espèces, être conçu comme pentaploïde avec  $x'=18$  : en fait allo-hypohexaploïde.

*C. fontanum* subsp. *vulgare* – Taxon octoploïde ( $2n=144$ ), faisant partie d'un groupe complexe (allant de  $4x$  à  $10x$ ). La sous-espèce type est endémique d'Europe centrale et possède le même nombre de chromosomes que notre subsp. *vulgare*.

*C. glomeratum* – Espèce tétraploïde ( $2n=72$ ).

*C. pumilum* – Espèce très variable si l'on y inclut « *C. glutinosum* Fries » et tous les intermédiaires. En limite d'aire, certains auteurs attribuent une valence tétraploïde à « *C. glutinosum* », alors que le type

aurait un nombre indéterminé de  $2n=90-100$  (entre  $5x$  et  $6x$ ). Dans ce cas, le nombre 90 peut très bien provenir d'une hybridation entre  $4x$  et  $6x$ .

À la suite des travaux récents de KARLSSON dans *Flora Nordica*, ou de LETZ & al. (2012), et à titre transitoire en l'attente d'une étude complète en région méditerranéenne, nous considérons deux sous-espèces. La subsp. *glutinosum* (Fries) Corbière correspond au taxon tétraploïde à  $2n=72$ , et la subsp. *pumilum* au taxon hexaploïde à  $2n=108$  : en y incluant les nombres voisins de 90 pouvant être issus d'hybridations, ou éventuellement sous-estimés par difficultés de comptage.

LETZ D.R. & al., *Preslia* **84** : 33-69, 2012.

*C. semidecandrum* – Espèce diploïde ( $2n=36$ ).

### *Corrigiola littoralis*

Espèce basée sur  $x=9$ , en général diploïde ( $2n=18$ ) en Europe de l'Ouest. Les signalements tétraploïdes semblent accidentels (Portugal ?). Par contre des populations hexaploïdes ( $2n=54$ ) existent en Grèce, en milieux primaires : étude à poursuivre, mais apparemment non discernables par la morphologie.

### *Dianthus*

Nombre de base  $x'=15$ . Plutôt que de penser à une base  $x=8$ , il semble plus vraisemblable que ce nombre (comme pour les saponaires) dérive par dysploïdie d'un nombre plus élevé comme  $x'=18$  (voir les gypsophiles). Les quatre espèces régionales sont diploïdes ( $2n=30$ ) : *D. armeria*, *carthusianorum*, *deltoides*, *superbus*. Le signalement d'autopolyploïdes chez *D. superbus* mérite une confirmation : sans doute accidentel (en particulier cultivars), ou concernant des taxons infraspécifiques originaux absents de France.

CAROLIN R.C., *New Phytologist* **56** : 81-97 | KOVANDA M., *Preslia, Praha* **56** : 289-301, 1984 | WEISS A. & al., *New Phytologist* **156** : 85-94, 2002.

### *Gypsophila muralis*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=17$  ( $2n=34$ ) : ce nombre est le plus fréquent dans le genre *Gypsophila*. Les nombres de base de ce genre s'échelonnent de  $x'=18$  à  $x'=13$ , formant une série dysploïde sans doute descendante.

WENGER-RAZINE M., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **93** : 183-186, 1970.

### *Herniaria*

Nombre de base  $x=9$ . La taxonomie des herniaires est complexe, ce qui rend délicate l'interprétation des nombres chromosomiques. Concernant les taxons à sépales et feuilles glabres ou simplement ciliés, on peut distinguer en France deux groupes (séparés en général en deux espèces, mais ce niveau paraît surestimé !) : *H. glabra*, plante de sables à tendance annuelle, et *H. gr. ciliolata* Melderis, ensemble confiné aux pelouses littorales, pérennant, et

hautement polyploïde ( $8x-12x$ ). Concernant les taxons velus, nous n'avons en Île-de-France que des populations annuelles que nous concevons comme une seule espèce : *H. hirsuta*, chez laquelle il est possible de distinguer une sous-espèce méditerranéenne (subsp. *cinerea* (DC.) Cout.).

CHAUDHRI M.N., *Mededelingen Bot. Museum Herb. Rijksuniv. Utrecht* **285** : 440 p. (297-400), 1968.

*H. glabra* – Espèce en général diploïde ( $2n=18$ ).

Les cytotypes  $6x$  à  $12x$  doivent correspondre au groupe « *ciliolata* » ou à des intermédiaires. CHAUDHRI a constaté, sur de nombreux échantillons d'herbiers, un continuum entre des populations strictement annuelles (environ 16%) et des populations pérennantes (environ 60%) ; quelques comptages lui ont permis de vérifier le caractère diploïde des populations annuelles, mais la présence de tétraploïdes chez certaines populations vivaces.

Hors de ces résultats, la seule mention  $4x$  que nous ayons trouvée a été signalée par GALLAND sur des crêtes de l'étage alpin de l'Atlas marocain : sans doute un microtaxon endémique.

*H. hirsuta* – Espèce pour laquelle deux cytotypes ont été signalés :  $2x-4x$  ( $2n=18-36$ ). Cependant, la plupart des comptages diploïdes semblent concerner d'autres taxons, comme par exemple *H. lusitanica* Chaudhri dans la péninsule ibérique. La valence ne semble pas liée à la variabilité de l'espèce, car les deux niveaux ont été signalés aussi bien chez le type que chez la subsp. *cinerea* (DC.) Cout. ; en Grèce les deux sous-espèces sont toujours tétraploïdes. Des études complémentaires semblent donc nécessaires pour confirmer l'existence de populations diploïdes, et dans ce cas préciser leur répartition.

### *Holosteum umbellatum*

Espèce basée sur  $x=10$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=20-40$ ). En France le cytotype tétraploïde correspond à la sous-espèce *hirsutum* (Mutel) Breistr. (= *H. breistrofferi* Greuter & Charpin), plante endémique des Préalpes du S ; les autres populations (dont l'Île-de-France) seraient toutes diploïdes. Des comptages tétraploïdes ont par ailleurs été signalés en Grèce, mais ces plantes, à part leur dimensions plus robustes, ne se distinguent pas des  $2x$  : populations à étudier et à comparer à la subsp. *hirsutum* ! Le simple fait que les diploïdes de Grèce aient des feuilles à cils raides, que les tétraploïdes aient 2-3 étamines... montre le peu de valeur des caractères invoqués pour séparer la subsp. *hirsutum*. D'autre part le caractère sympatrique des deux cytotypes plaide en faveur d'une origine autotétraploïde, éventuellement polyphylétique. Un haut rang taxonomique nous paraît inapproprié pour rendre compte de cette variabilité.

### *Illecebrum verticillatum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=5$  ( $2n=10$ ).

### *Minuartia*

Variabilité identique à *Arenaria* (tous les chiffres de 9 à 15), le nombre ancestral pouvant être  $x=15$  (celui de *M. setacea*) avec ensuite dysploïdie descendante.

CELEBIOGLU T. & FAVARGER C., *Naturalia Monspelienis*, sér. Bot., **55** : 27-41, 1990 | FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **85** : 53-81, 1962 | FAVARGER C., *Revue Cytol. Biol. végét.* **25** : 277-286, 1962 | FAVARGER C. & GARRAUD L., *Bauhinia* **10** : 91-98, 1992.

*M. hybrida* – Espèce collective basée sur  $x=12$ . Mais seule la sous-espèce *hybrida* a gardé ce nombre de base : elle est tétraploïde ( $2n=48$ ). Ce taxon pourrait être proche d'un taxon souche allotétraploïde, sans doute issu d'une hybridation entre « *M. mediterranea* » (en général diploïde à  $2n=24$ ) et un autre taxon diploïde méditerranéen. Les sous-espèces *laxa* et *viscosa* sont hypotétraploïdes, basées sur  $x'=23$  ( $2n=46$ ). Reste la sous-espèce *tenuifolia* qui serait allo-hypohexaploïde, basée sur  $x'=35$  ( $2n=70$ ) ; avec  $x'=23+12$ , association des deux nombres précédents).

*M. setacea* – Espèce diploïde, basée sur  $x=15$  ( $2n=30$ ).

### *Moehringia trinervia*

Espèce diploïde, basée sur  $x=12$  ( $2n=24$ ).

### *Moenchia erecta*

Espèce diploïde sur la base  $x'=19$  ( $2n=38$ ). Ce genre est très proche de certains céraistes formant un groupe à capsules munies de dents non révolutes et possédant  $x'=19$  (par exemple *C. cerastoides* (L.) N.L. Britton ou *C. dubium* (Bastard) Guépin).

FAVARGER C. & HUYNH K.-L., *Boletim Soc. Broteriana*, Sér. 2, **53** : 493-514, 1980.

### *Petrorhagia prolifera*

La sous-espèce *prolifera* est diploïde, basée, comme chez les oeillets, sur  $x'=15$  ( $2n=30$  : vérifié en Île-de-France). *P. prolifera* comprend, en France, trois taxons qu'il nous paraît plus logique de traiter en trois sous-espèces. A partir de deux taxons diploïdes (le type et la subsp. *velutina* (Guss.) O. Bolos & Vigo méditerranéenne) s'est formé un taxon allotétraploïde ( $2n=60$ ) parfaitement intermédiaire : la subsp. *nanteuilii* (Burnat) O. Bolos & Vigo.

BALL P.W. & HEYWOOD V.H., *Watsonia* **5** : 113-116, 1962 | BALL P.W. & HEYWOOD V.H., *Bull. British Museum (Nat. Hist.) Botany* **3** : 119-172, 1964 | BÖCHER T.W. & al., *Hereditas* **41**(3-4) : 423-453, 1955 | BÖCHER W. & al., *Biologiske Skrifter* **8**(3) : 1-31 (14-20), 1955 | THOMAS S.M. & MURRAY B.G., *Plant Syst. Evol.* **141** : 243-255, 1983.

### *Polycarpon tetraphyllum*

Espèce présentant trois cytotypes, basés sur  $x=8$  : 4x-6x-8x ( $2n=32-48-64$  ; tous les autres comptages devraient être confirmés). Ces trois niveaux de ploïdie pourraient correspondre aux trois sous-espèces : 4x pour la subsp. *diphyllum* (Cav.) O. Bolos & Font Quer, 6x pour la subsp. *alsinifolium* (Biv.)

Ball, 8x pour la subsp. *tetraphyllum*. Mais cette hypothèse séduisante a été contredite, car en Grèce les trois cytotypes ne semblent pas correspondre à des morphotypes différents ; ils peuvent pousser en mélange, générant alors des individus hybrides 5x ou 7x. Les populations 4x de la subsp. *tetraphyllum* pourraient même dominer en région méditerranéenne ; les populations 8x seraient donc auto-octoploïdes, directement dérivées des 4x.

Il faudrait étudier la répartition des cytotypes en France ; a priori les cytotypes 4x et 6x restent cantonnés aux zones littorales et seul le cytotype octoploïde semble migrer dans les zones continentales : les populations franciliennes possèderaient alors  $2n=64$ .

CELEBIOGLU T. & FAVARGER C., in KAMARI G. & al., *Flora Mediterranea* **3** : 323-333 (p. 330), 1993 | FAVARGER C. & HUYNH K.-L., *Boletim Soc. Broteriana*, Sér. 2, **53** : 493-514, 1980 | RUNEMARK H., in KAMARI G. & al., *Flora Medit.* **6** : 231-232, 1996.

### *Sagina*

Nombre variable  $x=6-9-10-11$  (surtout 11). On pourrait penser à un nombre ancestral  $x=6$  qui doublerait à 12 puis subirait une dysploïdie descendante. Cependant, l'isolement de *S. gr. apetala*, et sa morphologie dérivée du gr. *procumbens* font plutôt pencher pour un nombre ancestral voisin de 12, stabilisé à 11 pour les espèces archaïques, puis soumis à une dysploïdie descendante... jusqu'à 6 pour l'espèce la plus évoluée.

CROW G.E., *Rhodora* **80**(821) : 1-91, 1978.

*S. apetala* – Espèce diploïde, basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ), et ceci pour les deux sous-espèces.

*S. nodosa* – Si l'on exclut quelques comptages divergents ne concernant pas la France (à vérifier : pour l'instant douteux), cette espèce possède en général  $2n=56$  chromosomes. Ce nombre original pourrait s'interpréter comme tétraploïde sur une base  $x'=14$ , ou hyper pentaploïde sur une base  $x'=11$  ; cependant une origine allohexaploïde associant un génome tétraploïde  $2n=44$  (taxon énigmatique compté en Suède par LÖVE & LÖVE ?) à un génome  $2n=12$  paraît séduisante. On peut remarquer par ailleurs que les graines de cette espèce paraissent intermédiaires entre les deux types de graines correspondant aux deux sections du genre : alors pourquoi pas un génome proche de *S. maxima* à  $2n=44$  et un génome proche de *S. apetala* à  $2n=12$  ?

*S. procumbens* et *S. subulata* – Espèces diploïdes, basées sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

Ce nombre est sans doute dérivé par dysploïdie de  $x=12$ .

### *Saponaria officinalis*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=14$  ( $2n=28$ ). Plutôt que de penser à une base  $x=7$ , il semble plus vraisemblable que ce nombre (comme pour les

œillets) dérive par dysploïdie d'un nombre plus élevé comme  $x'=18$  (voir les gypsophiles).

DI BUCCHIANICO S. & al., *Microscopy Research Techn.* **71** : 730-736, 2008.

### *Scleranthus*

Nombre de base  $x=11$ .

TRELA-SAWICKA Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **9** : 59-63, 1966.

Le groupe de *S. annuus* présente deux cytotypes : diploïde et tétraploïde ( $2n=22-44$ ). Cependant, tous les comptages effectués sur les deux sous-espèces présentes dans la région semblent tétraploïdes ( $2n=44$ ).

*S. perennis* – Espèce diploïde ( $2n=22$ ).

### *Silene*

Nombre de base  $x=12$ , sauf pour le groupe de *S. conica*. Presque toutes les espèces, diploïdes, possèdent donc  $2n=24$ . Des populations tétraploïdes existent seulement chez *S. vulgaris*, mais localisées à la région méditerranéenne (elles pourraient constituer une sous-espèce *macrocarpa* Turritt). Seule *S. conica* fait donc exception dans notre région, avec un nombre de base  $x=10$  ( $2n=20$ ). MIEGE & GREUTER (1973) sont les seuls à signaler, chez les silènes, un comptage  $2n=12$ , en Crête ; le nombre de base serait alors  $x=6$ , et la plupart des espèces du genre seraient tétraploïdes : à confirmer, mais sans doute accidentel !

BALTISBERGER M. & AESCHIMANN D., *Berichte Geobotanischen Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **54** : 51-60, 1988 | BARI E.A., *New Phytologist* **72** : 833-838, 1973 | BADR A. & al., *Cytologia* **52** : 63-68, 1987 | DEGRAEVE N., *Boletim Soc. Brot., Sér. 2*, **53** : 595-643, 1980 | KHOSHOO T.N. & BHATIA S.K., *Proceedings Indian Acad. Sciences, Sect. B*, **57**(6) : 368-378, 1963 | MIEGE J. & GREUTER W., *Annales Musei Goulandris* **1** : 106-107, 1973 | MORTON J.K., *Sida* **21**(3) : 1669-1674, 2005 | TALAVERA S. & BOCQET G., *Lagascalia* **6**(1) : 101-116, 1976.

### *Spergula*

Nombre de base  $x=9$ . Les trois espèces de la région sont diploïdes ( $2n=18$ ).

### *Spergularia*

Ce genre *Spergularia*, aussi basé sur  $x=9$  ( $2x$  à  $8x$ ), peut être inclus dans le genre précédent.

KUR P. & al., *Prestlia* **84** : 905-924, 2012 | MONNIER P., *Naturalia Monspelienis, sér. Bot.*, **8** : 141-156, 1957 | RATTER J.A., *Notes RBG Edinburgh* **25** : 293-303, 1964 | RATTER J.A., *Notes RBG Edinburgh* **34** : 411-428, 1976 | RATTER J.A., *Notes RBG Edinburgh* **43**(2) : 283-297, 1986.

*S. rubra* (= *Spergula rubra* (L.) Bartl.) – Espèce en général tétraploïde ( $2n=36$ ).

Plusieurs cytotypes ont été signalés dans la littérature :  $2x-4x-6x-8x$  ( $2n=18-36-54-72$ ). Les populations diploïdes pourraient n'appartenir qu'à d'autres espèces morphologiquement très proches (comme *S. nicaeensis* Sarato en région méditerranéenne, ou *S.*

*echinosperma* (Celak.) Asch. & Graebner en Europe centrale). Ainsi, dans la péninsule ibérique, la séparation de *S. purpurea* (Pers.) G. Don fil. (= *Spergula purpurea* (Pers.) D. Dietr.), taxon  $2x$  ou  $4x$  absent de France, explique une partie des comptages diploïdes. Les populations hexaploïdes paraissent rares, malgré les propos de RATTER, et sans doute accidentelles : signalées en France dans l'Hérault, mais vraisemblablement simples individus parmi les tétraploïdes. Les populations octoploïdes sont douteuses (à confirmer). En conclusion, seul le cytotype  $4x$  ( $2n=36$ ) semble confirmé à grande échelle ; origine allotétraploïde à élucider, éventuellement issue des populations  $2x$  attribuées à *S. rubra*, croisées avec *S. purpurea*.

*S. segetalis* (= *Spergula segetalis*) – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

### *Stellaria*

Nombre variable :  $x=10-11-12-13-14$  (surtout  $13 : 2x$  à  $8x$ ). En Île-de-France existent tous ces nombres :  $x=14$  (*S. aquatica*),  $x=13$  (*S. graminea*, *S. holostea*, *S. nemorum* et *S. palustris*),  $x=12$  (*S. alsine*) et  $x=11-10$  (*S. media*).

MORTON J.K., *Sida* **21**(3) : 1669-1674, 2005.

*S. alsine* – Espèce basée sur  $x=12$ , diploïde ( $2n=24$ ).

*S. aquatica* (= *Myosoton aquaticum*) – Espèce basée sur  $x=14$ , diploïde ( $2n=28$ ).

*S. graminea* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  basés sur  $x=13$  ( $2n=26$  et  $52$ ). Jusqu'à présent, les populations tétraploïdes n'ont été signalées qu'en Europe du N (Pays-Bas, Scandinavie) et en Europe centrale (Bohême, Moravie...). Les populations régionales sont donc vraisemblablement diploïdes, même si une recherche des cytotypes en Belgique et en France fait défaut. Une divergence existe pour l'explication du niveau triploïde présenté par de rares individus. Ils résultent logiquement d'une hybridation entre les deux cytotypes. Cependant, aux Pays-Bas où ces individus sont mâles-stériles, ils peuvent apparaître en l'absence des tétraploïdes ; les auteurs proposent une origine par intervention de gamètes non réduits, hypothèse qui, si elle est confirmée, conduit à l'existence potentielle de tels individus sur l'ensemble de l'aire des diploïdes. En Scandinavie, par contre, des triploïdes existent à proximité de tétraploïdes et ils sont fertiles avec un nombre hypertriploïde ; leurs graines sont nettement plus petites. Puisque l'on constate une absence de triploïdes hors de l'aire des tétraploïdes (peut-être faute de prospections), il vaut mieux concevoir ces individus  $3x$  accidentels comme issus d'une hybridation plus ou moins ancienne, avec localement une possibilité de stabilisation.

GADELLA W.J., *Proc. Kon. Ned. Acad. Wetenschappen, ser. C*, **80** : 161-171, 1977 | HARMAJA H., *Ann. Bot. Fennici* **29**(4) : 325-327, 1992.

*S. holostea* – Espèce basée sur  $x=13$ , diploïde ( $2n=26$ ).

*S. media* – Espèce basée sur  $x=11$ , présentant trois sous-espèces entre lesquelles des erreurs de détermination ont pu conduire à des comptages erronés ; ainsi, nous ne tiendrons pas compte des nombres diploïdes signalés chez le type. Les trois sous-espèces existent dans la région. La subsp. *pallida* est diploïde ( $2n=22$ ). La subsp. *neglecta* présente deux cytotypes : en général diploïde ( $2n=22$ ), parfois tétraploïde ( $2n=44$ ). Il faudrait cependant vérifier si les populations tétraploïdes n'appartiendraient pas à la subsp. *media* développée dans des milieux riches et frais, ou à d'autres taxons méditerranéens ? S'il existe un cytotype  $4x$ , celui-ci est alors autotétraploïde et doit donc présenter des quadrivalents à la méiose, alors que la subsp. *media* ne présente que des bivalents. La subsp. *media* est un taxon sans doute allotétraploïde formé par l'association des génomes des deux autres sous-espèces. Un tel montage devrait donner  $2n=44$  : or, ce nombre a été confirmé surtout en région méditerranéenne. Ailleurs, il semble que seul un cytotype aneuploïde à  $2n=40$  ait migré ; les populations régionales devraient donc posséder 40 chromosomes. Le nombre  $2n=42$  a aussi été cité, apparaissant le plus souvent au contact entre les deux autres cytotypes, mais aussi indiqué dans le N de l'aire (Pays-Bas, Scandinavie, Pologne) où il confirme une certaine instabilité (parfois dans une même racine). Le travail le plus abouti que nous ayons trouvé, celui de SCHOLTE (1978), garde sa pertinence sur l'Île-de-France, mais mérite des études complémentaires en région méditerranéenne. En effet, la présence d'un cytotype à  $2n=44$  dans cette région coïncide curieusement avec la répartition de *S. cupaniana* (Jordan & Fourr.) Béguinot. Nous avons déjà insisté sur ce taxon méconnu qui cumule deux caractères corrélés absent des trois autres sous-espèces : pilosité glanduleuse généralisée et pétales très larges ! Certes, cette plante se rapproche par ses autres caractères de la subsp. *neglecta*, mais son originalité devient saillante à sa limite nord, c'est-à-dire sur la Côte d'Azur. Par contre, de la Sicile à la Grèce, sa reconnaissance se complique par de nombreux intermédiaires (dont fait sans doute partie la « subsp. » *postii* Holmboe). La confusion en région méditerranéenne, zone d'origine du complexe, montre bien qu'il n'y a qu'une espèce biologique ; la séparation en trois espèces ne traduit qu'une illusion en limite d'aire !

SCHOLTE G.A.M., *Proc. Kon. Ned. Acad. Wetenschappen, ser. C*, **81** : 442-465, 1978 | SINHA R.P. & WHITEHEAD F.H., *The New Phytologist* **64**(2) : 343-345, 1965.

*S. nemorum* – Espèce basée sur  $x=13$ , diploïde ( $2n=26$  : valable pour les différentes sous-espèces françaises).

*S. palustris* – Espèce sans doute basée sur  $x=13$ , comme *S. graminea* dont elle est très proche, mais

hautement polyploïde. Ont été cités des nombres voisins de 130 (décaploïde) et de 182 ( $14x$  ; avec une forte aneuploïdie faisant varier les nombres entre 174 et 188). L'origine de cette polyploïdie reste inexpliquée ; à rechercher peut-être au Moyen-Orient ?

#### *Vaccaria hispanica*

Espèce diploïde, basée, comme les oeillets, sur  $x'=15$  ( $2n=30$ ). Les apex racinaires contiennent un nombre important de cellules endopolyploïdes à  $2n=60$ .

## CELASTRACEAE

Rappelons que certaines flores incluent dans cette famille les Parnassiacées (*Parnassia palustris*). Le nombre de chromosomes est particulièrement variable dans la famille (nombre de base allant de 8 à 23). Il est vraisemblable que la tribu des *Euonymées* possède un nombre ancestral de  $x=8$ .

#### *Euonymus*

Nombre de base  $x=8$  (en général  $4x$  ou  $8x$ ). Ce genre d'environ 130 espèces montre une remarquable stabilité du nombre de chromosomes :  $2n=32$  ou 64. Presque tout le genre *Euonymus* étant au moins tétraploïde, on pourrait penser à un nombre de base paléopolyploïde  $x'=16$ . Cependant, dans l'E himalayen a été signalée une espèce diploïde (à confirmer) : *E. echinatus* Wall. Il faudrait vérifier si cette espèce a une position archaïque ou au contraire évoluée. Le genre voisin *Celastrus*, basé sur  $x'=23$ , ne permet pas de statuer.

*E. europaeus* – Espèce présentant deux cytotypes :  $4x$  ( $2n=32$ ), ou  $8x$  ( $2n=64$ ) ; attention cependant à la fréquence d'endomitoses octoploïdes dans les racines. Les cytotypes  $8x$  n'ont été signalés qu'en Europe centrale (Autriche, Hongrie, Pologne, Slovaquie), et les populations franciliennes sont donc sans doute tétraploïdes.

## CERATOPHYLLACEAE

Famille archaïque, réduite au seul genre *Ceratophyllum*.

LES D.H., *Taxon* **37** : 326-345, 1988.

#### *Ceratophyllum*

Nombre de base  $x=12$ . Les deux espèces sont en général diploïdes ( $2n=24$ ), ce qui devrait être le cas dans la région. Des comptages tétraploïdes et hexaploïdes ont été rarement signalés (stabilité à vérifier) ; le bouturage très efficace pourrait localement favoriser ces cytotypes. Les travaux de

LES conduisent à la reconnaissance de 3 espèces, dans le groupe de *C demersum*, sur la seule base de la morphologie des épines. D'après lui, *C. demersum* s.s. serait toujours diploïde ; les populations hexaploïdes correspondraient à *C. oryzetorum* V. Komarov, plante intermédiaire entre le type et *C. platyacanthum* Chamisso. Mais la répartition sporadique à la fois des populations à 5 épines, et des populations polyploïdes, va plutôt dans le sens de simples mutations locales maintenues par multiplication végétative. Sur une base aussi ténue, nous ne pouvons accepter ces « espèces » ; avant, il serait nécessaire de vérifier le déterminisme génétique des types de fruits, d'effectuer des comptages à plus grande échelle chez les trois taxons, et de vérifier si les populations polyploïdes possèdent une variabilité ou ne sont que clonales...

## CISTACEAE

L'hypothèse de MARKOVA de considérer le nombre de base de la famille comme celui des cistes ( $x=9$ ) ne correspond pas à l'arbre phylogénétique. Au contraire, les cistes semblent correspondre au genre le plus spécialisé. Le genre basal serait le genre *Fumana* dont les éléments de structure florale se retrouvent chez certaines Malvales. Or, ce genre montre  $2n=32$  chromosomes. Impossible, pour le moment, d'affirmer que le nombre de base serait  $x=8$ , faute de diploïdes. Le genre *Helianthemum*, plus spécialisé, ne permet pas de résoudre cette question compte tenu de son nombre de base  $x=10$  (dysploïdie à  $x=11$ ) dont l'origine est là aussi méconnue. Au-delà, une dysploïdie descendante conduit à  $x=9$  chez les Cistes, et accessoirement (genre *Tuberaria*) à  $x=7$ , puis  $x=6$  (à nouveau sans diploïdes).

GUZMAN B. & VARGAS P., *Organisms, Diversity Evol.* **9** : 83-99, 2009 | LEITAO M.T. & ALVES M.C., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **50** : 247-263, 1976 | MARKOVA M., *Plant Syst. Evol.* **123**(4) : 283-315, 1975 | PROCTOR M.C.F., *Watsonia* **8** : 154-159, 1955.

### *Cistus umbellatus*

Espèce diploïde, basée, comme tous les autres cistes, sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

### *Fumana procumbens*

Espèce tétraploïde, basée, comme les autres espèces du genre, sur  $x=8$  ( $2n=32$ ). L'absence de diploïdes permet d'envisager un nombre secondaire  $x'=16$ .

BOGDANOVIC S. & al., *Plant Biosystems* **146**(1) : 69-85, 2012.

### *Helianthemum*

Nombre de base  $x=10$ , avec dysploïdie à 11.

BOUHARMONT J., *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **38**(4) : 415-420, 1968 | PROCTOR M.C.F., *Journal of Ecol.* **44**(2) : 675-692, 1956.

Les espèces régionales sont toutes diploïdes : *H. apenninum* et *H. nummularium* sont basés sur  $x=10$  ( $2n=20$ ), alors que *H. oelandicum* est basé sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Signalons que la dysploïdie à  $x=11$  toucherait aussi le groupe de *H. apenninum* ; ce nombre a en effet été signalé (à confirmer) chez la « sous-espèce *lazarei* Raynaud » du Pays basque, taxon à étudier.

### *Xolantha guttata* = *Tuberaria guttata*

Espèce basée sur  $x=6$ , présentant des populations  $6x$  et  $8x$ . Nous avons avec le genre *Tuberaria* (*nomen conservandum*) un nouvel exemple de typification maladroite. On est dans l'obligation d'utiliser *Tuberaria guttata* puisqu'il s'agit de l'espèce choisie pour type, et donc d'éliminer *Xolantha* pourtant prioritaire. Si l'on veut séparer les espèces vivaces basées sur  $x=7$  dans un genre (le niveau sous-genre nous semble suffisant !), il faut alors adopter *Diatelia* Demoly.

BOSCAIU M. & al., *Plant Biosystems* **142**(1) : 17-23, 2008 | GALLEGO M.J. & APARICIO A., *Plant Syst. Evol.* **184** : 11-25, 1993 | PROCTOR M.C.F., *Journal of Ecol.* **48**(1) : 243-253, 1960 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8**(1) : 47-49, 1970.

Cette espèce appartient à un complexe qui nous paraît suffisamment inextricable pour ne concevoir qu'une espèce collective, incluant alors les populations  $4x$  ! Il n'y a plus de diploïdes : sans doute éliminés par les polyploïdes plus compétitifs (possibilité d'envisager un nombre secondaire  $x'=12$  ; des populations diploïdes, à vérifier, ont cependant été signalées au Proche-Orient). Les  $6x$  et  $8x$  sont parfois difficiles à nommer ; d'après GALLEGO & APARICIO, les taxons octoploïdes se sont formés par hybridation entre tétraploïdes, certains étant sans doute allotétraploïdes ; les taxons hexaploïdes se seraient formés par rétrocroisement entre  $8x$  et  $4x$ . *X. guttata* représenterait alors un taxon hétérogène regroupant des populations d'origines variées. En France, SCHOTSMAN a confirmé la valence  $6x$  dans le Midi et l'O, mais n'a compté que des populations  $8x$  en Sologne. Les hexaploïdes semblent avoir une répartition méditerranéo-atlantique, remontant jusqu'au Royaume-Uni. Les populations franciliennes se situent plutôt en continuité de celles de Sologne, et pourraient donc être octoploïdes ( $2n=48$ ).

## COMPOSITAE (= ASTERACEAE)

L'histoire de la naissance des Composées semble tout aussi complexe que celle des principales grandes familles. Des phénomènes de duplication du génome

pourraient expliquer l'extraordinaire diversification de ce groupe, et son expansion mondiale. Une première duplication semble avoir eu lieu au niveau de la souche Composées-Calycéracées. On trouve ensuite une trace de triplication (formation d'un ancêtre paléo-hexaploïde) à la base de la plupart des Composées (peut-être postérieure à la séparation de la sous-famille des Barnadésioïdées ?). Ces duplications étant suivies de rapides dysploïdies descendantes, l'évolution des nombres de base est difficile à rétablir.

BARKER M.S. & al., *American J. Bot.* **103**(7) : 1203-1211, 2016 | MOTA L. & al., *Genome Biol. Evol.* **8**(11) : 3516-3528, 2016 | SEMPLE J.C. & WATANABE K., in FUNK V.A. & al., *Systematics, evol., biogeography Compositae*, **Chap. 4** : 61-72, 2009.

La diversité des nombres est immense dans cette grande famille. Les nombres s'échelonnent entre  $2n=4$ , avec le minimum de deux chromosomes de base des plantes à fleurs, et  $2n=432$  ( $48x$  basé sur  $x=9$ ) : ces deux extrêmes dans la seule tribu des Astérées. Une fois écartés les taxons récemment polyploïdes, les nombres de base varient de  $x=2$  à  $x=11$ . Comme dans les autres familles, il faut être très prudent dans l'analyse de ces nombres ; de nombreux travaux restent à faire pour élucider leurs histoires variées. Ainsi, un même nombre 9, souvent ancestral chez de nombreuses Composées, peut également provenir d'une allopolyploïdie  $5 + 4$  (genre *Chrysopsis*). Le nombre de base ancestral pourrait être  $x=9$ . Mais il aurait subi très tôt une triplication conduisant au nombre secondaire  $x'=27$ , à partir duquel des dysploïdies descendantes auraient donné les autres nombres. Pour aborder cette immense famille, nous avons séparé les principales sous-familles et tribus. Trois sous-familles sont représentées dans la région : Astéroïdées (avec 8 tribus), Carduoïdées (chardons et centaurees) et Cichorioïdées (liguliflores : fleurs toutes en languette à 5 dents, et présence de latex), ces deux dernières avec une seule tribu. Pour la sous-famille la plus diversifiée, les tribus ont été placées par ordre alphabétique : Anthémidées, Astérées, Calendulées, Eupatoriées, Gnaphaliées, Hélianthées, Inulées, Sénécionées. Deux d'entre elles ne contiennent, dans la région, qu'une seule espèce : Calendulées (Souci des champs) et Eupatoriées (Eupatoire chanvrine).

FERNANDES A. & QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **45** : 5-121, 1971 | KUZMANOV B.A. & KOZUHAROV S., *Bull. Institut Bot. (Acad. bulgare sci.)* **24** : 125-137, 1973 | KUZMANOV B.A. & al., *Fitologija* **44** : 3-15 et 16-31, 1993 | MORTON J.K., *Watsonia* **11** : 211-223, 1977 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **47** : 299-314, 1973 | QUEIROS M. & VIERA M.C., *Lagascalia* **16**(1) : 15-24, 1990 | VOGT R. & OBERPRIELER C., *Willdenowia* **38**(2) : 497-519, 2008.

#### Sous-famille des ASTEROIDEES

Nombre de base, sans doute  $x=10$ . Ce nombre existe effectivement chez les Inulées et Sénécionées, mais a subi une dysploïdie fréquente à  $x=9$  qui est dominant,

au point que certains auteurs préférèrent  $x=9$  comme nombre de base.

#### Tribu des Anthémidées

Nombre de base  $x=9$  (issu de  $x=10$  par dysploïdie) ; dysploïdie descendante à  $x=8$  pour certaines armoises. Cette tribu pourrait dériver d'anciennes Astérées sud-africaines, aussi à  $x=9$ . L'ensemble des genres *Anthemis*, *Chamaemelum*, *Cladanthus*, *Cota*, *Matricaria*, *Tripleurospermum* ne devrait constituer qu'un seul genre (voir exemples d'hybridations ci-dessous). Cette option synthétique, parfaitement justifiée sur le plan génétique, aurait permis une meilleure stabilisation de la nomenclature : les limites entre « genres » risquent encore de fluctuer ! Une solution intermédiaire sage serait de regrouper seulement les genres *Anthemis-Cota-Tripleurospermum*. Malheureusement, aucun indice ne permet de penser que les taxonomistes accepteraient un traitement logique en sous-genres. Pour éviter de trop s'écarter de la nomenclature « officielle », et devant le manque de certaines combinaisons nomenclaturales, nous avons cependant maintenu les noms proposés dans les articles récents.

DOWRICK G.J. & EL BAYOUMI A.S., *Genetics Research* **13**(3) : 241-250, 1969 | HEYWOOD V.H. & HUMPHRIES C.J., in HEYWOOD V.H. & al. *The biology and chemistry of the Compositae* Chap. **31** : 851-898, 1977 | MITSUOKA S. & EHRENDORFER F., *Österr. Bot. Z.* **120** : 155-200, 1972 | NAGL W. & EHRENDORFER F., *Plant Systematics Evol.* **123** : 35-54, 1974.

#### Achillea

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  à  $10x$ ).

EHRENDORFER F. & GUO Y.-P., *Willdenowia* **36** : 69-87, 2006 | GUO Y.-P. & al., *Taxon* **53**(3) : 657-672, 2004 | GUO Y.-P. & al., *Taxon* **57**(1) : 153-169, 2008 | GUO Y.-P. & al., *New Phytologist* **166** : 273-290, 2005 | SCHNEIDER I., *Österreich. Bot. Zeitschrift* **105**(1-3) : 111-158, 1958.

*A. millefolium* – Espèce appartenant à un complexe polyploïde :  $2x-4x-6x-8x$  ( $2n=18-36-54-72$ ). Ce groupe, trop difficile pour être détaillé ici (voir EHRENDORFER & GUO, 2006 : 83-84), n'est représenté dans la région que par *A. millefolium* au sens le plus strict : taxon hexaploïde ( $2n=54$ ). Le séquençage classique d'ADN ne permet pas une bonne différenciation des taxons de ce complexe ; par contre, une nette différenciation apparaît après amplification de certains segments. Les populations hexaploïdes possèdent des éléments provenant de la plupart des autres taxons. Ce polymorphisme découle sans doute d'une origine polyphylétique, résultat de diverses hybridations. Cette situation incite à accepter ce réseau comme une seule espèce biologique.

*A. ptarmica* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ). En Europe, deux sous-espèces correspondent à des adaptations à des climats froids, soit septentrionaux (*A. salicifolia* Besser), soit montagnards (subsp. *pyrenaica* (Godron) Heimerl, de l'Espagne au S du Massif

Central); ces deux taxons possèdent également  $2n=18$ .

### *Anthemis*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  à  $8x$  : les polyploïdes surtout chez les espèces vivaces). Ce genre peut s'hybrider avec : *Chamaemelum*, *Cota*, *Matricaria*, *Tripleurospermum*. Les deux espèces locales sont diploïdes ( $2n=18$ ) : *A. arvensis* et *A. cotula*. De rares individus triploïdes ( $2n=27$ ) accidentels ont été repérés chez *A. arvensis*.

KUZMANOV B. & al., *Candollea* **36** : 19-76, 1981 | OBERPRIELER C., *Bocconea* **9** : 1-328, 1998 | YAVIN Z., *Israel J. Bot.* **19** : 137-154, 1970.

### *Artemisia*

Nombre de base  $x=9$ , avec dysploïdie par fusion d'une paire à  $x=8(-7)$ , phénomène polyphylétique, et différentes séries polyploïdes de  $2x$  à  $16x$  ( $2n=14$  à  $144$ ).

OLIVA BRANAS M. & VALLES XIRAU J., *Canadian J. Bot.* **72**(8) : 1126-1135, 1994 | PELLICER J. & al., *Collectanea Bot. (Barcelona)* **27** : 19-27, 2008 | TORRELL M. & al., *Taxon* **48**(4) : 721-736, 1999 | TORRELL M. & VALLES J., *Genome* **44**(2) : 231-238, 2001 | VALLES XIRAU J., *Anales Jard. Bot. Madrid* **44**(1) : 79-96, 1987 | VALLES XIRAU J. & SILJAK-YAKOVLEV S., *Canadian J. Bot.* **75** : 595-606, 1997.

Avec  $x=9$ .

Trois espèces sont diploïdes ( $2n=18$ ) : *A. absinthium*, *A. annua*, *A. biennis*. Des individus  $4x$  ont été détectés dans une population polonaise de *A. absinthium*; à considérer comme accidentel. Des individus  $4x$  ont été créés par utilisation de la colchicine chez *A. annua*, dans le but d'améliorer la production de terpénoïdes chez cette espèce médicinale.

DE JESUS-GONZALEZ L. & WEATHERS P.J., *Plant Cell Reports* **21** : 809-813, 2003 | KONOWALIK K. & al., *Ann. Bot. Fennici* **47** : 477-488, 2010 | KREITSCHITZ A. & VALLES J., *Folia Geobotanica* **38** : 333-343, 2003 | MALIK R.A. & al., *Cytologia* **75**(3) : 273-276, 2010.

*A. campestris* – Espèce présentant trois cytotypes :  $2x-4x-6x$ . En France, les trois cytotypes correspondent à trois taxons distincts. La subsp. *glutinosa* (Besser) Batt. (= *A. glutinosa* Besser), diploïde, affectionne les pelouses xérophiles du Midi. La subsp. *campestris* (la seule présente en Île-de-France), tétraploïde ( $2n=36$ ), colonise les pelouses sur sables calcaires dans toute la France continentale tempérée. Enfin, la subsp. *maritima* (DC.) Arcangeli (= *A. crithmifolia* L.) est un taxon hexaploïde des dunes du littoral atlantique.

TORRELL M. & al., *Bocconea* **13** : 623-628, 2001.

Avec  $x=8$  : dysploïdie par soudure de deux paires.

MARTINOLI G. & OGLIOTTI P., *Giornale Bot. Italiano* **104** : 373-387, 1970.

*A. verlotiorum* – Espèce hexaploïde ( $2n=48$ ). Plante sans doute allopolyploïde, dont les parents doivent être recherchés en Chine, son pays d'origine. La proximité morphologique avec *A. vulgaris* autorise à penser qu'il s'agit d'un des parents. Les deux peuvent

d'ailleurs s'hybrider en donnant des individus tétraploïdes. Comme chez de nombreuses espèces polyploïdes et à forte multiplication végétative, on trouve des individus (ou de simples cellules) aneuploïdes (entre 48 et 54) : à considérer comme accidentel. Certains de ces comptages incluent sans doute des chromosomes B.

BRENAN J.P.M., *Watsonia* **1**(4) : 209-223, 1950 | GABRIELIAN E. & VALLES XIRAU J., *Willdenowia* **26** : 245-250, 1996.

*A. vulgaris* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ; vérifié en Île-de-France).

Cette espèce appartient à un complexe polyploïde ( $2x$  à  $6x$ ). Tous les taxons voisins d'Amérique du Nord, basés sur  $x=9$ , ont été séparés en une dizaine d'espèces propres à ce continent. Dans l'Himalaya, on trouve aussi une série euploïde basée sur  $x=9$  ( $2x-4x-6x$ ), qui pourrait représenter un groupe ancestral. Un taxon  $4x$  intermédiaire à  $2n=34$  existe au Japon où il a pu se former par hybridation. Mais tous ces comptages méritent une vérification étant donnée la fragilité de la paire de chromosomes la plus grande, issue d'une soudure. L'appartenance de ces taxons orientaux à *A. vulgaris* reste à confirmer.

KECK D.D., *Proceedings California Acad. Sciences* **25**(17) : 421-468, 1946.

### *Chamaemelum*

Nombre de base  $x=9$ .

*C. nobile* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

Ce genre s'hybride avec *Anthemis*; les individus hybrides produisent du pollen en partie fertile.

### *Cladanthus*

Nombre de base  $x=9$ .

*C. mixtus* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

### *Cota*

Nombre de base  $x=9$ . Ce genre s'hybride avec *Anthemis* et *Tripleurospermum*, mais les individus hybrides semblent totalement stériles.

*C. tinctoria* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

### *Glebionis*

Nombre de base  $x=9$ .

*G. segetum* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

Des tétraploïdes (et hybrides  $3x$ ) ont été créés expérimentalement par action de la colchicine.

PACIOLLA C. & al., *Plant Biosystems* **144**(3) : 563-567, 2010.

### *Leucanthemum*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  à  $12x$ , rarement  $22x$ ). Les spécialistes distinguant une quarantaine d'espèces dans ce genre difficile, mais nous préférons un traitement plus synthétique. La polyploïdie a joué un rôle important puisque le nombre de chromosomes

peut atteindre  $2n=198$ . En France, le niveau dodécaploïde ( $2n=108$ ) est atteint par *L. maximum* (Ramond) DC., dans les Pyrénées. Mais l'hybridation a créé un système en réseau difficile à détricoter.

BÖCHER T.W. & LARSEN K., *Watsonia* **4** : 11-16, 1957 | FAVARGER C., *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* **32**(2) : 1209-1243, 1975 | FAVARGER C. & VILLARD M., *Bull. Soc. Bot. Suisse* **75** : 57-79, 1965 | KONOWALIK K. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **92** : 308-328, 2015 | MARCHI P. & al., *Caryologia* **36**(1) : 1-18, 1983 | MARCHI P., *Webbia* **38** : 541-544, 1984 | OBERPRIELER C. & al., *Flora* **207** : 862-867, 2012 | PRZYWARA L. & SCHMAGER J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **11** : 105-116, 1968 | PRZYWARA L., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **17** : 55-73, 1974 | VILLARD M., *Bull. Soc. Bot. Suisse* **80** : 96-188, 1970 | VOOGT R., *Ruizia* **10** : 1-261, 1991.

*L. vulgare* – Espèce complexe, formant une série polyploïde ( $2x$  à  $10x$ ) ; le problème s'intensifie par les liens réticulés avec la série parallèle de *L. atratum* (Jacq.) DC. (plante des Alpes et des Apennins). Les liens de parenté étroits entre les cytotypes impliquent, pour nous, un traitement infraspécifique (au moins aux niveaux  $2x-4x$ ) ! Cette position synthétique est confirmée par les hybrides fertiles entre cytotypes ! L'isolement en milieu naturel, et donc le maintien d'une certaine pureté de ces cytotypes, n'est permis que par un isolement écologique. La situation paraît cependant différente pour les hauts polyploïdes ; il semble que leur origine soit allopolyploïde ; elle ferait intervenir, pour les  $6x$  et  $8x$ , un taxon encore méconnu (peut-être du groupe de *L. graminifolium* Lam.). Leur traitement dans une (ou plusieurs ?) espèce différente peut alors se justifier. Les populations diploïdes, correspondant à la subsp. *vulgare*, affectionnent plutôt les pelouses calcicoles bien drainées. Les populations tétraploïdes que nous nommerons subsp. *ircutianum*, ont colonisé tous les milieux herbeux mésophiles et eutrophisés. Ces populations tétraploïdes dominent certainement en Île-de-France ; répartition des diploïdes à préciser ! FAVARGER suggérait une origine autotétraploïde de la subsp. *ircutianum*. Cependant, des études phylogénétiques récentes ont identifié une influence de *L. virgatum* (Desr.) Clos, rare taxon endémique des Alpes ligures ; un niveau spécifique pourrait se justifier si *ircutianum* possédait la totalité du génome de *virgatum* : cela reste encore à prouver.

OBERPRIELER C. & al., *Nordic J. Bot.* **29** : 370-377, 2011.

### *Matricaria*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  et  $4x$ ). Ce genre s'hybride difficilement avec *Anthemis* ou *Tripleurospermum*, donnant des individus stériles. Les deux espèces locales sont diploïdes ( $2n=18$ ) : *M. chamomilla* et *M. discoidea*. Des individus tétraploïdes ont été créés chez *M. chamomilla*, afin d'essayer d'améliorer la production de composés actifs chez cette plante médicinale. Parmi les Anthémidées à larges capitules, la Matricaire discoïde est la seule espèce sans fleurs ligulées ; ce caractère correspond à une forte autogamie.

### *Tanacetum*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  à  $10x$ ). Les deux espèces locales sont diploïdes ( $2n=18$ ) : *T. parthenium* et *T. vulgare*. Des individus tétraploïdes ont été trouvés chez *T. parthenium* en Iran ; ils apparaissent généralement en mélange avec les diploïdes. Il faudrait confirmer qu'il ne s'agit pas d'endopolyploïdie ! Ils ne semblent jamais acquérir d'autonomie ; phénomène à considérer pour l'instant comme secondaire.

CHEHREGANI-RAD A. & al., *Chromosome Bot.* **7** : 97-100, 2012 | GHASEMKHANI T. & al., *Chromosome Bot.* **8** : 103-108, 2013.

Des individus  $3x$  accidentels, parmi les diploïdes de *T. vulgare* : sans doute par intervention d'un gamète non réduit. Des individus  $3x$  de *T. parthenium* ont aussi été utilisés en expérimentation, sans doute d'origine artificielle : à vérifier en milieu naturel !

### *Tripleurospermum*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  et  $4x$ ). Ce genre s'hybride avec *Anthemis* et *Cota*, rarement avec *Matricaria*, mais les individus hybrides semblent totalement stériles.

*T. maritimum* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=18-36$ ). La sous-espèce *maritimum* (incluse subsp. *vinicaule* P.D. Sell) se localise, comme son nom l'indique, sur le littoral ; elle semble toujours diploïde. Par contre, la subsp. *inodorum* envahit tous les milieux secondaires et présente les deux cytotypes, les  $4x$  étant autotétraploïdes. Les deux cytotypes ont une répartition différente, le diploïde plutôt atlantique, le tétraploïde plus continental. Dans la région, le climat correspond au cytotype diploïde : de rares mentions d'individus tétraploïdes adventices (cimetière Montparnasse). En France les populations tétraploïdes existent spontanément dans le Nord-Est (Alsace-Lorraine). Les hybrides triploïdes ( $3x=27$ ) entre les deux cytotypes s'obtiennent aisément, mais semblent rares dans la nature.

ARORA O.P. & MARHUSOODANAM K.J., *Cytologia* **46** : 773-779, 1981 | KAY Q.O.N., *Watsonia* **7** : 130-141, 1969 | KAY Q.O.N., *Watsonia* **9** : 81-107, 1972 | LANKOSZ-MROZ M., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **19** : 93-105, 1976 | LANKOSZ-MROZ M., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **26** : 55-73, 1984.

### Tribu des *Astérées*

Nombre de base  $x=9$  (sans doute issu de  $x=10$  par dysploïdie). Une dysploïdie descendante peut conduire jusqu'à  $x=4$  (exceptionnellement jusqu'à  $x=2$  chez une espèce américaine : *Haplopappus gracilis* (Nutt.) Gray ; double fusion à partir de  $x=4$ ) : nombres dominants 9-8-5.

JONES A.G. & YOUNG D.A., *Systematic Bot.* **8**(1) : 71-84, 1983 | NESOM G.L., *Phytologia* **77**(3) : 141-297, 1994.

### *Aster*

Nombre de base  $x=9$ .

CASTRO S. & al., *Evolutionary Ecol.* **25**(4) : 795-814, 2011 | KOVANDA M., *Thaiszia* **12** : 83-87, 2002 | MANDAKOVA T. & MÜNZBERGOVA Z., *Annals Bot.* **98** : 845-856, 2006 | MANDAKOVA T. & MÜNZBERGOVA Z., *Plant Systematics Evol.* **274** : 155-170, 2008 | MÜNZBERGOVA Z. & al., *Perspectives Plant Ecol. Evol. Syst.* **13** : 151-162, 2011.

*A. amellus* – Espèce comprenant divers cytotypes :  $2x(-4x-)6x$  ( $2n=18-36-54$ ). En Europe centrale, la plupart des populations sont soit  $2x$ , soit  $6x$ , et se différencient par divers caractères ténus, au point que certains auteurs proposent de les séparer en espèces : au sens strict, *A. amellus* serait alors diploïde (l'autre se dénommant alors *A. scepusiensis* Kanitz). En fait, ces polyploïdes seraient plutôt autohexaploïdes ; les caractères morphologiques ne permettant pas une détermination certaine des cytotypes, le niveau spécifique n'est pas acceptable. D'autres polyploïdes existent dans l'aire générale du complexe ; tous sont rapportés à des sous-espèces (ou pour certains des espèces) dont l'aire n'atteint pas la France (tétraploïdes dans le Caucase ; hexaploïdes continentaux). Or, les populations franciliennes étaient en extrême limite ouest de l'aire de répartition, et donc non concernées par le problème taxonomique évoqué ci-dessus ; elles étaient certainement diploïdes ( $2n=18$ ). La plante est fréquemment cultivée comme ornementale : les cultivars peuvent atteindre le niveau  $8x$ , et présenter de nombreux individus aneuploïdes.

### *Bellis*

Nombre de base  $x=9$ .

*B. perennis* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

FIZ O. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **25** : 157-171, 2002.

### *Erigeron*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  à  $8x$ ). Les trois espèces *bonariensis*, *floribundus* et *sumatrensis* sont allopolyploïdes, mais suffisamment distinctes pour ne pas présenter de proche parenté ; le génome de *E. canadensis* ne semble pas non plus participer à leur formation. Il faut donc chercher dans leurs pays d'origine les taxons qui ont pu fournir ces génomes encore méconnus.

BIJOK K. & al., *Acta Societatis Bot. Poloniae* **41**(3) : 433-438, 1972 | HUZIWARA Y., *Caryologia* **11**(2) : 158-164, 1958 | NESOM G.L., *Sida* **7**(4) : 375-381, 1978 | SOLBRIG O.T. & al., *American J. Bot.* **56**(3) : 348-353, 1969 | THEBAUD C. & ABBOTT R.J., *American J. Bot.* **82**(3) : 360-368, 1995 | URDAMPILLETA J.D. & al., *Bol. Soc. Argent. Bot.* **40**(1-2) : 91-99, 2005.

*E. acris* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ). Cette espèce indigène peut s'hybrider avec les espèces américaines naturalisées, en particulier *E. canadensis*.

*E. annuus* – Espèce appartenant, en Amérique du Nord, à un complexe. Le taxon invasif naturalisé correspond à des populations triploïdes apomictiques ( $2n=27$ ).

FREY D. & al., *Bot. Helv.* **113**(1) : 1-14, 2003.

*E. bonariensis* – Espèce hexaploïde ( $2n=54$ ). Des mentions tétraploïdes douteuses et donc à confirmer (Maroc, Portugal...) : hybrides ?

DE PAULA J.M. & PINTO-MAGLIO C.A.F., *American J. Plant Sciences* **6** : 1466-1474, 2015.

*E. canadensis* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ). Les comptages  $4x$  ou  $6x$  doivent être vérifiés ; ils correspondent sans doute à d'autres taxons.

*E. floribundus* – Espèce hexaploïde ( $2n=54$ ). Les rares comptages fiables donnent une valence  $6x$ , comme pour *E. bonariensis* et *E. sumatrensis* ; à confirmer cependant à cause des risques de confusion !

*E. karvinskianus* – Espèce présentant divers cytotypes :  $2x-3x-4x-6x$  ( $2n=18-27-36-54$ ) avec de nombreux individus aneuploïdes ; il en résulte des nombres variés plus ou moins fixés par apomixie. Cette espèce originaire du Mexique et d'Amérique centrale a été distribuée dans le monde entier par les horticulteurs ; difficile de savoir la variabilité génétique des cultivars qui se sont ensuite échappés, pour se naturaliser sur les vieux murs humides. Il semble que le cytotype tétraploïde domine (Inde par exemple) : à vérifier chez nous (confirmé en France, seulement dans les Landes).

*E. sumatrensis* – Espèce hexaploïde ( $2n=54$ ).

### *Galatella*

Nombre de base  $x=9$ .

*G. linosyris* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=18-36$ ). Cependant l'espèce est généralement diploïde ; cette valence a été confirmée en France, en particulier sur la var. *armoricanus* (Rouy) B. Bock & J.-M. Tison, écotype littoral très localisé. Les populations tétraploïdes ont été signalées en Italie et en Europe centrale (Bohême, Hongrie) ; elles présenteraient une stature plus robuste et des feuilles plus larges. Mais la répartition exacte de ce cytotype reste méconnue.

GODEAU M., *Bulletin Soc. Bot. France, Lettres Bot.*, **134**(4-5) : 409-421, 1987.

### *Solidago*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x$  à  $6x$ ).

BEAUDRY J.R. & CHABOT D.L., *Canad. J. Bot.* **37** : 209-228, 1959 | BEAUDRY J.R., *Naturaliste canadien* **97** : 431-445, 1970 | MELVILLE M.R. & MORTON J.K., *Canad. J. Bot.* **60** : 976-997, 1982 | SEMPLE J.C. & al., *Canadian J. Bot.* **59**(7) : 1167-1173, 1981 | SEMPLE J.C. & al., *Brittonia* **36**(3) : 280-292, 1984.

En dehors de l'espèce indigène qui ne pose, en Île-de-France, aucun problème particulier, diverses verges d'or ornementales d'origine américaine se sont échappées et deviennent invasives dans des milieux perturbés humides et un peu ombragés (taillis riverains). Leur détermination est très délicate ; même les auteurs américains adoptent des traitements variables de ces taxons ! Nous avons signalé les deux

espèces principales naturalisées dans la région (ci-dessous). Mais certaines populations pourraient ne pas correspondre précisément à leur description ; elles peuvent appartenir à *S. altissima* L. à rechercher, ou à des hybrides horticoles entre ces diverses espèces.

*S. canadensis* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

MALECKA J., *Acta Bot. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **30** : 137-145, 1988 | MUSIAL K., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **31** : 75-84, 1989.

Des populations  $4x$  ou  $6x$  ont été signalées aux Etats-Unis. Cependant, ces populations correspondent à *S. altissima* (inclus *S. gilvocanescens*) ; ce taxon très variable possède trois cytotypes et se distingue globalement par ses feuilles rendues grisâtres par une courte pilosité. Certains auteurs incluent *S. altissima* dans *S. canadensis* (le niveau de sous-espèces nous paraît le plus judicieux), auquel cas *S. canadensis* possède trois cytotypes dont seul le diploïde a migré en Europe de l'Ouest.

*S. gigantea* – Espèce présentant divers cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=18-36-54$ ). Les variations morphologiques ne semblent pas strictement corrélées au nombre de chromosomes (pilosité en particulier) ; cependant il existe deux extrêmes avec des diploïdes toujours velus sous les feuilles (type de l'espèce), et des hexaploïdes à feuilles glabres.

Certains auteurs américains ont cependant conçu trois « espèces » en faisant prévaloir la cytologie : pour mémoire *gigantea*  $2x$ , *serotina*  $4x$ , *shinnersii*  $6x$ . En Amérique du Nord, les trois cytotypes ont une distribution différente : diploïdes dans les Appalaches, tétraploïdes dans la région forestière orientale, et hexaploïdes dans les grandes prairies de l'ouest. Les cytotypes  $2x$  et  $4x$  s'étendent jusqu'au Canada et entrent fréquemment en contact. Même si les différents cytotypes ont été signalés en Europe (sans doute par erreurs), il semble que les populations européennes naturalisées soient généralement tétraploïdes : peut-être d'origine hybride, car particulièrement robustes et invasives. Le niveau maximal attribuable à ce taxon serait celui de sous-espèce (subsp. *serotina* (O. Kuntze) McNeill = var. *serotina* (O. Kuntze) Cronquist), à condition qu'il ne s'agisse pas d'un hybride horticole.

BEAUDRY J.R., *Canadian J. Genetics Cytol.* **5**(2) : 150-174, 1963 | BEAUDRY J.R., *Naturaliste canadien* **97** : 35-42, 1970 | MORTON G.H., *Canadian J. Bot.* **62**(6) : 1279-1282, 1984 | SCHLAEPFER D.R. & al., *J. Biogeography* **35**(11) : 2119-2127, 2008.

*S. virgaurea* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

### *Symphotrichum*

Nombre de base  $x=8$ , mais dysploïdie descendante possible ( $7-6-5-4$ ). Il semble que les espèces basées sur  $x=9$  aient été exclues de ce genre.

*S. lanceolatum* – Espèce basée sur  $x=8$ , comprenant trois cytotypes principaux :  $4x-6x-8x$  ( $2n=32-48-64$ ), et les cytotypes euploïdes intermédiaires issus

d'hybridations ( $5x$  et  $7x$ ). Les deux cytotypes les plus répandus en Amérique du Nord sont les hexaploïdes, très largement répartis et souvent invasifs, et les tétraploïdes plus localisés. Il ne semble pas y avoir de corrélation entre les caractères morphologiques et le niveau de ploïdie. Ainsi, la valence octoploïde correspond souvent à la variété *latifolium* (Semple & Chmiel.) G.L. Nesom, mais existerait aussi chez la var. *lanceolatum* ; le type posséderait donc les trois cytotypes principaux (plus les hybrides et des cas d'aneuploïdie). Une autre espèce proche, *S. novi-belgii* L., est semble-t-il conçue différemment suivant les auteurs américains, ce qui illustre bien la complexité du genre. Certains auteurs anciens la conçoivent comme un complexe polyploïde basé sur  $x=9$  ( $4x-5x-6x$ ), mais cette position a été contestée. Au sens strict, cette espèce aurait un nombre de base de  $x=8$ , avec une valence dominante hexaploïde ( $2n=48$ ) ; nous suivrons cette acception bien documentée par LABRECQUE & BROUILLET (1996). Les populations hybridogènes *lanceolatum*  $\times$  *novi-belgii* (*S.*  $\times$  *salignum*) se sont sans doute formées au niveau hexaploïde et devraient avoir  $2n=48$  chromosomes. Elles semblent dominantes dans le Midi. Le travail reste à faire en Île-de-France pour déterminer la répartition des deux taxons invasifs principaux (*lanceolatum* et  $x$  *salignum*) et leurs cytotypes éventuels.

CHMIELEWSKI J.G. & SEMPLE J.C., *Canadian J. Plant Science* **81** : 829-849, 2001 | JONES A.G., *Brittonia* **32**(2) : 240-261, 1980 | SEMPLE J.C. & BROUILLET L., *American J. Bot.* **67**(7) : 1027-1039, 1980 | SEMPLE J.C. & al., *American J. Bot.* **70**(10) : 1432-1443, 1983 | SEMPLE J.C. & CHMIELEWSKI J.G., *Canadian J. Bot.* **65** : 1047-1062, 1987.

*S. squamatum* (Spreng.) G.L. Nesom – Taxon basé sur  $x=5$ , tétraploïde ( $2n=20$ ). Cette plante appartient à un complexe de 5 taxons nord-américains pouvant être regroupés sous le binome *S. subulatum* (Michx.) G.L. Nesom ; le nom devient alors *S. subulatum* var. *squamatum* (Spreng.) S.D. Sundberg. Ces cinq plantes tendent toutes vers une biologie annuelle, bien que l'espèce naturalisée en France soit nettement pluriannuelle ; trois possèdent 10 chromosomes (dont *S. subulatum* s.s. : nombre de base dysploïde  $x=5$ ) et deux ont 20 chromosomes. Nous rajoutons ici ce taxon (jusqu'alors simple adventice fugace) dont les mentions répétées permettent de le considérer comme potentiellement naturalisé (A-N').

NESOM G.L., *Sida* **21**(4) : 2125-2140, 2005 | SUNDBERG S.D., *Sida* **21**(2) : 903-910, 2004.

### Tribu des **Calendulées**

Nombre de base  $x=7-8-9$ -(secondaires : 11-15), dérivés de  $x=10$ . Le nombre ancestral pourrait être  $x=10$ , avec dysploïdie descendante rapide à  $x=9$ , puis vers 8 (le plus fréquent) et enfin 7. Suivent des phénomènes de polyploïdie et de dysploïdie complexes.

HEYN C.C. & JOEL A., *Plant Systematics Evol.* **143** : 311-329, 1983 | MEUSEL H. & OHLE H., *Plant Systematics Evol.* **113**(2) : 191-210, 1966 | NORA S. & al., *Plant Syst. Evol.* **299**(5) : 853-864, 2013.

### *Calendula arvensis*

Espèce appartenant à un complexe de répartition méditerranéenne, apparemment basée sur  $x=11$ , et tétraploïde ( $2n=44$ ); autres comptages douteux, appartenant vraisemblablement à des taxons voisins. Cependant, cette espèce pourrait être allopolyploïde, formée à partir de deux espèces à nombre différent :  $2n=30 + 2n=14$ . Il faut alors considérer un nombre secondaire  $x'=22$ . Un génome pourrait venir de *C. stellata*, espèce annuelle à  $2n=14$ . L'autre génome à  $2n=30$  (pouvant par exemple venir de *C. tripterocarpa*) est sans doute lui-même un nombre hypotétraploïde dérivé de  $2n=32$ . Le Souci des champs correspondrait alors à l'association de trois génomes.

### Tribu des **Eupatoriées**

Nombre de base  $x=10$  chez *Eupatorium* ( $2x$  à  $4x$ , rarement hypo-allo- $6x$ ). Ce nombre pourrait être dérivé d'un nombre ancestral plus élevé pour la tribu des Eupatoriées :  $x=17$  à  $19$ , dérivé du nombre paléopolyploïde  $x'=19$  que l'on retrouve chez les Hélianthées ci-dessous.

GRANT W.F., *American J. Bot.* **40**(9) : 729-742, 1953 | SCHMIDT G.J. & SCHILLING E.E., *American J. Bot.* **87**(5) : 716-726, 2000 | WATANABE K., *Plant Species Biol.* **1** : 99-116, 1986 | WATANABE K., *Plant Systematics Evol.* **170**(3-4) : 215-228, 1990 | WATANABE K., & al., *Annals Missouri Bot. Garden* **82**(4) : 581-592, 1995.

### *Eupatorium cannabinum*

Espèce basée sur  $x=10$ , en général diploïde ( $2n=20$ ) ; des mentions tétraploïdes à confirmer (Pologne), sans doute accidentelles.

### Tribu des **Gnaphaliées**

Nombre de base  $x=7$ , dérivé de  $x=10$ . Les nombres très variables et très instables empêchent toute interprétation des arbres phylogénétiques. Même le nombre de base originel est difficile à établir : 7-8-9 ? Le nombre  $x=7$  paraît vraisemblable pour le phylum concernant les espèces françaises (Gnaphaliinées). A la base de la tribu, on trouve de nombreux exemples de diploïdes : *Gnaphalium uliginosum*, *Laphangium luteo-album*, *Leontopodium alpinum* (Edelweiss)... Mais s'est ensuite produit un doublement du nombre de chromosomes chez un ancêtre peut-être commun à tout le groupe de genres *Antennaria*-*Bombycilaena*-*Filago* qui seraient donc des paléo-allotétraploïdes (nombre de base secondaire  $x'=14$ ).

ANDERBERG A.A., *Opera botanica* **104** : 1-195, 1991 | ANDRÉS-SANCHEZ S. & al., *Plant Systematics Evol.* **299** : 331-345, 2013 | GALBANY-CASALS M. & al., *Taxon* **59**(6) : 1671-1689, 2010 | SMISSEN R.D. & al., *Taxon* **60**(3) : 649-662, 2011.

### *Antennaria dioica*

Espèce tétraploïde ( $2n=28$ ) ; cependant, ce genre ne possédant pas d'espèces diploïdes à  $2n=14$ , on peut

considérer un nombre secondaire  $x'=14$  (sur cette base *A. dioica* est diploïde). La méiose ne montrant que des bivalents confirme cette option. Il y a de fortes chances que  $x'=14$  provienne malgré tout de  $x=7$ , que l'on trouve chez tous les genres voisins, mais il s'agit alors d'une allotétraploïdie ancienne.

BAYER R.J., *Systematic Bot.* **9**(1) : 74-83, 1984 | BAYER R.J. & STEBBINS G.L., *Systematic Bot.* **12**(2) : 305-319, 1987 | URBANSKA K., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **2** : 43-49, 1959.

### *Bombycilaena erecta*

Espèce basée sur  $x=7$ , tétraploïde ( $2n=28$ ), comme les autres cotonnières (voir *Filago*).

### *Filago*

Nombre de base  $x=7$ . Les six espèces du genre présentes dans la région sont tétraploïdes ( $2n=28$ ). Comme pour *Antennaria*, on peut considérer un nombre secondaire  $x'=14$  : les cotonnières sont alors diploïdes sur cette base.

### *Gnaphalium*

Nombre de base  $x=7$ .

De NAMUR C., *Biologia Gallo-Hellenica* **6** : 65-73, 1975.

*G. sylvaticum* – Espèce octoploïde ( $2n=56$ ). L'espèce voisine *G. norvegicum* Gunnerus est aussi octoploïde, ce qui dénote une origine commune. Cette polypléidie correspond sans doute à deux étapes distantes : un premier doublement concernant l'ensemble du phylum, et en particulier les « genres *Gamochoaeta* Weddell et *Omalotheca* Cass. », puis une néo-allo-polypléidie touchant le groupe *norvegicum-sylvaticum*.

*G. uliginosum* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

### *Laphangium luteo-album*

Espèce basée sur  $x=7$ , diploïde ( $2n=14$ ). De rares comptages  $4x$  (Chypre), à considérer pour l'instant comme accidentels.

### Tribu des **Hélianthées**

Nombre de base sans doute paléopolyploïde de  $x'=19$  (hypotétraploïde issu de  $x=10$ ). Suit une dyspléidie descendante avec  $x'=18$  dominant, et baissant jusqu'à 7 (18-12-8 dans la région).

BALDWIN B.G. & al., *Systematic Bot.* **27**(1) : 161-198, 2002.

### *Ambrosia*

Nombre de base  $x=9$  ; l'absence de diploïdes permet d'envisager un nombre secondaire  $x'=18$ . Seule *A. trifida* L. possède  $2n=24$  ; mais cette espèce étant spécialisée, le nombre  $x=6/12$  a sans doute dérivé par dyspléidie de  $x=9/18$ .

PAYNE W.W. & al., *American J. Bot.* **51**(4) : 419-424, 1964.

*A. artemisiifolia* – Espèce diploïde, sur la base  $x'=18$  ( $2n=36$ ).

*A. psilostachya* – Espèce présentant divers cytotypes :  $2x'-4x'-6x'-8x'$  ( $2n=36-72-108-144$ ). Les seuls cytotypes fréquents sont les populations tétraploïdes, dominantes dans le nord et l'est des Etats-Unis, et les populations hexaploïdes plus répandues dans l'ouest. Les populations diploïdes semblent localisées au Mexique et au sud des Etats-Unis (Texas...); les individus octoploïdes pourraient n'être qu'accidentels. Une myxoploïdie a été observée dans les apex racinaires de cette espèce, avec apparition de cellules triplôïdes chez un individu hexaploïde. Le taxon naturalisé en Europe correspond plutôt aux plantes américaines orientales (souvent sous le nom de *A. coronopifolia* Torr. & Gray), c'est-à-dire plus vraisemblablement au cytotype tétraploïde ( $2n=72$ ). Cette espèce semble avoir évolué à partir d'un ancêtre proche de *A. cumanensis* Kunth, taxon diploïde pérennant n'ayant pas la capacité de multiplication végétative par drageons qui caractérise *A. psilostachya*.

MILLER H.E. & al., *American J. Bot.* **55**(3) : 316-324, 1968.

### *Bidens*

Nombre de base  $x=12$ , avec des cytotypes allant de  $2x$  à  $12x$ .

CROWE D.R. & PARKER W.H., *Taxon* **30**(4) : 749-760, 1981.

*B. cernua* – Seule espèce diploïde présente dans la région ( $2n=24$ ). Les quatre autres espèces sont fondamentalement tétraploïdes ( $2n=48$ ).

*B. connata* – Cette espèce aurait une position intermédiaire entre *B. cernua* et *B. frondosa* : une origine hybride a même été proposée ! Elle remplace *B. tripartita* en Amérique du Nord. Elle est généralement tétraploïde ( $2n=48$ ), mais un cytotype hexaploïde a été signalé (nommé var. *petiolata* (Nutt.) Farw.) ; ce nombre semble accidentel (gamète non réduit ?) et ne constitue donc pas un cytotype stable.

*B. frondosa* – Espèce tétraploïde ( $2n=48$ ).

*B. radiata* – Espèce tétraploïde ( $2n=48$ ).

*B. tripartita* – Espèce présentant deux cytotypes :  $4x$  et  $6x$  (un comptage  $3x$  douteux). Cependant, comme chez *B. connata*, le niveau hexaploïde mérite une confirmation ; signalé en Inde et Afghanistan, il pourrait correspondre à une mauvaise détermination : à étudier avant de prétendre à un cytotype oriental ; des comptages polyploïdes aussi effectués en Chine ( $6x-7x-8x$ ) faisant plutôt penser à une endopolyploïdie. Pour l'instant, cette espèce doit être admise comme tétraploïde ( $2n=48$  : tous les comptages faits en France).

### *Galinsoga*

Nombre de base  $x=8$ .

CANNE J.M., *Rhodora* **79**(819) : 319-389, 1977 | CANNE J.M., *Rhodora* **85**(843) : 355-366, 1983 | GOPINATHAN M.C. & BABU C.R., *New Phytologist* **91** : 531-539, 1982 | HASKELL G. & MARKS G.E., *New Phytologist* **51** : 382-387, 1952.

*G. parviflora* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ). Le cytotype diploïde occupe la presque totalité de l'aire et semble être le seul à avoir migré dans le Monde. Aux Etats-Unis, existe localement un cytotype tétraploïde correspondant à la var. *semicalva* A. Gray.

*G. quadriradiata* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $4x-6x-8x$  ( $2n=32-48-64$ ). En fait, les populations polyploïdes  $6x$  ou  $8x$  semblent localisées au Pérou. Le taxon à ligules blanches qui a migré dans le Monde entier est tétraploïde ( $2n=32$ ). Cette espèce est sans doute allotétraploïde (la parenté avec *G. parviflora* n'est pas prouvée ; par contre un des parents pourrait être *G. longipes* Canne). Elle peut cependant s'hybrider avec la précédente en donnant des hybrides triplôïdes.

### *Xanthium*

Nombre de base  $x=9$ . Comme pour les ambrosies, on peut envisager un nombre secondaire  $x'=18$ . Il serait d'ailleurs raisonnable d'inclure ce genre dans *Ambrosia*.

*X. strumarium* – Espèce diploïde, sur la base  $x'=18$  ( $2n=36$ ). Ce nombre est valable pour les deux sous-espèces... et pour toutes les lampourdes.

ALAM S.S. & al., *Cytologia* **76**(4) : 483-488, 2011 | KARIS P.O., *Systematic Bot.* **20**(1) : 40-54, 1995 | LÖVE D. & DANSEREAU P., *Canad. J. Bot.* **37** : 173-208, 1959.

### Tribu des *Inulées*

Nombre de base très variable ( $x=5-6-7-8-9-10$ ), dérivé du nombre ancestral  $x=10$ . Le problème du nombre de chromosomes est très complexe dans cette tribu. En première approximation, on peut considérer  $x=10$  comme ancestral pour une grande partie de la tribu, avec une longue série dysploïde descendante (à confirmer). Cette variabilité se retrouve dans plusieurs genres (*Inula*, *Pulicaria*...); la dysploïdie s'est donc répétée plusieurs fois.

ANDERBERG A.A., *Plant Syst. Evol.* **176** : 75-123, 1991.

### *Dittrichia graveolens*

Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ). Les cinq espèces de ce genre sont diploïdes. Les comptages supérieurs (souvent  $2n=20$ ) semblent dus à la présence éventuelle de chromosomes B ou de chromosomes à fortes constriction, comme dans le genre *Pulicaria*. D'ailleurs le genre *Dittrichia* devrait être supprimé et inclus dans *Pulicaria*.

BRULLO S. & al., *Informatore Bot. Italiano* **36**(2) : 489-496, 2004.

### *Inula*

Nombre de base  $x=8-9-10$  (pour la région  $x=8$ , sauf pour *I. helenium*).

BAUER Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, 7 : 117-130, 1964 | KOKUBUGATA G. & KOYAMA H., *Acta Phytotax. Geobot.* 50(1) : 27-33, 1999.

*I. britannica* – Espèce tétraploïde en Europe (2n=32). Une subsp. *japonica* diploïde a été décrite au Japon ; elle forme des hybrides 3x (subsp. *linariifolia* (Turcz.) Kitam.). Elle pourrait être l'ancêtre (ou au moins l'un des parents) du taxon tétraploïde européen.

*I. conyzae* – Espèce tétraploïde (2n=32).

*I. helenium* – Espèce basée sur x=10, diploïde (2n=20).

*I. hirta* – Espèce diploïde (2n=16).

AFEMEI M. & al., *Anal. Stiint. Univ. Cuza, Sect. Genet. Biol. Mol.* 13 : 21-28, 2012.

*I. salicina* – Espèce diploïde (2n=16). Mentions tétraploïdes douteuses, sûrement accidentelles. Des signalements à 2n=18 prennent sans doute en compte deux chromosomes B.

### *Pulicaria*

Nombre de base très variable x=6-7-8-9-10.

*P. dysenterica* – Espèce basée sur x=9, diploïde (2n=18). Les comptages supérieurs semblent dus à la présence éventuelle de chromosomes B. Une autre explication résulterait du polymorphisme des chromosomes suivant les populations ; des phénomènes de translocation (observés chez une espèce voisine) aboutissent parfois à une paire de chromosomes à fortes constriction souvent comptés deux fois.

*P. vulgaris* – Espèce basée sur x=9, diploïde (2n=18).

### Tribu des **Sénécionées**

Nombre de base x=10 et 30. Pour la flore européenne, cette tribu se scinde en deux phylums : le principal comprend le genre *Senecio* s.l. avec un nombre de base de x=10, l'autre comprend tous les autres genres avec un nombre de base x'=30. Ce nombre de base s'est certainement formé à partir de trois génomes de 10. La plupart des genres ont maintenu ce nombre (*Doronicum*, *Petasites*, *Tussilago*), mais des dysploïdies descendantes polyphylétiques complexifient considérablement ce phylum en Extrême-Orient : 30-29-26-24-20, revenant ainsi au nombre des séneçons !

LIU J.-Q. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* 38 : 31-49, 2006.

### *Doronicum*

Nombre de base x'=30. Le nombre de base de la tribu étant sans doute x=10, il est vraisemblable que les doronics sont en fait des plantes paléohexaploïdes. Les figures observées lors des divisions cellulaires confirment d'ailleurs cette hypothèse.

ALVAREZ FERNANDEZ I., *Annals Missouri Bot. Garden* 90(3) : 319-389, 2003 | LINDKVIST K., *Hereditas* 36 : 94-102, 1950.

*D. plantagineum* – Espèce tétraploïde (2n=120) : donc paléo-dodécaploïde sur la base x=10.

### *Petasites*

Nombre de base x'=30. Les deux espèces régionales sont diploïdes (2n=60) : *P. hybridus* et *P. pyrenaicus*. Les populations présentent une fréquente aneuploïdie.

SORENSEN T. & CHRISTIANSEN H., *Botanisk Tidsskrift (Copenhagen)* 59 : 311-314, 1964.

### *Senecio*

Nombre de base x=10. Dans la flore des champs cultivés, nous avons maintenu ce genre au sens large ; nous pensons que le genre *Jacobaea* serait mieux placé en sous-genre étant donnés les soupçons d'hybridations éventuelles, et les difficultés de séparation morphologique (voir CALVO & al., 2013).

ABBOTT R.J. & LOWE A.J., in HIND D.J.N. & BEENTJE H.J., *Compositae : Systematics*, vol. 1, chap. 45 : 679-689 | ALEXANDER J.C.M., *Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh* 37(3) : 387-428, 1979 | CALVO J. & al., *Taxon* 62(1) : 127-140, 2013 | OBERPRIELER C., *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 64 : 7-54, 1994 | PALMBLAD J.G., *Canadian J. Bot.* 43(6) : 715-721, 1965.

La seule espèce diploïde (2n=20) de la région est *S. squalidus*, taxon à peine naturalisé chez nous, mais largement réparti dans les îles britanniques. Tous les comptages diploïdes trouvés chez les autres espèces devraient être vérifiés. Toutes les autres espèces locales sont fondamentalement tétraploïdes (2n=40) : *adonidifolius*, *aquaticus*, *erucifolius* (8x accidentels), *ovatus*, *paludosus*, *sylvaticus*, *viscosus*, *vulgaris* (pour *jacobaea* et *inaequidens*, voir ci-dessous). Ce constat est étonnant, car il ne s'agit pas d'un nombre secondaire originel pour l'ensemble de ces espèces ; la polyploïdie s'est répétée dans plusieurs lignées de séneçons. Dans le groupe bien défini des espèces annuelles plus ou moins glanduleuses (*S. sylvaticus* et *S. viscosus*, auxquels s'ajoute *S. lividus* L. des sols siliceux de région méditerranéenne), les trois espèces sont strictement tétraploïdes. On peut donc penser qu'elles se sont différenciées à partir d'un ancêtre commun déjà tétraploïde (éventuellement proche de *S. nebrodensis* L. de Sierra Nevada). Par contre, *S. vulgaris*, qui pourtant forme des hybrides avec le groupe précédent, appartient à un complexe dans lequel les taxons diploïdes sont nombreux. Le taxon diploïde le plus proche est « *S. vernalis* » : les hybrides fertiles confirment la proximité morphologique et génétique, au point qu'une origine autotétraploïde a été proposée. Le Séneçon commun devrait cependant avoir une origine allotétraploïde, mais peut-être après hybridation entre deux parents très proches ; en dehors de « *S. vernalis* », on peut suggérer la parenté du type de *S. leucanthemifolius* Poirlet (espèce qui peut inclure « *S. vernalis* »).

COMES H.-P. & KADEREIT J.W., *Flora* 184 : 381-388, 1990 | KADEREIT J.W., *Plant Syst. Evol.* 145 : 135-153, 1984 | KADEREIT J.W. & al., *American J. Bot.* 82(9) : 1179-1185, 1995.

Seul *S. jacobaea* (= *Jacobaea vulgaris*) peut présenter deux cytotypes : 4x et 8x (avec parfois des 6x d'origine hybride). Cependant, les populations octoploïdes n'ont été signalées qu'en Europe du N et de l'E (fréquentes en Ukraine). Elles ont été décrites en deux sous-espèces géographiques (niveau élevé pour des autopolyploïdes !), qui affectionnent des milieux plus thermophiles et plus oligotrophes : subsp. *gotlandica* (Neuman) Sterner et subsp. *pannonica* (Hodalova & Mered'a), cette dernière décrite sous le genre *Jacobaea*.

HODALOVA I. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **153** : 231-242, 2007 | HODALOVA I. & al., *Nordic J. Bot.* **28**(4) : 413-427, 2010 | HODALOVA I. & al., *Plant Systematics Evol.* **301** : 1517-1541, 2015 | MERED'A P. & al., *Preslia* **88** : 113-136, 2016.

*S. inaequidens*, tétraploïde lui aussi (2n=40), appartient à un complexe d'espèces d'Afrique du Sud encore assez confus. Certaines, comme *S. madagascariensis* Poiret, sont diploïdes avec 2n=20. L'origine génétique de *S. inaequidens* reste méconnue ; si ce taxon s'avérait issu d'un doublement des chromosomes de *S. madagascariensis*, il devrait lui être subordonné.

LAFUMA L. & al., *Plant Syst. Evol.* **243** : 59-72, 2003 | LOPEZ M.G. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **158** : 613-620, 2008.

### *Tephrosieris*

Genre se distinguant par son nombre de base dérivé  $x'=24$ , avec des ploïdies  $2x'-3x'-4x'$  (2n=48-72-96). Le nombre  $x'=24$  est dérivé de 30 par dysploïdie descendante.

*T. helenitis* – Espèce diploïde (2n=48).

### *Tussilago*

Nombre de base  $x'=30$ , comme pour *Petasites* qui est génétiquement très proche du Tussilage pas-d'âne, seule espèce du genre *Tussilago*.

*T. farfara* – Espèce diploïde (2n=60).

### Sous-famille des **CARDUOIDEES**.

Nombre de base **x=10**. Cette sous-famille n'est représentée en Europe que par une seule tribu. Cette tribu serait la plus ancestrale de la famille en Europe. Le nombre ancestral  $x=10$  se retrouve chez quelques genres proches de la base des Carduées, comme *Carlina*.

### Tribu des **Carduées**

Nombre de base  $x=10$  ? Les nombres de chromosomes très variables rendent difficile la détermination d'un nombre de base : 9-10-18. A la base de la tribu, les genres à  $x=10$  sont-ils ancestraux ou dérivés ? Si l'on admet  $x=10$ , suivi d'une dysploïdie à  $x=9$ , alors le nombre polyploïde  $x'=18$  est apparu très rapidement et sans doute plusieurs fois. On peut aussi admettre une paléopolyploïdie où le nombre ancestral  $x'=18$  a donné lieu à de rapides dysploïdies, avec un retour rapide à 10.

Une fois écartés plusieurs groupes archaïques représentés par les genres *Carlina*, *Echinops*, *Xeranthemum*, le nombre  $x'=18$  s'impose, à l'image du genre *Berardia* qui a pu préserver une image de l'ancêtre des chardons épineux (Carduinées). Ce nombre se retrouve par exemple chez *Arctium* ou *Jurinea*, mais à subi des dysploïdies descendantes ;  $x'=17$  est le nombre de base le plus répandu parmi les genres de ce phylum (en particulier *Onopordum*, genre sans doute assez ancien ; mais aussi *Cirsium*, *Silybum*...). Ensuite, des séries dysploïdes parfois très spectaculaires s'observent dans différents genres ; ainsi, en Amérique du Nord, les cirses présentent tous les nombres depuis 17 jusqu'à 9 (ce dernier chiffre commun aux taxons les plus archaïques et les plus évolués). L'étape  $x'=16$  pourrait caractériser la base du groupe plus évolué des centaureés (Centauréinées) ;  $x'=15$  reste le nombre le plus fréquent pour les genres ayant précédé l'apparition du genre *Centaurea* ; la dysploïdie conduit ensuite à  $x'=12$  (à partir des carthames), puis descend jusqu'à 7 chez les centaureés.

GARCIA-JACAS N. & al., *Taxon* **45** : 39-42, 1996 | KUZMANOV B.A. & al., *Fitologija* **39** : 3-22, 1991 | HÄFFNER E., *Englera* **21** : 1-209, 2000 | WAGENITZ G. & HELLMIG F.H., in HIND D.J.N. & BEENTJE H.J., *Compositae* : Systematics, vol. 1, chap. **32** : 491-510, 1996.

### *Arctium*

Nombre de base  $x'=18$ .

DUISTERMAAT H., Monograph of *Arctium* L. (*Asteraceae*) : 143p., 1996 | LOPEZ-VINYALLONGA S. & al., *Taxon* **58**(1) : 153-171, 2009 | LOPEZ-VINYALLONGA S. & al., *Folia Geobot.* **45** : 201-214, 2010 | MOORE R.J. & FRANKTON C., *Canadian J. Bot.* **40**(2) : 281-293, 1962.

Dans le complexe monophylétique *Arctium-Cousinia* existent des nombres de chromosomes plus bas. En fait, il semble bien que ces nombres suivent une dysploïdie descendante (comme chez les centaureés) : les rares cas à 2n=18 ne sont donc pas ancestraux. Le chiffre  $x'=18$  est très proche de  $x'=17$  du genre *Jurinea* qui a sans doute un ancêtre commun avec ce groupe. Les quatre espèces de la flore régionale sont diploïdes sur la base  $x'=18$  (2n=36).

### *Carduus*

Nombre de base  $x=8$  à 11-27 pour les espèces européennes. Le nombre  $x'=27$  a été parfois interprété comme triploïde sur une base de 9, ce qui est certainement une erreur ; il est plus vraisemblablement issu d'un montage 8+8+11 à partir des deux nombres principaux. Ensuite  $x=11$  pourrait être plus ancestral, car les chromosomes sont alors petits et peu inégaux ; par contre, les caryotypes des espèces basées sur 8 montrent plusieurs grands chromosomes qui se seraient formés par soudure. Les chardons d'Afrique de l'E ont le nombre ancestral  $x'=17$ (-16) ; ils ont sans doute dérivé indépendamment d'anciens cirses à  $x'=17$  sans dysploïdie. A ce titre, ils doivent être séparés du genre *Carduus*.

DEVESA J.A., *Lagascalia* **10**(1) : 65-80, 1981 | GEDIK O. & al., *Caryologia* **69**(2) : 121-127, 2016 | GORECKA A., *Acta Soc. Botanicorum Poloniae* **25**(4) : 719-731, 1956 | MOORE R.J. & MULLIGAN G.A., *Canadian J. Bot.* **34**(1) : 71-85, 1956 | MOORE R.J. & MULLIGAN G.A., *Canadian J. Bot.* **42**(12) : 1605-1613, 1964 | WARWICK S.I. & al., *Systematic Bot.* **14**(4) : 476-494, 1989.

*C. acanthoides* – Espèce basée sur  $x=11$ , diploïde ( $2n=22$ ). Cette espèce s'hybride bien avec *C. nutans* malgré la différence de nombres de chromosomes, les semences F1 se formant plutôt sur *C. nutans*. Bien que les hybrides soient moins fertiles que pour le couple *crispus-nutans*, on observe la formation d'intermédiaires par rétrocroisements réciproques (avec des nombres de chromosomes variables entre ceux des parents).

*C. crispus* – Espèce basée sur  $x=8$ , diploïde ( $2n=16$ ). Les numérations supérieures semblent dues à la présence éventuelle de 1-5 chromosomes B.

*C. nutans* – Espèce basée sur  $x=8$ , diploïde ( $2n=16$ ). Rares mentions tétraploïdes sur des taxons infraspécifiques absents de France : à confirmer.

*C. tenuiflorus* – Espèce basée sur  $x'=27$ , diploïde sur cette base ( $2n=54$ ). Ce nombre est certainement allopolyploïde. Une hypothèse serait l'association d'un génome d'une espèce à  $2n=16-32$  (sans doute *C. pycnocephalus* L. : espèce  $2x$  à  $10x$  qui s'hybride très facilement au moindre contact entre les deux), avec le génome d'une espèce à  $2n=22$  (*C. cephalanthus* Viv., ou plutôt *C. fasciculiflorus* Viv.).

### *Carlina*

Nombre de base  $x=10$  (dysploïdie à  $x=9$ ).

*C. vulgaris* – Espèce basée sur  $x=10$ , diploïde ( $2n=20$ ). Comptages tétraploïdes sans doute accidentels.

### *Carthamus*

Nombre de base  $x=12$  (avec dysploïdie descendante jusqu'à 10).

ESTILAI A. & KNOWLES P.F., *American J. Bot.* **63**(6) : 771-782, 1976 | HARVEY B.L. & KNOWLES P.F., *Canadian J. Genetics Cytol.* **7** : 126-139, 1965 | LOPEZ GONZALEZ G., *Anales Jard. Bot. Madrid* **47**(1) : 11-34, 1990 | VILATERSANA R. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **134**(3) : 425-438, 2000 | VILATERSANA R. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **147**(3) : 375-383, 2005 | VILATERSANA R. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **44** : 610-621, 2007.

*C. lanatus* – Espèce basée sur  $x=11$ , tétraploïde ( $2n=44$ ). L'origine de ce taxon tétraploïde subméditerranéen reste méconnue : sans doute allopolyploïde et alors formé par hybridation entre un taxon à  $x=12$  et un taxon dysploïde à  $x=10$  (ou éventuellement autopolyploïde à partir d'un taxon à  $x=11$  comme *C. divaricatus* Beg. & Vaccari).

Les comptages à  $2n=64$  correspondent à d'autres taxons allo-polyploïdes ayant *C. lanatus* pour parent : *C. creticus* L. sans doute formé par hybridation avec *C. leucocaulos* Sibth. & Sm., et *C. turkestanicus*

Popov par hybridation avec *C. glaucus* M. Bieb. (44 + 20).

*C. mitissimus* – Espèce diploïde ( $2n=24$  : vérifié en Île-de-France).

### *Centaurea*

Nombre de base très variable, allant de 7 à 15. Le nombre ancestral pourrait être  $x'=15$ , avec une dysploïdie descendante donnant tous les nombres jusqu'à 7. Dans cette optique, les nombres dépassant  $x=12$  sont considérés comme archaïques. En fait, pris au sens large, ce genre est rendu paraphylétique par toute une série de petits genres dont *Carthamus*. La phylogénie moléculaire a provoqué une modification de la nomenclature de cet ensemble. Un nouveau type a été désigné en 2001 : *C. paniculata* L., appartenant au groupe plus évolué basé sur  $x=12$  (ou moins par dysploïdie). Avec cette délimitation plus restreinte, le genre *Centaurea* montre une dysploïdie descendante de  $x=12$  à  $x=7$  (11 à 8 pour l'Île-de-France). Même en maintenant le genre *Carthamus*, il n'y a aucune raison valable de séparer le genre *Cyanus* ! Morphologiquement parlant, l'unité des centaurees nous paraît indiscutable.

BANCHEVA S. & GREILHUBER J., *Plant Systematics Evol.* **257**(1-2) : 95-117, 2006 | GARCIA-JACAS N. & al., *Plant Systematics Evol.* **223** : 185-199, 2000 | GARCIA-JACAS N. & al., *Annals Bot.* **87** : 503-515, 2001 | GUINOCHET M., *Bulletin Soc. Hist. Nat. Afrique Nord* **48**(3-4) : 282-300, 1957 | GUINOCHET M. & FOISSAC J., *Revue Cytol. Biol. végét.* **25** : 373-389, 1962.

Avec  $x=12$  : voir *Cyanus*.

Avec  $x=11$ . Groupe de *C. jacea* :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=22-44$ ), et  $3x$  d'origine hybride.

ARNELAS SECO I. & DEVESA J.A., *Lagascalia* **30** : 407-445, 2010 | DYDAK M. & al., *Hereditas* **146** : 152-161, 2009 | GARDOU C., *Feddes Repertorium* **83**(5-6) : 311-472, 1972 | HARDY O.J. & VEKEMANS X., *New Phytologist* **146** : 281-290, 2000 | HARDY O.J. & VEKEMANS X., *Evolution* **55**(5) : 943-954, 2001 | VANDERHOEVEN S. & al., *Plant Biology* **4** : 403-412, 2002.

Nous pensons que cette espèce collective ne devrait être scindée qu'en deux sous-espèces : le type et la subsp. *nigra*. Chacune de ces sous-espèces, différencie un écotype (donc plutôt variété !) à feuilles étroites et laineuses. Les deux autres « sous-espèces » distinguées ci-dessous représentent les populations hybridogènes, passant, sans hiatus vraiment net, d'un taxon à l'autre. Nous n'avons gardé ces sous-espèces que pour coller de façon transitoire aux documents récents. Si l'on dresse un bilan général pour cette espèce collective, l'ensemble des populations d'Île-de-France devrait présenter  $2n=44$  chromosomes.

- « subsp. » *debeauxii* : populations à feuilles étroites et laineuses de la subsp. *nigra*, avec bractées plus étroites et divergentes. Comme pour la subsp. *nigra*, deux cytotypes sont signalés :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=22-44$ ). L'unique comptage diploïde fait en France mérite une vérification (peut-être répandu dans le Sud-Ouest).

En Île-de-France, ce taxon semble rarement caractérisé ; on trouve surtout des populations intermédiaires à inclure dans la var. *nemoralis* de la subsp. *nigra* ; or, cette variété présente aussi les deux niveaux 2x et 4x.

Par contre « *C. nevadensis* » du sud de l'Espagne, très proche de *debeauxii*, montre une valence diploïde.

- « subsp. » *decipiens* : populations intermédiaires à feuilles étroites et laineuses. Populations hybridogènes en général tétraploïdes (2n=44) : 2x à vérifier.

- « subsp. » *grandiflora* : populations intermédiaires à feuilles larges et rugueuses. Populations hybridogènes en général tétraploïdes (2n=44) : 2x à vérifier.

- subsp. *jacea* : en général autotétraploïde (2n=44) ; ce taxon montagnard est très localisé dans la région, bien plus rare que la subsp. *timbalii*.

Un cytotype diploïde a été signalé (nord et est de l'Europe), mais sa répartition reste incertaine à cause des difficultés et du manque de précision des déterminations. Aucun de ces comptages ne concerne la France.

- subsp. *nigra* : présente deux cytotypes, 2x et 4x (2n=22-44) ; les populations diploïdes seraient relictuelles et réfugiées sur des massifs plus montagneux (Ardennes par exemple). Les populations franciliennes devraient toutes être tétraploïdes.

ELKINGTON T.T. & MIDDLEFELL L.C., *Watsonia* **9** : 109-116, 1972.

- « subsp. » *timbalii* : populations xérophiles à feuilles étroites et laineuses de la subsp. *jacea* ; En général tétraploïde (2n=44) ; des populations diploïdes existent seulement dans les Alpes-Maritimes.

GARDOU C., *Bulletin Soc. Bot. France* **109**(suppl. 2) : 367-372, 1962 | GARDOU C., *Revue Cytol. Biol. végét.* **25** : 367-375, 1962.

Avec **x=10**.

*C. calcitrapa* – Espèce diploïde (2n=20).

PLITMANN U., *Israel J. Bot.* **25** : 84-89, 1976.

*C. scabiosa* – Espèce présentant deux cytotypes : 2x et 4x (2n=20-40). Par ailleurs, cette plante possède fréquemment des chromosomes B, en nombre parfois important (0 à 9). De rares individus triploïdes accidentels ont été signalés parmi les diploïdes : intervention de gamètes non réduits. Tous les comptages vérifiés en plaine se sont avérés diploïdes : vérifié en Île-de-France sur la forme à segments foliaires linéaires (Vétheuil). Les populations tétraploïdes correspondent à la var. *calcareae* Jordan, fréquente dans le Sud-Est de la France : S des Alpes, avec une limite N dans le S des Hautes-Alpes. Il faut aussi signaler les populations hybridogènes entre *C. scabiosa* et *C. collina*, souvent tétraploïdes car *C. collina* est en général hexaploïde !

Le cytotype 4x est aussi répandu en Espagne, et sans doute ailleurs dans le bassin méditerranéen. Enfin des tétraploïdes ont également été comptés chez la subsp. *alpestris* (Hegetschw.) Nyman, plante d'alpages.

FONT M. & al., *Plant Systematics Evol.* **234** : 15-26, 2002 | FRÖST S., *Hereditas* **44**(1) : 75-111, 1958 | GARDOU C., *Bulletin Soc. Bot. France* **116**(1-2) : 29-38, 1969.

Avec **x=9**.

*C. stoebe* – Espèce présentant deux cytotypes : 2x et 4x (2n=18-36). Avec une répartition indigène plus orientale (centre et E Europe), le cytotype 4x a été distingué en une sous-espèce *australis* (A. Kern.) Greuter. Ce niveau taxonomique semble mérité car ce taxon serait allotétraploïde, l'autre parent restant méconnu (à rechercher en Europe de l'Est). C'est en général le cytotype tétraploïde qui a migré comme plante invasive. Des populations diploïdes existent à l'état indigène dans l'E de la France. Cependant, les populations récemment introduites en Île-de-France, nettement pérennantes, appartiennent plutôt au cytotype tétraploïde, et donc à la subsp. *australis*. Ce constat corrobore les études de MRAZ & al. (2012) qui montrent la préférence du cytotype tétraploïde pour des milieux anthropiques légèrement perturbés. Les populations tétraploïdes génèrent très localement des individus triploïdes d'origine hybride au contact avec la subsp. *stoebe*, et des individus hexaploïdes par fécondation accidentelle avec un gamète non réduit.

BROZ A.K. & al., *BMC Plant Biol.* **9**(33) : 13 p., 2009 | HENERY M.L. & al., *J. Ecology* **98** : 800-813, 2010 | MARRS R.A. & al., *Molecular Ecol.* **17** : 4197-4208, 2008 | MRAZ P. & al., *Annals Bot.* **110** : 615-627, 2012 | MRAZ P. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **62**(2) : 612-623, 2012 | OTISKOVA V. & al., *Preslia* **86** : 67-80, 2014 | SPANIEL S. & al., *Folia Geobot.* **43** : 131-158, 2008 | TREIER U.A. & al., *Ecology* **90**(5) : 1366-1377, 2009.

Avec **x=8**.

*C. solstitialis* – Espèce diploïde (2n=16).

### *Cirsium*

Nombre de base  $x'=17$ .

BURES P. & al., *Annals Bot.* **94** : 353-363, 2004 | CZAPIK R., *Acta Societatis Bot. Poloniae* **27**(3) : 483-489, 1958 | TALAVERA S., *Lagascalia* **4**(2) : 285-296, 1974 | TALAVERA S. & VALDES B., *Lagascalia* **5**(2) : 127-223, 1976.

A part *C. vulgare*, les sept autres espèces de la région sont diploïdes (2n=34). Les comptages triploïdes et tétraploïdes (à vérifier) signalés chez *C. arvense*, sont sans doute accidentels ; ce phénomène n'est pas exceptionnel sur les plantes à forte multiplication végétative ; cependant, certains comptages 4x ont été vérifiés sur des plantules, sans vérification de leur capacité de survie. La forte multiplication végétative permettrait la formation de populations isolées autotétraploïdes.

*C. vulgare* – Espèce tétraploïde (2n=68 ; parfois des aneuploïdes). La morphologie des chromosomes montre que les deux génomes sont très proches, suggérant une autopolyploïdie. Par ailleurs, plusieurs

comptages diploïdes existent dans la littérature (Bulgarie, Turquie, Suède) ; mais, ces résultats restent ponctuels, sans aucun commentaire : difficile donc d'affirmer qu'il existe un cytotype relictuel diploïde, et encore moins d'ébaucher une répartition. Seule certitude : si ce cytotype existe, il a été en grande partie éliminé par les tétraploïdes dominants. Attention aussi à l'éventuelle confusion nomenclaturale avec *C. eriophorum* subsp. *vulgare* Petrak. Le signalement d'une population octoploïde correspond à un taxon extrême localisé au Portugal : à étudier (peut-être accidentel).

### *Cyanus*

Nombre de base  $x'=12$  (avec dysploïdie descendante jusqu'à 8). Les justifications pour séparer ce genre ne nous paraissent pas suffisantes ; nous suggérons plutôt un maintien dans le genre *Centaurea* !

*C. segetum* = *Centaurea cyanus* – Espèce basée sur  $x'=12$ , diploïde ( $2n=24$ ).

MUNOZ A.F. & DEVESA J.A., *Acta Bot. Malacitana* **35** : 23-55, 2010.

### *Echinops sphaerocephalus*

Espèce diploïde basée sur  $x'=15$  ( $2n=30$ ).

GARNATGE T. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **145** : 337-344, 2004 | GARNATGE T. & al., *Biology of the Cell* **96** : 117-124, 2004 | GARNATGE T. & al., *Folia Geobotanica* **40**(4) : 407-419, 2005 | SANCHEZ-JIMENEZ I. & al., *Plant Systematics Evol.* **298**(6) : 1085-1099, 2012.

Certains auteurs signalent  $2n=32$ , nombre fréquent dans le genre *Echinops* qui présente trois nombres de base : 14-15-16. Ce comptage semble avoir été confirmé sur des populations grecques qui ont été séparées en subsp. *albidus* (Boiss. & Spruner) Kozuharov.

Ce genre appartient à un groupe sans doute allopolyploïde dérivé de taxons à  $x=8$ . Après doublement du nombre de chromosomes ( $2n=32$ , nombre que l'on trouve chez l'espèce basale *E. strigosus* L.), une dysploïdie descendante conduit à  $x'=15$  puis 14. Le genre voisin *Acantholepis*, à  $2n=14$ , possède un caryogramme avec deux grands chromosomes sans doute issus d'une soudure ; cette remarque confirme, au niveau diploïde, la probabilité d'un ancêtre commun à  $x=8$ . Reste à prouver que ce genre, qui devrait être inclus dans *Echinops*, ne serait pas un diploïde dérivé, car la quantité d'ADN est équivalente à celle des autres *Echinops*.

### *Onopordum acanthium*

Espèce basée sur  $x'=17$ , diploïde ( $2n=34$ ).

### *Serratula*

Nombre de base  $x=11$ . Ce genre a récemment été séparé en deux, avec un nombre de base  $x=11$  pour *Serratula s.s.*, et  $x=15$  pour le genre *Klasea* Cass. plus ancestral.

*S. tinctoria* – Espèce basée sur  $x=11$ , diploïde ( $2n=22$ ).

CANTO P., *Lazaroa* **3** : 189-195, 1981 | CANTO P., *Lazaroa* **6** : 7-80, 1984.

### *Silybum marianum*

Espèce basée sur  $x'=17$ , diploïde ( $2n=34$ ).

### *Xeranthemum cylindraceum*

Espèce basée sur  $x=10$ , diploïde ( $2n=20$ ). L'origine de ce nombre reste méconnue, malgré des études génomiques précises ; est-il un reliquat du nombre ancestral, ou est-il dérivé ? La variabilité des nombres dans ce groupe ne permet aucune conclusion sérieuse sans une comparaison à un arbre phylogénétique détaillé.

GARNATJE T. & al., *Plant Biology* **6**(2) : 140-146, 2004.

Sous-famille des **CICHORIOIDEES**.

Tribu des **Cichoriées** (= Lactucées)

Nombre de base  $x=9-10$ . Le genre *Scolymus* étant très ancien et possédant  $x=10$ , on peut penser que ce nombre est ancestral. Cependant  $x=9$  est certainement à la base de toutes les autres liguliflores ; ce nombre pourrait être originel, ou éventuellement issu d'une dysploïdie ancienne dérivée de  $x=10$  ? De nombreux genres de Lactucées ont conservé ce nombre de base  $x=9$  : *Andryala*, *Arnoseric*, *Cichorium*, *Hieracium*, *Lactuca*, *Pilosella*...

EDMONDS J.M. & al., *Watsonia* **10** : 159-161, 1974 | ENKE N. & al., *Organisms Diversity Evol.* **12**(1) : 1-16, 2012 | SAMUEL R. & al., *American J. Bot.* **93**(8) : 1193-1205, 2006 | STEBBINS G.L. & al., *Univ. California Publications Bot.* **26** : 401-429, 1952.

### *Andryala integrifolia*

Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ).

### *Arnoseric minima*

Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ).

### *Chondrilla juncea*

Espèce basée sur  $x=5$ , présentant plusieurs cytotypes :  $2x-3x-4x$  ( $2n= 10-15-20$ ). Le cytotype diploïde correspond aux populations fertiles originelles. Les populations  $3x$  et  $4x$  sont dérivées et apomictiques. Seules les triplôïdes semblent présentes en France ; celles d'Île-de-France ont donc sans doute 15 chromosomes.

BATTAGLIA E., *Caryologia* **2**(1) : 23-30, 1949 | BERGMAN B.T., *Hereditas* **38**(2) : 128-130, 1952 | CHABOUDEZ P., *Australian J. Bot.* **42**(3) : 283-295, 1994 | Van DIJK P.J., *Philosophical Transactions Royal Soc. London B* **358** : 1113-1121, 2003.

### *Cichorium intybus*

Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ). L'ensemble des chicorées devrait être regroupé au sein d'une même espèce biologique.

VERMEULEN A. & al., *Theoretical Applied Genet.* **88**(2) : 159-166, 1994.

### *Crepis*

Nombre de base très variable :  $x=(7-)-6-5-4-3$ . Ce nombre de chromosomes est très instable dans le genre, ayant alterné des dysploïdies descendantes et ascendantes. Le nombre ancestral du genre serait  $x=7$ , partagé par *Lapsana* qui a dérivé anciennement d'une souche commune. Les études récentes montrent que le genre *Crepis* n'est pas monophylétique, en particulier si l'on distingue les genres *Lapsana* (monospécifique) et *Rhagadiolus* ! Il faudrait donc inclure ces genres dans *Crepis*... ou sinon en sortir *C. sancta* et *C. pulchra* (dans un genre *Lagoseris* M. Bieb.).

BABCOCK E.B., *The Bot. Review* **8**(3) : 139-190, 1942 | BABCOCK E.B., *The genus Crepis, Univ. Calif. Publ. Bot.* **21-22**, 1947 | DIMITROVA D. & GREILHUBER J., *Bot. J. Linnean Soc.* **132** : 281-297, 2000 | ENKE N. & GEMEINHOLZER B., *Taxon* **57**(3) : 756-768, 2008 | HOLLINGSHEAD L. & BABCOCK E.B., *Univ. California Publ. Agric. Sci.* **6**(1) : 1-53, 1930 | JONES R.N. & BROWN L.M., *Heredity* **36**(1) : 91-104, 1976.

Avec  $x=5$ .

Deux espèces diploïdes ( $2n=10$ ) : *C. foetida* et *C. sancta*. Des individus possédant deux chromosomes additionnels ont été repérés chez *C. sancta*. Certains auteurs les ont interprétés comme des chromosomes B. Mais ces chromosomes ont une taille trop importante ; il doit s'agir d'individus tétrasomiques.

DIMITROVA D. & al., *Plant Systematics Evol.* **217**(3-4) : 245-257, 1999.

*C. biennis* – Espèce sans doute allooctoploïde ( $2n=40$ ) ; aneuploïdie fréquente ( $2n=36$  à  $42$  et/ou  $0-3$  chromosomes B) ! L'origine génétique de son génome n'est pour l'instant pas résolue.

BABCOCK E.B. & SWEZY O., *Cytologia* **6** : 256-265, 1935.

Avec  $x=4$ .

Quatre espèces diploïdes ( $2n=8$ ) : *C. bursifolia*, *C. pulchra*, *C. setosa* et *C. tectorum*. De rares individus  $4x$  semblent apparaître au milieu des  $2x$  chez *C. bursifolia* : phénomène accidentel.

*C. vesicaria* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=8-16$ ). Il y a chez cette espèce deux types de tétraploïdes : des autotétraploïdes qui apparaissent aussi bien chez le type que chez diverses sous-espèces, et des allotétraploïdes formés entre deux sous-espèces diploïdes. En Île-de-France, n'existe que la subsp. *taraxacifolia* : deux cytotypes confirmés chez cette sous-espèce. Cependant les populations tétraploïdes semblent surtout présentes dans le sud (Espagne, Sicile... ?) : répartition à étudier en France !

MARCENO C. & al., *Botanica Chronika* **10** : 749-760, 1991.

Avec  $x=3$ .

*C. capillaris* – Espèce diploïde ( $2n=6$ ). Chez cette espèce, le nombre de chromosomes B a été particulièrement étudié : il se situe entre  $0$  et  $11$ , avec cependant une fréquence assez faible et géographiquement localisée. Ce nombre reste assez stable dans les parties végétatives d'un même individu (surtout  $1$ , parfois  $2$ ). Par contre il varie beaucoup plus dans l'inflorescence ; au cours des divisions cellulaires, la répartition des chromosomes B dans les cellules filles se fait souvent de façon anormale, avec un nombre double partant chez l'une et  $0$  chez l'autre : ainsi, sur un individu à  $3$  chromosomes B trouve-t-on des cellules à  $6$  chromosomes B, compensées par des cellules sans aucun chromosome B. D'anciennes expérimentations ont signalé que des individus accidentels  $3x-4x-5x$  pouvaient apparaître dans les populations (en conditions artificielles), sans doute par intervention de gamètes non réduits. On peut penser que la plupart de ces individus sont stériles.

NAVASHIN M., *Genetics* **10** : 583-592, 1925 | PARKER J.S. & al., *Heredity* **66** : 211-218, 1991 | RÖTHLISBERGER E., *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **80** : 174-224, 1971.

### *Helminthotheca echioides*

Espèce basée sur  $x=5$ , diploïde ( $2n=10$ ).

### *Hieracium*

Nombre de base  $x=9$ . A part *H. umbellatum*, en général diploïde et fertile, toutes les autres épervières régionales apomictiques semblent stabilisées au niveau triploïde ( $2n=27$ ). L'ensemble des espèces aphyllipodes (*lachenalii*, *laevigatum*, *maculatum*, *sabaudum*) serait d'origine hybride.

CASTRO M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **153** : 311-320, 2007 | CHRTEK J. & al., *Preslia, Praha* **76** : 119-139, 2004 | CHRTEK J. & al., *Folia Geobot.* **42** : 411-430, 2007 | CHRTEK J. & al., *Annals Bot.* **104** : 161-178, 2009 | KRÁK K. & al., *Heredity* **110** : 138-151, 2013 | LIPPERT W., *Berichte Bayerischen Bot. Gesellschaft* **76** : 85-110 (p. 94), 2006 | SCHUHWERK F. & LIPPERT W., *Sendtnera* **5** : 269-286, 1998 | SCHUHWERK F. & LIPPERT W., *Sendtnera* **6** : 197-214, 1999 | SELVI F. & FIORINI G., *Caryologia* **49**(3-4) : 287-299, 1996 | SZELAG Z. & VLADIMIROV V., *Polish Bot. J.* **50**(2) : 139-143, 2005.

*H. glaucinum/murorum* – Espèces présentant des cytotypes  $2x$ ,  $3x$  et  $4x$ . Ces taxons très proches sont en général triploïdes ( $2n=27$ ). *H. glaucinum* étant sans doute d'origine hybride, et les populations franciliennes de *H. murorum* étant légèrement différentes du type plutôt montagnard, on peut appliquer à ce groupe les remarques faites ci-dessous concernant les rares individus  $2x$  ou  $4x$  :  $2x$  peu vraisemblables dans la région, et  $4x$  peut-être indices d'une hybridation récente. D'autres espèces semblent presque toujours triploïdes ( $2n=27$  ; très rares comptages  $2x$  ou  $4x$ ) : *H. lachenalii*, *H. laevigatum*, *H. maculatum*.

*H. sabaudum* – Espèce présentant des cytotypes  $2x$ ,  $3x$  et  $4x$ , mais le plus souvent triploïde ( $2n=27$ ). Comme pour les trois espèces ci-dessus, les comptages  $2x$  et  $4x$  méritent des études plus

poussées. Les individus diploïdes, éventuellement originels, laissent la place aux triploïdes apomictiques à cause de l'origine hybride qui induit une faible fertilité des 2x : attention aux nombreuses erreurs de détermination (avec des formes extrêmes de *H. umbellatum*). Quant aux tétraploïdes, ils caractérisent souvent les taxons intermédiaires, et peuvent signaler une hybridation récente !

*H. umbellatum* – Espèce présentant des cytotypes 2x, 3x et (4x-6x) ; c'est la seule espèce généralement diploïde (2n=18).

### *Hypochoeris*

Nombre de base variable (x=6-5-4-3).

BARGHI N. & al., *Plant Systematics Evol.* **168** : 49-57, 1989 | CERBAH M. & al., *The J. Heredity* **89**(4) : 312-318, 1998 | CERBAH M. & al., *Molecular Biol. Evol.* **15**(3) : 345-354, 1998 | SAMUEL R. & al., *American J. Bot.* **90**(3) : 496-507, 2003 | TREMETSBERGER K. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **35** : 102-116, 2005.

Une première hypothèse serait un nombre ancestral de x=4, à l'image des espèces d'Amérique du Sud et d'une espèce méditerranéenne qui serait alors basale : *H. robertia* Fiori. Cela pose le problème de l'origine de x=4 à partir d'un ancêtre commun aux genres voisins *Leontodon* à x=7 ou *Hyoseris* à x=8. D'autres arguments en défaveur de cette hypothèse sont l'asymétrie des cotylédons, et le caractère plutôt évolué des porcelles sud-américaines sur la base de l'ADN nucléaire. Ces porcelles seraient toutes issues d'un ancêtre arrivé en Amérique du Sud directement du Bassin méditerranéen : ancêtre apparemment proche de *H. angustifolia* (Litard. & Maire) Maire, espèce marocaine. Une autre hypothèse considère donc un nombre x=5 ancestral ; localement, l'espèce la plus archaïque serait alors *H. maculata*. S'en est suivie une dysploïdie descendante, jusqu'à x=3. Cependant, le fait que *H. achyrophorus* L., très proche de la base, possède x=12 suggère un nombre primitif de x=6 ; mais, des études très précises sur la structure des chromosomes montrent que le nombre 2n=12 concerne uniquement quelques espèces sans doute dérivées de 2n=10 par cassure de deux chromosomes.

Avec x=5.

Deux espèces diploïdes (2n=10) : *H. glabra* et *H. maculata*. Des mentions tétraploïdes chez *H. maculata* (Yougoslavie, Grèce), mais trop ponctuelles pour conclure à un cytotype stable. En plus de la variabilité du nombre de chromosomes B (1 à 5), PARKER & al. ont noté la présence d'individus anormaux dans la descendance de *H. maculata* (2%) : aneuploïdes mais aussi triploïdes et tétraploïdes, avec parfois une mixoploïdie. Les comptages tétraploïdes vérifiés dans la nature entrent plutôt dans ces mutations accidentelles.

PARKER J.S. & al., *Chromosoma (Berl.)* **85** : 299-310, 1982.

Avec x=4.

*H. radicata* – Espèce diploïde (2n=8 ; vérifié en Île-de-France).

### *Lactuca*

Nombre de base x=9 (rare dysploïdie à x=8).

DOLEZALOVA I. & al., *Genetic Resources Crop Evol.* **49**(4) : 383-395, 2002 | EL-ESAWI M. & SAMMOUR R., *Cytologia* **79**(2) : 269-275, 2014 | KOOPMAN W.J.M. & al., *Plant Systematics Evol.* **185**(3-4) : 249-257, 1993 | KOOPMAN W.J.M. & DE JONG J.H., *Acta Bot. Neerlandica* **45**(2) : 211-222, 1996 | LINDQVIST K., *Hereditas* **46**(1-2) : 75-151, 1960 | MATOBA H. & al., *Hereditas* **144** : 235-243, 2007 | MEJIAS J.A., *Botanica Helvetica* **103**(1) : 113-130, 1993.

Toutes les espèces locales sont basées sur x=9 et diploïdes (2n=18). Des cultivars autotétraploïdes de *L. sativa* ont été créés pour les besoins de l'amélioration des plantes.

### *Lapsana communis*

Espèce basée sur x=7, diploïde (2n=14). Le même nombre s'observe chez la sous-espèce *intermedia* (M. Bieb.) Hayek, taxon en expansion rapide en France : à surveiller. Des comptages à 2n=12 (douteux !) et 2n=16 (chromosomes B ou aneuploïdie ?) méritent une confirmation.

PAK J.-H. & BREMER K., *Taxon* **44**(1) : 13-21, 1995.

### *Leontodon*

Nombre de base x=4-7-11(=7+4).

DIMITROVA D. & al., *Flora Medit.* **15** : 219-223, 2005 | ELLIOT E., *New Phytologist* **49**(3) : 344-349, 1950 | FINCH R.A., *Heredity* **22**(3) : 359-386, 1967 | IZUZQUIZA A. & NIETO FELINER G., *Willdenowia* **21** : 215-224, 1991 | ROUSI A., *Annales Bot. Fennici* **10**(3) : 201-215, 1973 | SAMUEL R. & al., *American J. Bot.* **93**(8) : 1193-1205, 2006.

Avec x=7.

*L. hispidus* – Espèce généralement diploïde (2n=14) ; rares individus triploïdes (2n=21). Un comptage à 2n=12 sur serpentines en Grèce reste très douteux ; à confirmer : sans doute un taxon différent !

Avec x=4.

*L. saxatilis* – Espèce diploïde (2n=8) ; rares individus triploïdes (2n=12). Cette espèce peut s'hybrider avec la précédente en donnant des individus à 11 chromosomes !

### *Picris hieracioides*

Espèce basée sur x=5, diploïde (2n=10).

SLOVAK M., *Nordic J. Bot.* **25** : 238-244, 2007.

### *Pilosella*

Nombre de base x=9.

BRÄUTIGAM S. & BRÄUTIGAM E., *Folia Geobot. Phytotax.* **31** : 315-321, 1996 | FEHRER J. & al., in BAKKER F.T. & al., *Regnum Vegetabile* **143** : 175-201, 2005 | GADELLA W.J., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci. (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C*, **87**(4) : 387-399, 1984 | KRAHULEC F. & al., *Preslia* **80** : 1-26, 2008 | POGAN E. & WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **31** : 19-28, 1989 | ROTREKLOVA O. & al., *Preslia, Praha*, **77** : 177-195,

2005 | SCHUHWERK F. & LIPPERT W., *Sendmerra* **4** : 181-206, 1997 | SCHUHWERK F. & LIPPERT W., *Sendmerra* **8** : 167-194, 2002 | SKALINSKA M., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **10** : 127-141, 1967 | SUDA J. & al., *Annals Bot.* **100** : 1323-1335, 2007 | TURESSON G. & TURESSON B., *Hereditas* **46** : 716-736, 1960.

*P. caespitosa* – Espèce présentant divers cytotypes : 2x-3x-4x-5x. Les populations diploïdes restent confinées à des zones relictuelles continentales, en particulier en Europe centrale. Les populations tétraploïdes dominant (2n=36), suivies par les pentaploïdes (2n=45) : toutes apomictiques.

SKALINSKA M. & KUBIEN E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **15** : 39-49, 1972.

*P. lactucella* – Divers cytotypes ont été signalés : 2x-3x-4x. Cependant la plante est en général diploïde (2n=18) et sexuée.

*P. officinarum* – Espèce présentant divers cytotypes : 2x-3x-4x-5x-6x-7x, les 2x, 3x et 7x semblant très rares (en France, 2x trouvés dans les Alpes). En France, on trouve donc surtout les cytotypes 4x (2n=36) et 6x (2n=54) : des 5x intermédiaires sont localement présents ; la répartition de ces deux principaux cytotypes n'est pas connue précisément, seul le S des Alpes ayant été prospecté en détail. Cependant, si l'on s'en tient à la carte proposée par MRAZ & al. (2008), les populations hexaploïdes paraissent plus septentrionales ou montagnardes ; pour l'instant les populations planitiaires du sud-ouest de l'Europe sont majoritairement tétraploïdes (2n=36). Ces populations tétraploïdes sont presque toujours sexuées, alors que les hexaploïdes deviennent parfois apomictiques. Curieusement cette espèce a été exportée dans diverses régions du Monde, et, par effet de fondation, la situation peut s'avérer très différente de celle rencontrée en Europe. Ainsi, en Nouvelle-Zélande, les populations sont toutes pentaploïdes. Comme chez les pissenlits, certains auteurs ont décrit une multitude de micro-taxons apomictiques (ou plutôt apomystiques) dont l'intérêt nous paraît très surfait : nous ne citerons même pas cette variabilité secondaire.

DEL COURT E., *Bull. Soc. bot. Fr.* **119** : 287-302, 1972 | GADELLA W.J., *Plant Systematics Evol.* **157** : 219-245, 1987 | GADELLA W.J., *Proc. Kon. Ned. Acad. Wetenschappen* **94**(4) : 455-488, 1991 | MAKEPEACE W., *New Zealand J. Bot.* **19**(3) : 255-257, 1981 | MRAZ P. & al., *Annals Bot.* **101** : 59-71, 2008 | POGAN E. & WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **31** : 19-28, 1989 | TURESSON B., *Botaniska Notiser* **125** : 223-240, 1972.

*P. peleteriana* – Divers cytotypes ont été signalés : 2x-3x-4x-5x. Cependant la plante est en général diploïde (2n=18) et sexuée.

*P. piloselloides* (Vill.) Sojak s.l. – Trois principaux cytotypes : 4x-5x-6x (2n=36-45-54). Taxon en expansion à partir de l'est, en particulier la subsp. *bauhinii* (Schult.) S. Bräut. & Greuter. Son installation devra être suivie : statut actuel A-N<sup>?</sup>. Les populations pentaploïdes dominant, mais les tétraploïdes ne sont pas rares.

ROTREKLOVA O. & al., *Preslia, Praha*, **76** : 313-330, 2004.

### *Scolymus hispanicus*

Espèce basée sur x=10, diploïde (2n=20).

### *Scorzonera*

Nombre de base x=7 (dysploïdie à x=6).

DIAZ DE LA GUARDIA C. & BLANCA G., *Anales Jard. Bot. Madrid* **43**(2) : 271-354, 1987 | DIAZ DE LA GUARDIA C. & BLANCA G., *Plant Systematics Evol.* **156**(1-2) : 29-42, 1987 | DVORAK F. & al., *Folia Geobot. Phytotax.* **14**(2) : 185-199, 1979 | MAVRODIEV E.V. & al., *Taxon* **53**(3) : 699-712, 2004 | NAZAROVA E.A., *Caryologia* **50**(3-4) : 239-261, 1997 | OWEN W.M. & al., *Caryologia* **59**(2) : 153-163, 2006.

Les trois espèces d'Île-de-France sont basées sur x=7 et diploïdes (2n=14) : *S. austriaca*, *S. humilis*, *S. laciniata*.

### *Scorzoneroïdes*

Nombre de base x=6 (rare dysploïdie à x=5 chez des espèces annuelles d'Espagne ou d'Italie).

*S. autumnalis* – Espèce normalement diploïde (2n=12). Quelques comptages tétraploïdes sans doute accidentels.

IZUZQUIZA A. & NIETO FELINER G., *Willdenowia* **21** : 215-224, 1991 | ROUSI A., *Annales Bot. Fennici* **10**(3) : 201-215, 1973.

### *Sonchus*

Nombre de base x=9, avec dysploïdie à x=8 puis 7.

BOULOS L., *Bot. Notiser* **126** : 155-196, 1973 | HSIEH T.-S. & al., *American J. Bot.* **59**(8) : 789-796, 1972 | KIM S.-C. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **44** : 578-597, 2007 | MEJIAS J.A. & ANDRES C., *Folia Geobot.* **39**(3) : 275-291, 2004 | MEJIAS J.A. & DIEZ M.J., *Grana* **32**(6) : 343-347, 1993 | ROUX J. & BOULOS L., *Bot. Notiser* **125** : 287-305, 1972 | WALTER R. & KUTA E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **14** : 103-109, 1971.

*S. arvensis* – Espèce présentant deux cytotypes : 4x et 6x (2n=36-54). Les populations tétraploïdes sont séparées en subsp. *uliginosus* (M. Bieb.) Béguinot ; il s'agit sans doute d'un taxon allotétraploïde. Cette sous-espèce se distingue par son involucre glabre ; cependant des populations tétraploïdes à involucre glanduleux ont été signalées en Scandinavie ! D'autre part, des individus pentaploïdes d'origine hybride apparaissent au contact entre les deux cytotypes. Malgré un nombre impair, ces hybrides restent fertiles et peuvent participer à des rétrocroisements possédant tous les nombres entre les deux parents. En Île-de-France n'existe que la subsp. *arvensis*, et vraisemblablement que le cytotype hexaploïde à 2n=54. Les parents éventuels de cette espèce sont incertains mais pourraient faire intervenir un parent voisin du groupe *maritimus/crassifolius* associé à un parent du groupe *asper/oleraceus*.

BOULOS L., *Botaniska Notiser* **114**(1) : 57-64, 1961 | SHUMOVICH W. & MONTGOMERY F.H., *Canadian J. Agricultural Science* **35**(6) : 601-605, 1955.

*S. asper* – Espèce basée sur x=9, diploïde (2n=18). De rares mentions tétraploïdes sont certainement dues à de l'endopolyploïdie dans les apex racinaires.

MEJIAS J.A. & al., *Bocconea* **24** : 285-293, 2012.

*S. oleraceus* – Espèce allotétraploïde ( $2n=32$ ) sans doute formée par l'association des génomes de *S. asper* ( $2n=18$ ) et de *S. tenerrimus* L. ( $2n=14$  : nombre le plus bas du genre). Curieusement HSIEH & al. (1972) ont analysé, en Amérique du Nord, un taxon autotétraploïde à  $2n=36$ , non affilié à *S. asper*, qu'ils ont nommé *S. oleraceus* : population douteuse, peut-être d'origine hybride ? Des mentions anciennes d'un cytotype diploïde (en particulier en Scandinavie :  $2n=16$ ) restent très douteuses. On peut observer dans les apex racinaires une endopolyploïdie, avec quelques cellules à  $2n=64$ .

HIREMATH B.S. & CHENNAVEERIAH M.S., *Proc. Indian Acad. Sci.* **95**(6) : 373-377, 1985.

*S. palustris* – Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ).

### Taraxacum

Nombre de base  $x=8$ , avec divers cytotypes (en général  $2x-3x-4x$ , plus rarement  $5x-6x$ ).

HUGUES J. & RICHARDS A.J., *Botanical J. Linnean Soc.* **99**(4) : 365-376, 1989.

Ce genre très complexe donnera lieu à encore des milliers de pages sans qu'il soit possible de trouver un accord. Les mêmes qui prônent un monophylétisme absolu, militent avec autant de véhémence pour une multiplication des pseudo-espèces de pissenlits, alors que tous les groupes ont une origine polyphylétique en réseau. La description de ces microtaxons apomictiques s'avère sans fin dans les groupes *fasciatum* et *hamatum*. La flore d'Île-de-France s'est enrichie, grâce à Van SOEST, de plus de 9 « espèces » endémiques nouvelles pour la science ! Que se soit par le séquençage d'ADN qui prouve l'hybridation en réseau, ou par l'utilisation des isozymes qui montre une très faible diversité génétique à cause d'une diversification récente à partir d'une souche apomictique unique, aucune méthode moderne ne permet d'établir un système hiérarchique ! MOGIE et RICHARDS arrivent à la conclusion que nous partageons : « it is probable that all « modern » *Taraxaca*, including at least five sections of the genus, should be included within a single taxon ». La similitude des isozymes les incite même à suggérer que dans la section *Ruderalia* les diploïdes pourraient être dérivés et non primaires ! Laissons l'évolution faire son œuvre quelques milliers d'années parmi ce vivier de jeunes taxons pour voir ceux qui survivront ! En attendant gardons un grand recul dans les décisions d'attribution de binômes linnéens ; que je sache LINNE n'a décrit que *Leontodon taraxacum* ! Une position synthétique se justifie d'autant plus que tous ces taxons peuvent s'hybrider ; même les espèces de base donnent entre elles des hybrides fertiles ! Biologiquement parlant, seuls trois groupes de pissenlits d'Île-de-France possèdent quelque part des populations diploïdes fertiles : donc trois véritables espèces !

DEN NIJS H.C.M., *Lagasalia* **19**(1-2) : 45-56, 1997 | DOLL R., *Feddes Repertorium* **93**(7-8) : 481-624, 1982 | HOU-LIU S.Y., *Acta Bot. Neerlandica* **12** : 76-83, 1963 | KIRSCHNER J. &

STEPANEK J., *Folia Geobotanica Phytotax.* **31** : 415-426, 1996 | MALECKA J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **5** : 117-136, 1962 | RICHARDS A.J., *New Phytologist* **69** : 1103-1121, 1970 | RICHARDS A.J., *Watsonia, Suppl.*, **9** : 141 p., 1972 | RICHARDS A.J., *Botanical J. Linnean Soc.* **66** : 189-211, 1973 | ROUSI A. & al., *Nordic J. Bot.* **5**(2) : 127-141, 1984 | Van DIJK P.J., *Philosophical Transactions Royal Soc. London B* **358** : 1113-1121, 2003 | Van SOEST J.L., *Vegetatio* **5-6** : 524-533, 1954.

Nous avons volontairement omis les cas d'aneuploïdie, minoritaires mais fixés par l'apomixie.

*T. celticum* (section *Celtica*) – Groupe polyphylétique de taxons tous apomictiques, présentant des cytotypes  $3x-4x-5x-6x$ . Le bilan régional n'a jamais fait l'objet de publications. Cette espèce, bien que méconnue, doit être plutôt rare. Pour l'instant, le seul taxon signalé serait « *T. nordstedtii* Dahlstedt », taxon hexaploïde ( $2n=48$ ).

KIRSCHNER J. & STEPANEK J., *Folia Geobotanica Phytotax.* **19**(3) : 287-297, 1984 | MATYSIAK J.-P., *Bulletin Soc. Bot. N France* **55**(1-2) : 1-17, 2002.

*T. fasciatum* (section *Ruderalia*) – Enorme ensemble de taxons comprenant divers cytotypes :  $2x-3x-4x$ . Les populations diploïdes fertiles sont plus disséminées ; fréquentes dans la moitié S, elles se raréfient vers le nord. Curieusement, elles sont bien représentées en région parisienne : seuls taxons fertiles d'Île-de-France. En limite nord de l'aire, les diploïdes plus thermophiles se réfugient dans des vallées sur des flancs sud où les compensations de facteurs leur permettent de supporter un climat plus contraignant que dans leur zone centrale de répartition. Il faudrait vérifier leur comportement en Île-de-France : à rechercher dans des prairies stables et traditionnelles, car les  $2x$  évitent les milieux perturbés. Par contre, les populations apomictiques sont très communes et constituent, étant donnée l'eutrophisation généralisée des milieux franciliens, la majorité des pissenlits de la région. On trouve des cytotypes  $2x-3x-4x$ , mais une grande majorité des populations possède  $2n=24$ . Les populations peuvent être mixtes ( $3x \gg 2x \gg 4x$ ), ce qui favorise les échanges génétiques entre diploïdes et triploïdes. Les hybridations entre cytotypes semblent fréquentes ; avec un  $2x$  comme parent femelle, les hybrides sont souvent  $2x$  ; par contre avec un  $3x$  comme parent femelle ils sont plutôt  $3x$ , mais parfois  $4x$ .

Microtaxons signalés en Île-de-France : *T. angustisquamum* H. Lindberg  $2x$  et  $3x$ , *T. ardisodon* Dahlstedt  $3x$ , *T. atrocephalum* Van Soest, *T. aurosulum* H. Lindberg  $2x$  et  $3x$ , *T. dahlstedtii* H. Lindberg  $3x$ , *T. expallidiforme* Dahlstedt, *T. graminicolor* Van Soest  $2x$ , *T. melanocorethrum* Sahl.  $3x$ , *T. oblongatum* Dahlstedt  $3x$ , *T. pallidissimum* Van Soest  $3x$ , *T. pannulatum* Dahlstedt  $2x$  et  $3x$ , *T. polyodon* Dahlstedt  $2x$  et  $3x$  ( $6x$ ), *T. pseudoleptodon* Van Soest  $3x$ , *T. pubicaule* Van Soest, *T. purpurisquamum* Van Soest, *T. retroflexum* H. Lindberg  $2x$ , *T. sellandii* Dahlstedt  $3x$ , *T. subpratensis* Haglund  $3x$ , *T. tenuiceps* Van Soest  $3x$ , *T. triangularidentatum* Van Soest  $3x$ , *T. trilobatum* Palmgren  $3x$ , *T. undulatum* H. Lindberg & Marklund  $3x$ , *T. vastisectum* Marklund  $3x$ , *T. yvelinense* Van Soest ...

La plupart de ces taxons n'ont pour nous qu'une valeur anecdotique ; certains appartiennent peut-être à *T. hamatum* ci-dessous.

DEN NIJS J.C.M. & STERK A.A., *Acta Bot. Neerlandica* **33**(1) : 1-24, 1984 | DEN NIJS J.C.M. & STERK A.A., *Acta Bot. Neerlandica* **33**(4) : 431-455, 1984 | ELZINGA D. & al., *Proc. Kon. Ned. Acad. Wetenschappen, ser. C*, **90** : 431-442, 1987 | MEIRMANS P.G. & al., *Folia Geobotanica* **34**(4) : 451-469, 1999 | MENKEN S.B.J. & al., *Evolution* **49**(6) : 1108-1118, 1995 | MÜLLER U. von, *Berichte Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel Zürich*, **41** : 48-55, 1972 | VERDIJN M.H. & al., *Heredity* **93** : 390-398, 2004.

*T. hamatum* (section *Hamata*) – Groupe monophylétique de taxons tous apomictiques, la plupart triploïdes (2n=24). Malgré la particularité du caryotype de cette section, il serait sans doute plus raisonnable de l'inclure dans la section *Ruderalia* ci-dessus. Le caryotype se distingue bien des autres pissenlits par la présence de 2 chromosomes avec satellite sur les trois stocks triploïdes ; on a donc à la fois une stabilité inhabituelle pour le genre, mais aussi une preuve d'allopolyploïdie. Ce groupe se serait donc formé à partir d'un seul taxon apomictique et triploïde, ce taxon faisant certainement partie du « complexe *fasciatum* ».

MOGIE M. & RICHARDS A.J., *Plant Systematics Evol.* **141**(3-4) : 219-229, 1983 | OLLGAARD H., *Plant Systematics Evol.* **141** : 199-217, 1983.

Microtaxons signalés en Île-de-France : *T. adamii* Claire 3x, *T. bracteatum* Dahlstedt 3x, *T. circinatum* G.E. Haglund (inclus *T. linnophyllum* Van Soest), *T. eminens* Van Soest, *T. marklundii* Palmgren 3x, *T. mediterraneum* Van Soest (inclus *T. exurgens* Van Soest), *T. pseudohamatum* Dahlstedt 3x, *T. quadrans* H. Oellgaard 3x, *T. versailleuse* Van Soest ...

*T. laevigatum* (section *Erythrosperma*) – Groupe de taxons comprenant divers cytotypes : 2x-3x-4x. Les populations diploïdes fertiles n'ont été signalées, en France, que dans le Midi (*T. erythrosperrum* Besser). En Île-de-France, cette espèce regroupe sans doute une dizaine de taxons tous triploïdes (2n=24).

DEN NIJS J.C.M. & al., *Acta Bot. Neerlandica* **27**(5-6) : 287-305, 1978 | DEN NIJS J.C.M. & Van der HULST A., *Bot. Jahrb. Syst.* **110**(1) : 83-93, 1988 | DOLL R., *Feddes Repertorium* **83**(9-10) : 673-740 et **84**(1-2) : 1-180, 1973.

Microtaxons signalés en Île-de-France : *T. clemens* Matysiak (= *T. polyschistum* auct.), *T. lacistophyllum* (Dahlstedt) Dahlstedt 3x, *T. oxoniense* Dahlstedt 3x, *T. parnassicum* Dahlstedt ? 3x et 4x, *T. rubicundum* (Dahlstedt) Dahlstedt 3x, *T. scanicum* Dahlstedt 3x, *T. tanyolobum* Dahlstedt 3x, *T. tortilobum* Florstroem 3x...

*T. palustre* (section *Palustria*) – Groupe de taxons très variables, présentant divers cytotypes : 2x-3x-4x-5x-6x (2n=16-24-32-40-48, et parfois des aneuploïdes localement stabilisés). En Europe tempérée, la plupart des populations sont apomictiques et triploïdes (2n=24).

MALECKA J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **15** : 113-126, 1972.

Microtaxons signalés en Île-de-France : *T. austrinum* G.E. Haglund 3x et 4x, *T. gelricum* Van Soest 3x, (à rechercher : *T. hollandicum* Van Soest 3x)...

### *Tragopogon*

Nombre de base x=6.

BARLING D.M., *Watsonia* **3** : 210-212, 1955 | DVORAK F. & al., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, **13** : 305-330, 1978 | LIM K.Y. & al., *PLoS ONE* **3**(10) : e3353, 2008 | OWNBEY M., *American J. Bot.* **37**(7) : 487-499, 1950 | ROOSE M.L. & GOTTLIEB L.D., *Evolution* **30**(4) : 818-830, 1976 | SOLTIS D.E. & al., *Biol. J. Linnean Soc.* **82** : 485-501, 2004 | WILSON F.D., *Brittonia* **35**(4) : 341-350, 1983 | WINGE Ö., *C. R. Lab. Carlsberg, Sér. Physiol.* **22**(9) : 155-193, 1938.

Les deux espèces locales sont diploïdes (2n=12) : *T. dubius* et *T. pratensis* (les deux sous-espèces). Rechercher éventuellement le taxon allotétraploïde dérivé de l'hybridation entre ces deux espèces (*T. miscellum* Ownbey). Cette espèce, formée à partir de deux parents récemment introduits en Amérique du Nord, a certainement moins de 80 ans ; or, elle s'est formée plusieurs fois, aussi bien avec *T. dubius* que *T. pratensis* comme parent femelle ! Comment expliquer que ce processus apparemment aisé ne se soit pas produit en Europe ?

## CONVOLVULACEAE

Les nombres de chromosomes semblent méconnus pour les taxons situés à la base de la famille. Au-delà, la famille se sépare en deux principaux phylums ; le premier, débutant par la tribu des Dichondrées, montre plus souvent x=14 mais avec x=15 chez *Dichondra* Forst. & Forst. ; le suivant, correspondant à nos liserons, semble entièrement basé sur x=15. On peut donc, en l'attente de données plus complètes, envisager x=15 comme nombre ancestral. Il est alors intéressant de se pencher sur le genre isolé *Cuscuta*, dont la position dans la famille n'est pas certaine. Ce genre montre une très forte variabilité du nombre de chromosomes : de 2n=8 à 2n=60 ! Cette variabilité découle d'une succession de phénomènes de dysploïdie et de polyploïdie, peut-être facilitée par le centromère délocalisé (voir ci-dessous). On pourrait penser que la taille des chromosomes aiderait à résoudre ce problème ; or, elle ne semble pas du tout corrélée au nombre de chromosomes ; ainsi, dans le sous-genre *Monogyna*, les chromosomes sont très grands (10-20 microns) et pourtant assez nombreux ! Ce sous-genre correspond à la souche des cuscutes ; or, le nombre de ses chromosomes varie de 2n=28 à 2n=32, en accord avec les nombres de base des deux principaux phylums de la famille (ci-dessus). Cependant, dans l'évolution des cuscutes, on trouve très rapidement des nombres très bas, souvent stabilisés à x=7, avec une polyploïdie secondaire : cas des espèces franciliennes ! Cette évolution brutale (dihaploïdie ?) pourrait résulter d'un nombre ancestral x=14 formé par allo-tétraploïdie à partir de deux génomes basés sur 7. On pourrait aussi penser à une symploïdie liée aux chromosomes holocentriques, mais cette hypothèse expliquerait mal la petite taille des chromosomes. Cette hypothèse généalogique correspond exactement à celle de la

famille sœur des Solanacées, où le nombre de base  $x=12$  pourrait être paléotétraploïde.

MANITZ H., *Wissenschaftliche Zeitschrift FSU Jena, Math.-Nat. Reihe*, **32** : 915-944, 1983.

### *Calystegia sepium*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ) : nombre valable pour les deux sous-espèces qui s'hybrident librement.

BROWN J.M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **160** : 388-401, 2009 | STACE C.A., *Watsonia* **9**(4) : 363-367, 1973.

### *Convolvulus arvensis*

Espèce en général basée sur  $x=12$ , et tétraploïde ( $2n=48$ ). Cependant, divers auteurs ont signalé  $2n=50$ . Ce nombre a été mis en doute par certains chercheurs, ou expliqué par des hypothèses diverses (satellites comptés comme chromosomes, présence de chromosomes B, ou tétrasomie ?) ; cependant la répétition des mentions semble montrer qu'il existerait un cytotype aneuploïde à  $2n=50$  (Pologne, Suède...), sans doute par fixation par multiplication végétative.

GARCIA-BAUDIN J.M. & DARMENCY H., *Weed Research* **19** : 219-224, 1979 | LUQUE T. & DIAZ LIFANTE Z., *Candollea* **49**(1) : 233-243, 1994 | STACE C.A., *Watsonia* **9**(4) : 363-367, 1973 | VIJ S.P. & SINGH S., *Cytologia* **41**(2) : 299-305, 1976.

### *Cuscuta*

Nombre de base  $x=7$  (avec dysploïdie ascendante à  $x=8$ , et rarement descendante à  $x=5-4$ ). Les spécialistes distinguent 3 sous-genres dont deux ont des chromosomes monocentriques : Subg. *Monogyna* Yuncker pourtant considéré comme ancestral, et Subg. *Grammica* (Lour.) Yuncker, plus évolué (comprenant le complexe *scandens/campestris*). Dans le Subg. *Cuscuta*, la plupart des espèces semblent posséder des chromosomes holocentriques (à centromère diffus) ; ce phénomène pourrait en partie expliquer l'instabilité du nombre chez *C. epithymum*.

GARCIA M.A. & CASTROVIEJO S., *Anales Jard. Bot. Madrid* **60**(1), 33-44, 2003 | GARCIA M.A. & MARTIN M.P., *Systematic Bot.* **32**(4) : 899-916, 2007 | Mc NEAL J.R. & al., *BMC Biology* **5** : 55 (19 pp.), 2007 | PAZY B. & PLITMANN U., *Caryologia* **48**(2) : 173-180, 1995.

Deux espèces stables : *C. europaea* diploïde ( $2n=14$ ), et *C. epilinum* hexaploïde ( $2n=42$ ). L'origine du génome hexaploïde n'est pas connue. La Cuscute du lin aurait pu se former en Egypte, avec la participation de *C. planiflora* Tenore (à vérifier !).

*C. scandens* – Espèce pour laquelle nous n'avons trouvé que peu d'études ; elle serait tétraploïde ( $2n=28$ ). L'historique du couple *scandens/campestris* mérite des études complémentaires ; il est possible de ne concevoir qu'une seule espèce biologique. Cependant, les études de phylogénie moléculaire séparent les deux, ainsi que les rares comptages chromosomiques. *C. campestris* Yuncker, plante américaine, serait octoploïde ( $2n=56$ ). Une révision

complète du matériel francilien semble nécessaire, accompagnée d'une meilleure définition des critères séparant ces deux taxons très proches.

*C. epithymum* – Espèce considérée comme diploïde par une majorité d'auteurs, mais apparemment à nombre de chromosomes variable : 14, 16, 28, 30, 32. Ces chiffres correspondent à trois nombres de base :  $x=7$  le plus largement répandu,  $x=8$  sans doute dysploïde et rare,  $x'=15$  assez fréquent. Mais il semble impossible, pour l'instant, de corrélérer ces nombres à des écotypes précis, ou aux nombreux taxons infraspécifiques décrits dans cette espèce. Cependant, le cytotype à  $2n=32$  pourrait correspondre à la subsp. *kotschy* (Desmoulin) Arcangeli, celui à  $2n=30$  à des intermédiaires fréquents dans le Midi ; les populations franciliennes devraient plutôt correspondre au cytotype à  $2n=14$ .

## CORNACEAE

Famille chez laquelle les nombres de chromosomes varient de  $2n=16$  à  $2n=144$ . Il semble bien que le nombre de base de la famille soit  $x=11$ , nombre que l'on retrouve dans les familles voisines des Alangiacees et des Nissacees.

GOLDBLATT P., *Annals Missouri Bot. Garden* **65**(2) : 650-655, 1978.

### *Cornus*

Les espèces constituent quatre groupes suivant leur constitution génomique, avec les nombres de base  $x=9-10-11$ . Une fois de plus, deux théories s'affrontent. Pour certains auteurs se basant sur les caryogrammes,  $x=9$  serait le nombre ancestral ; on l'observe chez *C. mas* qui possède de grands chromosomes dont 2 paires ont des constriction médianes. On peut alors supposer que la scission d'une première paire conduit à  $x=10$ , puis d'une seconde paire pour  $x=11$ , avec ensuite un doublement donnant  $x'=22$ . Cependant, les études phylogénétiques, malgré les interprétations fluctuantes, vont plutôt dans le sens d'une position ancestrale des « Blue-White fruited dogwoods » (groupe BW) auquel appartient *C. sanguinea*, avec donc un nombre de  $x=11$ . Une dysploïdie descendante conduit à  $x=10$  à la base des « Cornelian Cherries » (groupe CC) puis rapidement à  $x=9$  que l'on trouve chez *C. mas*.

XIANG Q.-Y. & al., *Evolution* **59**(8) : 1685-1700, 2005 | XIANG Q.-Y. & al., *Taxon* **55**(1) : 9-30, 2006.

*C. mas* – Espèce basée sur  $x=9$ , en général diploïde ( $2n=18$ ). Cependant, des cytotypes  $3x$  (autotriploïdes accidentels) ou  $6x$  ont été signalés ( $2n=27-54$ ) : vraisemblablement sur des sujets de collections, voire même des cultivars.

*C. sanguinea* (= *Swida* Opiz *sanguinea* (L.) Opiz) – Espèce basée sur  $x=11$ , diploïde ( $2n=22$ ).

## CRASSULACEAE

Le nombre de base de la famille serait  $x=8$ .

MORT M.E. & al., *American J. Bot.* **88**(1) : 76-91, 2001.

La phylogénie moléculaire a provoqué un rétrécissement progressif du genre *Sedum*. L'inclusion des joubarbes dans les *Sedum* ne semblant pas d'actualité, il serait nécessaire d'isoler les orpins du « groupe *rupestre* », plus proches des joubarbes, dans un genre *Petrosedum* Grulich ; les combinaisons nomenclaturales sont indiquées !

### *Crassula*

Nombre de base  $x=8(-7)$ . Il faudrait surveiller la tendance à la naturalisation de *C. helmsii*, espèce australienne invasive dans les bas-marais. Cette espèce est diploïde à hexaploïde, basée sur  $x=7$  :  $2n=14-42$ . Les populations disséminées par les horticulteurs dans le Monde devraient plutôt correspondre aux cytotypes polyploïdes.

MERXMÜLLER H. & al., *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* **75** : 111-119, 1971 | MORT M.E. & al., *Plant Syst. Evol.* **283** : 211-217, 2009 | SCHOTSMAN H.D., *Bulletin Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8**(1) : 49-52, 1970.

*C. tillaea* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-4x-8x$  ( $2n=16-32-64$ ). Curieusement, le seul comptage effectué à proximité donne  $2n=28$  en Sologne : hypotétraploïde ? (douteux, à vérifier !).

*C. vaillantii* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ).

### *Hylotelephium telephium*

Espèce basée sur  $x=12$ , présentant deux cytotypes principaux :  $2x$  et  $4x$  (plus des populations  $3x$  peut-être accidentelles, parfois exportées comme au Canada). Une grande confusion règne suivant l'acception plus ou moins large attribuée à ce taxon. Ainsi, les populations  $2x$  correspondent, en Europe de l'Ouest, à *H. maximum* (L.) Holub. D'autres  $2x$ , morphologiquement plus proches de notre espèce, ont été signalées en Extrême-Orient ; elles semblent toutes appartenir au groupe de *H. pallescens* (Freyn) Ohba. Au sens strict, *H. telephium* ne serait donc jamais diploïde. A priori, la majorité des populations françaises auraient une valence tétraploïde ( $2n=48$ ) ; la fréquence des populations  $3x$ , éventuellement dispersées par l'homme, reste méconnue. Il faudrait également préciser la répartition du taxon « *jullianum* » décrit par BOREAU, en général  $3x$  (car vraisemblablement d'origine hybride), et lui aussi à expansion anthropique : à rechercher en Île-de-France.

GRULICH V., *Preslia, Praha*, **56** : 47-53, 1984 | HART 't H., *Acta Bot. Neerlandica* **34**(1) : 1-4, 1985 | JALAS J. & RÖNKKÖ M.T., *Archivum Soc. Zool. Bot. Fennicae « Vanamo »* **14**(2) : 1959) : 112-116, 1960 | OHBA H., *Bot. Mag. Tokyo* **90** : 41-56, 1977.

### *Phedimus spurius*

Espèce basée sur  $x'=14$ , en général diploïde ( $2n=28$ ) ; des populations à  $2n=42$  (donc triploïdes) ont été

signalées en Sibérie et en Turquie, dans des zones de naturalisation où le bouturage permet le maintien de tels cytotypes sans doute stériles (éventuellement d'origine horticole). Il est impossible de savoir, sans comptage, le nombre de chromosomes des rares populations locales, toutes échappées de jardins.

HART 't H. & al., *Acta Bot. Neerlandica* **42**(3) : 289-298, 1993.

### *Sedum*

Nombre de base ancestral sans doute de  $x=8$  ; mais presque toutes les espèces régionales sont polyploïdes.

HART 't H., *Willdenowia* **15**(1) : 115-135, 1985 | HART 't H., *Flora Mediterranea* **1** : 31-61, 1991 | HART 't H. & al., *Plant Syst. Evol.* **184** : 195-206, 1992 | HEBERT L.-P., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **98** : 59-70 ; 1975 | HEBERT L.-P., *Revue Cytol. Biol. végét., Bot.*, **6** : 179-224, 1983.

Rares sont les espèces à nombre de chromosomes stable. Pour la région, on ne peut citer que *S. villosum*, espèce diploïde basée sur  $x'=15$  ( $2n=30$ ). Pour les autres, non seulement les valences varient considérablement dans une même espèce, mais aussi les nombres de base : de 5 à 18 (puis des nombres secondaires jusqu'à 37 !). L'origine de tous ces nombres de base nécessite encore de nombreuses recherches ; la plupart doivent être secondaires (nombre ancestral  $x=8$  pour la famille, valable aussi pour le genre *Sedum*), mais de nombreux taxons diploïdes ont sans doute disparu. Nous nous baserons sur le nombre le plus bas signalé jusque-là chez chaque espèce. La répartition des cytotypes reste à établir : peu de comptages pour l'Île-de-France. L'aneuploïdie complique parfois ce tableau très complexe.

*S. acre* – Espèce basée sur  $x'=20$ , avec des cytotypes allant de  $2x'$  à  $6x'$  ( $2n=40$  à  $120$ ). Les cytotypes les plus fréquents sont les  $2x'$  et  $4x'$ , avec des  $3x'$  d'origine hybride au contact entre les deux précédents ( $2n=40-60-80$ ) ; les  $5x'$  et  $6x'$  semblent plus accidentels et sans répartition propre, localement favorisés par le bouturage (en France :  $6x'$  dans les Alpes à haute altitude). Les populations diploïdes, plus méridionales, dépassent rarement le 45<sup>ème</sup> parallèle. Les populations franciliennes devraient se révéler tétraploïdes ( $2n=80$ ).

CASTROVIEJO S. & CALVO R., *Trabajos Departamento Bot. Fisiologia Veget.* **11** : 49-57, 1981 | HART 't H., *Acta Bot. Neerlandica* **20**(3) : 282-290, 1971 | HART 't H., *Bocconea* **5**(1) : 119-128, 1996.

*S. album* – Espèce basée sur  $x'=17$ , avec des cytotypes allant de  $2x'$  à  $8x'$  ( $2n=34$  à  $136$ ). Les hauts polyploïdes ( $5x'-6x'-8x'$ ) semblent localisés au S de l'Europe : pour la France, Alpes-Maritimes et Corse... Partout ailleurs existent les deux principaux cytotypes ( $2x'$  et  $4x'$ ), avec des populations  $3x'$  d'origine sans doute hybride. Les aires de ces cytotypes couvrent le Bassin parisien. On ne peut malheureusement pas utiliser les caractères biométriques (comme la taille des fleurs) pour repérer

ces cytotypes : ils varient chez les deux dans des proportions identiques.

HART 't H. & Van den BERG A.J.J., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci.* (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C, **85**(4) : 677-691, 1982.

*S. cepaea* – Espèce basée sur  $x=11$ ,  $2x$  ou  $4x$  ( $2n=22$  ou  $44$ ), mais avec des populations aneuploïdes basées sur  $x=10$  ( $2n=20$ ), par fusion de deux paires de chromosomes ; ces plantes aneuploïdes s'hybrident aisément avec le cytotype diploïde normal en donnant des individus peu fertiles. Les populations diploïdes dominent largement.

*S. dasyphyllum* – Espèce basée sur  $x=14$ , avec des cytotypes allant de  $2x$  à  $6x$  ( $2n=28$  à  $84$ ) ; souvent  $4x$  en France ( $2n=56$ ).

*S. forsterianum* (= *Petrosedum forsterianum* (Sm.) Grulich) – Espèce basée sur  $x=12$ , avec des cytotypes allant de  $2x$  à  $8x$  ( $2n=24$  à  $96$ ). Un gradient s'observe depuis le Maroc où l'espèce est diploïde, en passant par la péninsule ibérique où les cytotypes se sont diversifiés, jusqu'aux populations disjointes de France et du Royaume-Uni caractérisées par une valence octoploïde. Les plantes franciliennes possèderaient donc  $2n=96$  chromosomes.

CASTROVIEJO S. & CALVO R., *Anales Jardin Bot. Madrid* **38**(1) : 37-50, 1981 | HART 't H., *Acta Bot. Neerlandica* **21**(4) : 428-435, 1972.

*S. hirsutum* – Espèce basée sur  $x=10$ ,  $2x$  ou  $6x$  ( $2n=20$  ou  $60$ ), mais avec des populations aneuploïdes basées sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

*S. rubens* – Espèce basée sur  $x=5$ , possédant des cytotypes allant de  $2x$  à  $20x$  ( $2n=10$  à  $100$ ) ! Dans la zone d'origine où la diversité est maximale, est du bassin méditerranéen et Anatolie, on peut trouver la plupart des cytotypes ; diverses sous-espèces ont des valences  $2x-3x-4x$  et se différencient par leurs fleurs adaptées à l'allogamie. Seule la sous-espèce *rubens* a atteint la France ; elle correspond aux polyploïdes élevés dont la répartition précise reste méconnue. Les  $8x$  semblent fréquents en Espagne ; par contre les populations du Centre de la France sont plus souvent  $16x$ . Seules les populations di- ou tétraploïdes sont nettement chasmogames ; les hauts polyploïdes tendent vers l'autogamie, voire même la cléistogamie, avec réduction marquée de l'androcée (5 étamines à anthères petites).

HART 't H. & ALPINAR K., *Bot. Chron.* **10** : 641-649, 1991 | HART 't H. & Van HAM R., *Israel J. Bot.* **40** : 323-329, 1991.

*S. rupestre* (= *Petrosedum rupestre* (L.) Velayos) – Taxon basé sur  $x'=28$  (sous-espèce *rupestre*) ; le taxon à  $2n=112$ , correspondant sans doute aux populations locales, provient d'une hybridation entre un cytotype  $4x$  de *S. forsterianum* et une population à  $2n=64$  de *S. cf. rupestre* ( $4x'$  basé sur  $x'=16$ ) ; donc plante allo-« octoploïde » :  $2n=4 \times 12 + 4 \times 16$ . Le parent à  $2n=64$  a été nommé *S. rupestre* subsp. *erectum*, puis élevé au rang d'espèce sous le nom *S. thartii* Hébert (= *Petrosedum orientale* ('t Hart) Grulich) ; il semble lui-même d'origine

allotétraploïde, avec pour parent femelle *S. montanum* Songeon & Perrier subsp. *montanum* (= *Petrosedum montanum* (Song. & Per.) Grulich) à  $2n=34$ . Se pose le problème du parent mâle ; morphologiquement, la candidature de *S. sediforme* (Jacq.) Pau (= *Petrosedum sediforme* (Jacq.) Grulich) semble la plus probable, mais cette espèce présente  $x=16$  ; il faudrait alors envisager une population aneuploïde basée sur  $15$  ! *S. rupestre* se serait donc formé à partir de 3 espèces ! Des comptages effectués à Larchant ont confirmé le nombre  $2n=112$ , mais avec un individu à  $2n=168$  sans doute issu d'une fécondation par un gamète non réduit. De nombreux autres nombres de chromosomes ont été signalés chez cette espèce, en particulier en région méditerranéenne ; mais, tous doivent être remis en cause, et repensés à la lumière des nouvelles recherches sur les populations hybridogènes du « groupe *rupestre* ».

HART 't H. & al., *Plant Systematics Evol.* **184** : 195-206, 1993 | Van HAM R. & HART 't H., *Plant Systematics Evol.* **190**(1-2) : 1-20, 1994.

*S. sexangulare* – Espèce basée sur  $x'=37$ , avec des cytotypes allant de  $2x'$  à  $5x'$  ( $2n=74$  à  $185$ ). Cette espèce appartient à la série « *Alpestria* », dont une des espèces basales, en France, est *S. alpestre* Villars, taxon montagnard à  $2n=16$ . Sur cette base,  $x'=37$  correspond à un niveau hypodécaploïde ! La valence diploïde de *S. sexangulare* ne se rencontrerait qu'en Europe centrale et méridionale. Seules les populations triploïdes ( $2n =$  environ  $111$ ) auraient migré vers l'Europe de l'Ouest. L'origine du nombre secondaire  $x'=37$  pourrait se situer en Grèce. Là-bas se côtoient deux espèces ayant tendance à s'hybrider : *S. apoleipon* 't Hart qui possède  $2n=44$  chromosomes, et *S. laconicum* Boiss. à  $2n=16$ , nombre primaire de ce groupe. L'hybride a donc  $2n=30$  ; un rétrocroisement avec *S. apoleipon* (le nom d'espèce veut dire « chaînon manquant ») aboutit à  $x'=37$  suivi d'un doublement pour stabiliser ce nouveau nombre ! Reste à comprendre l'origine du nombre de *S. apoleipon*, sans doute allo-hypohexaploïde.

HART 't H., *Willdenowia* **13**(2) : 309-319, 1984.

## CRUCIFERAE (= BRASSICACEAE)

Comme pour beaucoup de grandes familles, des modifications génomiques considérables ont sans doute eu lieu à la souche, expliquant en partie la forte diversification qui a suivi. Une duplication générale du génome a été détectée. Si l'on analyse les familles voisines, Capparidacées et Cléomacées, leur nombre de base de  $x=10$  s'avère peu utile car elles ont subi une duplication indépendante (et même sans doute une triplication). Chez les Crucifères, la duplication aurait eu lieu entre la souche, représentée par la tribu des Aéthionémées, et le reste des Crucifères. Or, le genre *Aethionema* présente une diversité

exceptionnelle des nombres de chromosomes, ce qui rend difficile la détermination d'un nombre originel.

BARKER M.S. & al., *Genome Biol. Evol.* **1** : 391-399, 2009 | BLANC G. & WOLFE K.H., *The Plant Cell* **16** : 1679-1691, 2004 | GUPTA S.K., *Biology and breeding of crucifers*. Ed. Taylor & Francis, 385 p., 2009 | SCHRANZ M.E. & MITCHELL-OLDS T., *The Plant Cell* **18** : 1152-1165, 2006 | SCHRANZ M.E. & al., *Current Opinion Plant Biol.* **10** : 168-175, 2007.

Une fois dupliqué, le génome a sans doute subi une diploïdisation et une réduction rapides. Ce nombre a sans doute évolué très vite vers 7 ou 8, nombres de base que l'on retrouve chez la plupart des tribus. Le nombre  $x=8$  pourrait être secondairement basal étant donnée sa fréquence dans toute la famille. Le passage à  $x=7$  s'est ensuite effectué par une série de translocations et d'inversions. Dans la famille, indépendamment de la phylogénie, le nombre de base gamétique varie de  $x=4$  (très rare) à  $x'=17$ . *Arabidopsis thaliana* ne possède que  $2n=10$  chromosomes ; à l'inverse, certaines dentaires atteignent  $2n=256$  chromosomes ( $32x$ ).

AL-SHEHBAZ I.A. & AL-OMAR M.M., in LÖVE A., *Taxon* **31**(3) : 587-589, 1982 | AL-SHEHBAZ I.A. & al., *Plant Syst. Evol.* **259** : 89-120, 2006 | ANCEV M., *Phytologia Balcanica* **13**(2) : 153-178, 2007 | BEILSTEIN M.A. & al., *Amer. J. Bot.* **93** : 607-619, 2006 | KOCH M. & al., *Annals Missouri Bot. Garden* **90**(2) : 151-171, 2003 | MANDAKOVA T. & LYSAK M.A., *The Plant Cell* **20** : 2559-2570, 2008 | MARHOLD K. & LIHOVA J., *Plant Syst. Evol.* **259** : 143-174, 2006 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **47** : 315-335, 1973 | RICH T.C.G., *BSBI Handbook n°6* : 338 p., 1991 | ROLLINS R.C., *J. Arnold Arboretum* **62**(4) : 517-540, 1981 | WARWICK S.I. & AL-SHEHBAZ I.A., *Plant Syst. Evol.* **259** : 237-248, 2006.

### Tribu des Brassicées

Nombres de base de 7 à 18 (7 à 15 en France ; 7 à 12 en Île-de-France), les nombres supérieurs à 15 correspondant souvent à des polyploïdes récents. Certains auteurs considèrent  $x=7$  comme ancestral. Cependant, des analyses précises du génome des choux montrent que les espèces diploïdes présentent trois copies de nombreuses séquences, ce qui suggère que les « diploïdes » seraient des paléohexaploïdes, anciennement dérivés d'un triploïde. Le nombre de base  $x=15$  du genre *Crambe* suggère l'association de trois génomes basés sur 5. Cependant, l'autre genre littoral *Cakile*, considéré comme archaïque dans cette tribu, est basé sur  $x=9$ , ce qui montre la rapidité avec laquelle une dysploïdie descendante a masqué l'ancêtre hexaploïde. L'hypothèse d'un ancêtre à  $x=7$  reste valable mais précède la triplication qui a servi de base aux Brassicées (genres *Conringia* et *Calepina*) ; le taxon originel avait-il 21 chromosomes de base ( $3x7$ ) ou moins ? C'est pour l'instant impossible à déterminer.

LAGERCRANTZ U. & LYDIATE D.J., *Genetics* **144** : 1903-1910, 1996 | LAGERCRANTZ U., *Genetics* **150** : 1217-1228, 1998 | LYSAK M.A. & al., *Genome Research* **15** : 516-525, 2005 | LYSAK M.A. & al., *Plant Physiology* **145**(2) : 402-410, 2007 | PARKIN I.A.P. & al., *Genetics* **171**(2) : 765-781, 2005.

Bilan pour l'Île-de-France :

- avec  $x=12$  : *Coincya*, *S. alba*
- avec  $x=11$  : *D. tenuifolia*, *Eruca*

-avec  $x=10$  : *D. viminea*

-avec  $x=9$  : *Raphanus*, *S. arvensis*

-avec  $x=8$  : *B. nigra*, *E. nasturtiifolium*, *Rapistrum*

-avec  $x=7$  : *Hirschfeldia*

-plus des taxons allopolyploïdes : *B. napus* (10 + 9), *D. muralis* (11 + 10), *E. gallicum* (8 + 7).

AL-SHEHBAZ I.A., *J. Arnold Arboretum* **66**(3) : 279-351, 1985 | ANDERSON J.K. & WARWICK S.I., *Plant Systematics Evol.* **215** : 255-285, 1999 | HARBERD D.J., *Bot. J. Linnean Soc.* **65** : 1-23, 1972 | MIZUSHIMA U., *Tohoku J. Agric. Res.* **1** : 1-14 et 15-27, 1950 | SIKKA K. & SHARMA A.K., *Cytologia* **44** : 467-477, 1979 | WARWICK S.I. & BLACK L.D., *Canad. J. Bot.* **71** : 906-918, 1993 | WARWICK S.I. & BLACK L.D., *Opera Botanica* **132** : 159-168, 1997 | YARNELL S.H., *The Bot. Review* **22**(2) : 81-166, 1956.

Nous traitons cette tribu à part, car elle est assez bien définie, correspondant en fait à un seul grand genre *Brassica* ! Tous les « genres usuels » sont polyphylétiques et n'ont génétiquement aucune autonomie. Nous maintenons cependant la nomenclature traditionnelle tant que ces modifications inévitables ne sont pas proposées. Logiquement, la plupart de ces genres peuvent s'hybrider : il faudrait rechercher dans la région, près des parcelles de colza, les éventuels hybrides entre *Brassica-Hirschfeldia-Raphanus*. Des généticiens ont même créé diverses « nouvelles espèces allopolyploïdes » pour les besoins de l'amélioration des plantes : par exemple des individus allo-6x issus d'une hybridation entre colza et radis ( $2n=56$ ).

SNOWDON R.J. & al., *Theoretical Applied Genet.* **95**(8) : 1320-1324, 1997.

### *Brassica*

Nombre de base variable (7, 8, 9, 10, 11, 12, 13). Ce genre devrait donc inclure tous les autres genres de la tribu des Brassicées : *Coincya*, *Diplotaxis*, *Eruca*, *Erucastrum*, *Hirschfeldia*, *Raphanus*, *Rapistrum*, *Sinapis* !

HASTEROK R. & MALUSZYNSKA J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **42**(1) : 145-153, 2000.

*B. napus* est un néotaxon allotétraploïde issu d'une hybridation entre *B. oleracea* basé sur  $x=9$  et *B. rapa* basé sur  $x=10$  ; son nombre est donc basé sur  $x'=19$  ( $2n=38$ ). Ce taxon est en fait polyphylétique, formé de groupes de cultivars ayant pour parent femelle des taxons différents qui appartiennent cependant tous à *B. oleracea* pris au sens large.

*B. nigra* – Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ), génétiquement très proche des moutardes.

MALUSZYNSKA J. & HASTEROK R., *Cytogenetic Genome Research* **109** : 310-314, 2005.

### *Coincya monensis*

Espèce présentant, en France, deux cytotypes, basés sur  $x=12$  : les populations diploïdes semblent montagnardes, alors que les populations tétraploïdes ont colonisé les plaines ; la plante doit donc avoir  $2n=48$  chromosomes en Île-de-France.

FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **88** : 5-60 (p. 14), 1965 | LEADLAY E.A. & HEYWOOD V.H., *Bot. J. Linn. Soc.* **102** : 313-398, 1990.

### *Diplotaxis*

Nombre de base variable (7 à 13).

HARBERD D.J. & McARTHUR E.D., *Watsonia* **9** : 131-135, 1972 | MUMMENHOFF K. & al., *Phytochemistry* **34** : 429-431, 1993.

*D. muralis* – Espèce allotétraploïde basée sur  $x'=21$  ( $2n=42$ ), formée à partir des deux autres espèces présentes dans la région : *tenuifolia* + *viminea*. *D. viminea* serait le parent maternel.

*D. tenuifolia* – Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

*D. viminea* – Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

### *Eruca vesicaria*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Erucastrum*

Nombre de base variable, surtout  $x=8$ , puis 7 par dysploïdie.

MARTINI F. & FENAROLI F., *Candollea* **60**(2) : 469-479, 2005.

*E. nasturtiifolium* – Espèce basée sur  $x=8$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  ( $2n=16$ ) et  $4x$  ( $2n=32$ ). Dans la nature, les seules populations tétraploïdes ont été séparées en une sous-espèce *benacense* F. Martini & F. Fenaroli, taxon très localisé, endémique du Nord de l'Italie ; curieusement un comptage  $4x$  a été signalé chez *E. nasturtiifolium* dans cette même région (Val d'Aoste) : à confirmer et à rechercher dans nos Alpes. La plante importée en Île-de-France appartient forcément à la subsp. *nasturtiifolium*, fréquemment exportée comme adventice ; elle est donc sans doute diploïde ( $2n=16$ ). Cette espèce pourrait correspondre à un des parents de *E. gallicum*, espèce allotétraploïde à  $2n=30$  (peut-être *E. nasturtiifolium* + *Diplotaxis erucoïdes*) autrefois présente sur les berges de Seine.

CHIAPELLA L.F. & al., *Webbia* **61**(1) : 35-43, 2006 | VIVANT J., *Bull. Soc. bot. France* **124**(3-4) : 231-236, 1977.

*E. supinum* – Espèce autrefois rapprochée des sisymbres, mais en fait génétiquement plus proche des Brassicées, et particulièrement de certaines espèces actuellement placées dans ce genre *Erucastrum* (polyphylétique) ; originaire des pays baltes, cette espèce a sans doute migré en France par les oiseaux migrateurs. Seulement deux comptages traînent dans la littérature :  $2n=42$  certainement erroné car compté en Espagne, et un ancien comptage  $2n=32$  (JARETZKY en 1929) plus vraisemblable mais à confirmer. La base  $x=8$  correspond effectivement au genre *Erucastrum*, et le niveau tétraploïde suggérerait une plante allopolyploïde.

PUJADAS SALVA A., *Anales Jardin Bot. Madrid* **50**(1) : 139-140, 1992.

### *Hirschfeldia incana*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

### *Raphanus raphanistrum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ). Des individus autotétraploïdes ont été créés chez la subsp. *sativus* pour les besoins de l'amélioration des plantes, en particulier dans le cadre d'hybridations avec les autres Brassicées, afin d'aider aux manipulations génétiques opérées en particulier sur les choux.

### *Rapistrum rugosum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

### *Sinapis*

Nombre de base variable (7, 8, 9, 12)

*S. alba* – Espèce diploïde, basée sur  $x=12$  ( $2n=24$ ). Des cultivars tétraploïdes ont été créés (grâce à la colchicine) pour les besoins de l'amélioration des plantes. Le nombre de chromosomes plus élevé que chez les autres *Sinapis* est compensé par une taille très petite.

OLSSON G. & RUFELT B., *Hereditas* **34** : 351-365, 1948.

*S. arvensis* – Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

---

Pour la suite, nous adoptons l'ordre alphabétique, les genres suivants étant assez bien définis. Un classement par tribus n'est pas très pratique car il n'y a pas de corrélation morphologique évidente. L'ancienne classification a été complètement bouleversée par les études moléculaires. Selon AL-SHEHBAZ & al., la majorité des tribus peuvent se répartir en trois phylums. Le premier comprend 4-6 tribus : Camélinées (*Arabidopsis*, *Camelina*, *Capsella*, *Erysimum* éventuellement séparé en Erysimées, *Neslia*, et le genre isolé *Turritis*), Cardaminées (*Armoracia*, *Barbarea*, *Cardamine*, *Nasturtium*, *Rorippa*), Descurainiées (*Descurainia* et *Hornungia*), Lépidiées avec le seul genre *Lepidium*. Le second phylum est très diversifié et mal défini, pouvant inclure jusqu'à 11 tribus présentes dans la région (dont les Brassicées déjà traitées ci-dessus). Le dernier est très réduit, représenté en Île-de-France par les genres *Hesperis* (formant les Hespéridées) et *Bunias* (Buniadées, parfois incluses dans les Anchoniées). Toutes ces tribus sont basées sur  $x=7$  ou  $x=8$ .

AL-SHEHBAZ I.A., *J. Arnold Arboretum* **67** : 265-311, 1986 |

AL-SHEHBAZ I.A., *J. Arnold Arboretum* **68** : 185-240, 1987.

### *Alliaria petiolata*

Espèce basée sur  $x=7$ , hexaploïde en Europe ( $2n=42$ , avec parfois des aneuploïdes). Un cytotype diploïde a été mentionné en Asie occidentale (Caucase mineur) et en Inde, mais ces données méritent une confirmation, d'autant plus qu'aucune population

tétraploïde n'a été répertoriée. Ces comptages peuvent éventuellement correspondre à *A. taurica* (Adams) V.I. Dorofeyev (= *A. brachycarpa* Bieb.), endémique de la région caucasienne et parent potentiel.

### *Alyssum*

Nombre de base  $x=8$ .

*A. alyssoides* – Espèce normalement tétraploïde ( $2n=32$ ). En dehors des risques de confusion avec *A. simplex* Rudolphi qui est diploïde, des populations diploïdes n'ont été signalées que dans une aire restreinte allant des Balkans à la Crète. Ce taxon ancestral ? a été attribué à la variété *depressum* (Schur.) Dudl. ; mais, cette plante très homogène appartient sans doute à un autre taxon. Seuls les tétraploïdes existent en Europe de l'Ouest ; des études complémentaires permettraient de vérifier si leur grande variabilité s'expliquerait par une allopolyploïdie.

BONNET A.L.M., *Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot.* **15** : 41-52, 1963 | CONTANDRIOPOULOS J., *Berichte Schweizerischen Bot. Gesellschaft* **79** : 313-333, 1969 | PERSOON J., *Botaniska Notiser* **124** : 399-418, 1971.

*A. montanum* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=16-32-48$ ). Les trois cytotypes existent en France si l'on prend *A. montanum* au sens large. Cependant les plantes hexaploïdes correspondent soit à un taxon allohexaploïde peut-être endémique de la vallée du Rhône et séparé sous le nom de « *A. rhodanense* Jordan & Fourr. » (*montanum*  $4x$  + *fastigiatum* Heywood  $2x$  du Nord de l'Espagne), soit à des individus  $6x$  apparaissant dans les populations tétraploïdes du Sud-Est de la France et séparées sous le nom de « *A. orophilum* Jordan & Fourr. ». Ce dernier taxon est fondamentalement tétraploïde ( $2n=32$ ). Les populations autrefois présentes en Île-de-France correspondent à *A. montanum* subsp. *montanum* répandu en France à basses altitudes ; cette sous-espèce présente des populations  $4x$  dans le S de la France, mais reste diploïde sur l'essentiel de son aire ( $2n=16$ ). Notons que la plante francilienne a été décrite comme un jordanon endémique sous le nom de *A. xerophilum* Jordan & Fourr., sans valeur.

SPANIEL S. & al., *Plant Systematics Evol.* **294** : 1-25, 2011 | SPANIEL S. & al., *American J. Bot.* **98**(11) : 1887-1904, 2011 | ZOZOMOVA-LIHOVA J. & al., *Taxon* **63**(3) : 562-591, 2014.

### *Arabidopsis*

Nombre de base variable,  $x=5-6-8-13$ . Le nombre ancestral est sans doute  $x=8$ , suivi par dysploïdie descendante de 6 puis 5 ;  $x'=13$  s'est vraisemblablement formé par allopolyploïdie :  $5 + 8$ .

AL-SHEHBAZ I.A. & O'KANE S.L., *The Arabidopsis Book* **1** : e0001, 2002 | BURDET H.M., *Candollea* **22**(1) : 107-156, 1967 | CLAUSS M.J. & KOCH M.A., *TRENDS in Plant Science* **11**(9) : 449-459, 2006.

Le nombre  $x=5$  n'existe que chez *A. thaliana*. Le nombre  $x=13$  est issu de l'association de  $x=5$  avec le

nombre classique  $x=8$  : exemple de *A. suecica*, taxon allotétraploïde formé à partir des deux espèces régionales *A. thaliana* et *A. arenosa*.

*A. arenosa* – Espèce basée sur  $x=8$ , présentant des populations  $2x$  et  $4x$  ( $2n=16$  et  $32$ , plus des aneuploïdes) ; ces deux niveaux existent aussi bien chez le type que chez la sous-espèce *borbasii*. Les populations diploïdes du complexe semblent localisées dans la zone de diversité maximale, et donc d'origine : Balkans et Carpathes. Seuls les tétraploïdes auraient migré vers l'ouest. Quelle que soit l'appartenance des populations franciliennes, elles sont donc sans doute tétraploïdes ( $2n=32$ ).

MESICEK J., *Preslia (Praha)* **42** : 225-248, 1970 | SCHMICKL R. & al., *PLoS ONE* **7**(8) : e42691, 2012.

*A. thaliana* – Espèce diploïde, basée sur  $x=5$  ( $2n=10$ ) : le nombre le plus bas des Crucifères, ce qui a participé au choix de cette espèce comme modèle végétal international (son génome est entièrement décrypté). De nombreuses manipulations sont opérées par les généticiens qui étudient ainsi des individus artificiels  $3x-4x-6x$  et aneuploïdes variés.

LYSAK M.A. & al., *Chromosome Research* **11** : 195-204, 2003 | YOGESWARAN K. & al., *Genome research* **15**(4) : 505-515, 2005.

### *Arabis hirsuta*

Espèce basée sur  $x=8$  (nombre ancestral du genre), possédant plusieurs cytotypes :  $2x-4x$  (en écartant pour l'instant les comptages  $2n=8$  de BURDET : peut-être des individus haploïdes). Cette espèce comprend un complexe de taxons dont la plupart doivent être conçus comme infraspécifiques ! Ce groupe reste trop confus pour faire l'unanimité ; les errances et désaccords trop nombreux ne permettent pas une bonne compréhension en Île-de-France. Les sous-espèces *gerardii* et *sagittata* semblent toujours diploïdes ( $2n=16$ ). Cependant, la détermination de toutes les populations attribuées à l'une ou l'autre mérite confirmation. Il se pourrait d'ailleurs qu'existent des populations intermédiaires. Ces deux taxons pourraient n'être conçus que comme deux écotypes d'une même sous-espèce. Quant à la subsp. *hirsuta*, l'opinion de TITZ qui la considère comme toujours tétraploïde s'affronte à l'acception plus large de BURDET qui, en plus de cytotypes  $2x$  et  $4x$ , signale des populations à  $2n=8$  (chiffre jamais retrouvé par d'autres auteurs, remettant en question le nombre de base). La hiérarchisation des caractères distinctifs explique en partie ces divergences. En Pologne, les études de CZAPIK vont dans le sens des résultats de TITZ : subsp. *hirsuta* tétraploïde (avec des populations aneuploïdes :  $2n=28$  à  $32$ ), sous-espèces *gerardii* et *sagittata* diploïdes, et hybrides triploïdes ( $2n=24$ ) peu fertiles. Ces hybrides produisent cependant quelques graines parfaitement conformées, et souvent plus grosses que celles des parents. La subsp. *hirsuta* a certainement une origine allo-tétraploïde, et sans doute pour parent la subsp. *sagittata*. L'autre parent reste méconnu ; il doit

posséder les caractères faisant miroir à ceux de *sagittata*, et donc des feuilles peu nombreuses et espacées, des siliques étalées... Il a peut-être disparu, mais pourrait ressembler à *A. ciliata* Clairv., plante de pelouses montagnardes (ou, dans une moindre mesure, à *A. allionii* DC., plante alpine).

BURDET H.M., *Candollea* **22**(1) : 107-156, 1967 | CZAPIK R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **14** : 11-26, 1971 | CZAPIK R. & NOVOTNA I., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **10** : 167-183, 1967 | CZAPIK R. & NOVOTNA I., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **12** : 35-56, 1969 | CZAPIK R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **14** : 11-26, 1971 | KARL R. & KOCH M.A., *Perspectives Plant Ecol. Evol. Syst.* **16**(5) : 247-264, 2014 | KOCH M.A. & al., *American J. Bot.* **97**(6) : 1040-1057, 2010 | NOVOTNA I. & CZAPIK R., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, **9** : 341-357, 1974 | NOVOTNA I. & CZAPIK R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **36** : 43-49, 1994 | TITZ W., *Österreichische Bot. Z.* **115**(3) : 255-290, 1968 | TITZ W., *Österreichische Bot. Z.* **117**(2) : 195-200, 1969 | TITZ W., *Taxon* **21**(1) : 121-128, 1972 | TITZ W., *Giornale Bot. Ital.* **111** : 1-12, 1977 | TITZ W., *Plant Systematics Evol.* **131** (3-4) : 291-310, 1979.

### *Armoracia rusticana*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=32$ ). Cette espèce, anciennement introduite pour la culture (archéophyte), provient sans doute de Russie orientale. Mais là-bas son indigénat est parfois mis en doute ; il pourrait s'agir d'un taxon cultivé, anciennement sélectionné à partir d'espèces orientales comme *A. macrocarpa* (Waldst. & Kit.) Baumg., elle aussi tétraploïde et endémique du bassin du Danube, ou *A. sisymbrioides* (DC.) Cajander de Sibérie. Certains auteurs ont suggéré une origine hybride sur la base de la stérilité de la plupart des populations. En fait, des études plus précises ont montré que seuls certains cultivars, très répandus, ne formaient pas de fruit ; ce déficit de fertilité n'est lié qu'à l'association d'une auto-incompatibilité et d'un comportement clonal.

### *Barbarea*

Nombre de base  $x=8$ , comme chez le genre voisin *Cardamine*.

ORGAARD M. & LINDE-LAURSEN I.B., *Hereditas* **145** : 215-219, 2008

Les deux espèces régionales sont diploïdes ( $2n=16$ ). De rares comptages à  $2n=18$  chez *B. vulgaris* pourraient correspondre à une tétrasomie dont il faudrait confirmer la stabilité, ou à la présence de chromosomes B.

### *Berteroa incana*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

### *Bunias orientalis*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

### *Calepina irregularis*

Espèce basée sur  $x=7$ , en général tétraploïde ( $2n=28$ ). Ce genre isolé est réduit à cette seule espèce. Les

mentions  $2x$  et  $6x$  paraissent douteuses : à confirmer ( $6x$  éventuellement accidentels par intervention d'un gamète non réduit). Le signalement de populations diploïdes (seulement en Syrie) n'a jamais été confirmé ! Une telle éventualité prouverait l'existence de  $2x$  relictuels ; les  $4x$  seraient alors auto-polyploïdes : recherches à poursuivre.

MANDAKOVA T. & LYSAK M.A., *The Plant Cell* **20** : 2559-2570, 2008.

### *Camelina*

Nombre de base en général de  $x=7$ , avec dysploïdie à  $x=6$  (subsp. *rumelica*), et allopolyploïdie donnant les nombres  $4x$  ( $2n=26$ ) et  $6x$  ( $2n=40$ ), plus d'éventuels aneuploïdes.

GALASSO I. & al., *American J. Plant Sciences* **6** : 1184-1200, 2015 | GEHRINGER A. & al., *Genome* **49** : 1555-1563, 2006 | HUTCHEON C. & al., *BMC Plant Biology* **10**(233) : 15 p., 2010 | KAGALE S. & al., *Nature communications* **5** : ID 3706, 2014 | MIREK Z., *Fragmenta Flor. Geobot.* **27**(3) : 445-503, 1981 | SEGUIN-SWARTZ G. & al., *Plant Breeding* **132**(4) : 390-396, 2013.

Le genre semble originaire du Proche et Moyen-Orient (zone entre l'Anatolie et l'Iran). Nous considérons que tous les taxons ayant migré vers l'ouest ne doivent constituer qu'une seule espèce biologique ! On y trouve deux ensembles : un groupe sauvage originel (*microcarpa/rumelica*) et un groupe dérivé par sélection (*sativa/dentata*) ; les taxons sauvages forment toujours une rosette hivernale, alors que l'on observe une variabilité des cultivars, les plus récents ayant acquis un comportement printanier avec montée à fleur immédiate. Les cultivars et néotaxons dérivés (subsp. *sativa*, puis subsp. *dentata*) semblent toujours posséder  $2n=40$  chromosomes. Quant aux taxons « sauvages », leur définition reste très controversée ; des études complémentaires seraient indispensables pour analyser précisément le pool originel, et vérifier si les populations archéophytes peuvent s'insérer aisément dans cet ensemble oriental, ou éventuellement montrer une différenciation après une longue sélection involontaire dans les parcelles cultivées. En conséquence, il s'avère très délicat de raisonner sur les anciens comptages chromosomiques, personne n'étant vraiment sûr de la nature et de la valeur du taxon étudié. En conséquence, il semble raisonnable de ne tenir compte que des articles postérieurs à 2000. Plus récemment, des études chromosomiques très poussées (grâce aux résultats sur *Arabidopsis* ; HUTCHEON & al., 2010) montrent que la subsp. *sativa* et la subsp. *microcarpa* seraient toutes deux structurellement hexaploïdes. Il s'agirait du génome basé sur  $x=6$  de la subsp. *rumelica* (taxon considéré  $4x$  dans cette étude), associé à deux génomes basés sur  $x=7$  (éventuellement celui du taxon diploïde « *hispida* ») : donc  $x'=6+7+7=20$  ( $2n=40$ ). En France, les trois niveaux  $2x-4x-6x$  ont été signalés en Provence (en général  $2n=40$  ou  $2n=26$ , ce deuxième cytotype basé sur  $x'=13=6+7$ ) : à quels taxons correspondent-ils ? Etude à poursuivre d'urgence

avant que toutes les populations ne disparaissent ! D'après les derniers travaux de génétique, nous pouvons dresser le tableau suivant :

- La sous-espèce *microcarpa* est un taxon allohexaploïde représentant sans doute la plante sauvage dont sont issus les cultivars ; elle s'hybride d'ailleurs avec eux
- *C. sativa* subsp. *sativa* et subsp. *dentata* correspondent à deux groupes de cultivars génétiquement très proches : à traiter comme tels et non comme sous-espèces différenciées
- La subsp. *rumelica* correspond au niveau allotétraploïde ( $2n=26$ ), associant deux génomes :  $x=7$  originel +  $x=6$  dysploïde dérivé de  $x=7$  par soudure entre deux chromosomes. Elle peut représenter un des parents des hexaploïdes ci-dessus ; elle est présente, selon cette approche, aussi bien en France qu'en péninsule ibérique ou en Afrique du Nord
- Plusieurs taxons diploïdes existent en Orient, candidats potentiels à la formation des tétraploïdes ou au génome complémentaire des hexaploïdes : «*hispida*» basé sur  $x=7$ , «*laxa*» basé sur  $x=6$ ...

La présence en France de populations généralement  $6x$  ou  $4x$  montre que, génétiquement parlant, nos céréales hébergent aussi bien la subsp. *microcarpa* que la subsp. *rumelica* : il faudrait cependant confirmer la corrélation entre niveau de ploïdie et caractères morphologiques ! Le plus étonnant est la présence d'un cytotype diploïde :  $2n=12$ , caractérisant entre autres «*C. laxa*», présent au moins dans le Vaucluse.

VERLAQUE R. & FILOSA D., in KAMARI G. & al., *Flora Mediterranea* 2 : 264-272, 1992.

### *Capsella bursa-pastoris*

Espèce basée sur  $x=8$ , présentant deux cytotypes ; malgré des hypothèses variables, l'accord semble se faire pour admettre une corrélation entre valence chromosomique et sous-espèces : subsp. *bursa-pastoris* tétraploïde ( $2n=32$ ), subsp. *rubella* diploïde ( $2n=16$  ; ainsi que la subsp. *grandiflora*). Logiquement, le taxon tétraploïde se serait formé à partir des deux autres sous-espèces. En Île-de-France, la subsp. *rubella* continue son expansion ; elle arrive souvent en contact avec le type, en particulier dans les zones urbaines, formant alors l'hybride stérile sans doute triploïde.

HURKA H. & NEUFFER B., *Plant Syst. Evol.* 206 : 295-316, 1997 | SLOTTÉ T. & al., *Amer. J. Bot.* 93(11) : 1714-1724, 2006.

### *Cardamine*

Nombre de base  $x=8$  ( $2x$  à  $32x$  ; en France,  $2x$  à  $12x$ ) : rare dysploïdie à 7-6.

BANACH-POGAN E., *Acta Societatis Bot. Poloniae* 23(2) : 375-382, 1954, et 24(2) : 275-286, 1955 | CARLSEN T. & al., *Annals Missouri Bot. Garden* 96(2) : 215-236, 2009 | ELLIS R.P. & JONES B.M.G., *Watsonia* 7(2) : 92-103, 1969 | FRANZKE A. & al., *Folia Geobot.* 33 : 225-240, 1998 | MARHOLD K., *Phyton*

(*Horn, Austria*) 34(1) : 19-34, 1994 | MARHOLD K., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, 30 : 397-434, 1995.

Toutes les espèces peuvent présenter au moins deux cytotypes, mais à confirmer pour *C. hirsuta* et *C. impatiens*, car les comptages polyploïdes proviennent d'Orient, sans certitude sur la détermination. Ainsi, deux espèces semblent toujours diploïdes ( $2n=16$ ) : *C. hirsuta* et *C. impatiens*.

*C. amara* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=16-32$ ). Cette espèce variable a été scindée en diverses sous-espèces : seule la subsp. *amara* existe dans la région, avec un niveau toujours diploïde ( $2n=16$ ). Elle présente des populations tétraploïdes hors de France ; en Espagne (subsp. *olotensis* O. Bolos) et en Europe centrale (subsp. *austriaca* Marhold : autopolyploïde, donc à traiter plutôt en variété !).

LIHOVA J. & al., *Taxon* 49 : 747-763, 2000 | LIHOVA J. & MARHOLD K., *Biologia (Bratislava)* 58(1) : 37-43, 2003 | LIHOVA J. & al., *Systematic Bot.* 29(1) : 134-146, 2004 | MARHOLD K., *Bot. J. Linnean Soc.* 110 : 121-135, 1992 | MARHOLD K. & al., *Plant Systematics Evol.* 233(1-2) : 15-28, 2002.

*C. bulbifera* – Espèce dodécaploïde ( $2n=96$ ). Les analyses de phylogénie moléculaire placent cette espèce très près de *C. impatiens*. Cette position inattendue peut s'expliquer par une origine allopolyploïde, incluant le génome diploïde de *C. impatiens* ( $2n=16$ ). Le nombre dodécaploïde étant exactement le double de celui de diverses autres dentaires, on pourrait penser à l'association de deux génomes hexaploïdes ; si l'on veut valider l'hypothèse d'un génome de *C. impatiens*, il faut rechercher pour autre parent une dentaire à 80 chromosomes ; or, les autres dentaires peuvent être  $4x-6x-10x$ .

SWEENEY P.W. & al., *Systematic Botany* 25(3) : 468-478, 2000.

*C. flexuosa* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ). Des comparaisons morphologiques et des essais de croisements (l'hybride *flexuosa* x *hirsuta* a été trouvé dans la nature) ont d'abord suggéré que *C. flexuosa* était un taxon allotétraploïde associant les génomes de *C. hirsuta* et *C. impatiens*. Cependant, la phylogénie moléculaire et des études génomiques ont conclu à une parenté avec *C. amara* (parent maternel) associée à *C. hirsuta*.

ELLIS R.P. & JONES B.M.G., *Watsonia* 7(2) : 92-103, 1969 | LIHOVA J. & al., *American J. Bot.* 93(8) : 1206-1221, 2006 | MANDAKOVA T. & al., *New Phytologist* 201(3) : 982-992, 2014.

*C. heptaphylla* – Espèce de dentaire hexaploïde ( $2n=48$ ) comme toutes les espèces européennes voisines.

*C. pratensis* – Espèce très complexe, présentant de nombreux cytotypes :  $2x$  à  $12x$  ( $2n=16$  à  $96$ ), avec de nombreux comptages aneuploïdes. L'énorme littérature concernant ce groupe est totalement disproportionnée par rapport aux résultats obtenus. Suivant le pays ou la région, l'analyse des auteurs

varie considérablement, chacun ayant du mal à reconnaître que le nombre de chromosomes, la morphologie, l'adaptation à des milieux différents et l'histoire phylogénétique des populations ne sont pas corrélés de façon simple. Mieux vaut concevoir une large espèce très polymorphe. Laissons de côté la diversité de ce complexe en Europe centrale, où divers taxons n'atteignent pas notre pays. Impossible, en Europe de l'Ouest de concevoir des espèces sur une base aussi faible, avec de multiples hybridations et introgressions ; difficile même de proposer des sous-espèces dans le Bassin parisien. Il faut sauter la Manche, en s'isolant sur une île, pour que le système se simplifie un peu ; au Royaume-Uni, cohabitent les deux cytotypes les plus fréquents : un cytotype hypotétraploïde ( $2n=30$ ) localisé, et un cytotype heptaploïde ( $2n=56$ ) très répandu.

Une sous-espèce  $2x$  ? Les études qui se rapprochent le plus de l'Île-de-France ont été menées en Belgique et dans le Nord de la France ; VYVEY & STIEPERAERE ont analysé la répartition de populations diploïdes ( $2n=16$ ) et tétraploïdes ( $2n=32$ ), souvent touchées par une aneuploïdie non fixée. Les populations prairiales semblent presque toujours tétraploïdes ; à l'inverse, les diploïdes se réfugient plutôt dans les zones boisées. Ces auteurs essaient de défendre la conception d'une sous-espèce *picra* De Langhe & D'hose, diploïde et sylvatique ; mais d'une part il a été prouvé que le goût amer n'était pas corrélé au nombre de chromosomes, et d'autre part, les populations sylvatiques montrent un polymorphisme encore mal analysé (certainement plusieurs écotypes). Ainsi, des populations compatibles avec la définition de « *C. picra* » existent en forêt de Rambouillet, mais on trouve plus souvent dans les lieux fangeux ombragés des populations plus grêles et à fleurs pâles qui ne correspondent pas à ce concept.

Une sous-espèce  $8-10x$  ? A l'inverse, d'autres auteurs (résultats acceptés dans *Flora Gallica*), séparent du type plutôt tétraploïde, une sous-espèce *paludosa* (Knaf) Celak. (= *C. dentata* Schult.), correspondant (aux Pays-Bas et en Europe centrale) aux populations  $8x$  et  $10x$ . Cette sous-espèce se distinguerait par des folioles longuement pétiolulées et caduques, et par de courtes grappes de grandes fleurs blanches. La valence chromosomique suivrait ainsi le gradient d'hygrophilie :  $10x$  les pieds dans l'eau >  $8x$  >  $4x$ . On peut penser que les deux pôles  $4x$  et  $10x$  ont généré par hybridation un complexe  $7x-8x$  morphologiquement proche des  $10x$ . La répartition de ces hauts polyploïdes, dispersés dans le Bassin parisien, reste méconnue : à rechercher (sous-espèce signalée dans les Yvelines et le Val d'Oise). Curieusement, les comptages franciliens indiquent une fréquence des cytotypes  $5x-6x$  :  $2n=40$  à Gif-sur-Yvette,  $2n=44$  à Grignon,  $2n=48$  en forêt à St Rémy-lès-Chevreuse... Cette situation se rapprocherait de celle observée en Europe centrale où dominent les cytotypes hypo- $4x$  ( $2n=30$ ) et hypo- $6x$  ( $2n=44$ ). Plus

près de chez nous, cette configuration a été confirmée en Sologne, avec un cytotype hypo- $4x$  à  $2n=30$  de prairies mésohygrophiles à humidité contrastée, et un cytotype hypo- $6x$  à  $2n=42$  observé sur des bernes.

BERG C.C., *Acta Bot. Neerlandica* **15** : 683-689, 1967 | DALE A. & ELKINGTON T.T., *Watsonia* **10** : 1-17, 1974 | FRANZKE A. & HURKA H., *Plant Syst. Evol.* **224** : 213-234, 2000 | HUSSEIN F., *Watsonia* **3** : 170-174, 1955 | LIHOVA J. & al., *Taxon* **52** : 783-801, 2003 | LIHOVA J. & MARHOLD K., *Phyton (Horn)* **43**(2) : 241-261, 2003 | LÖVKVIST B., *Symbolae Bot. Upsalienses* **14**(2) : 1-131, 1956 | MARHOLD K., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, **29**(3) : 335-374, 1994 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8**(2) : 199-255 (199-204), 1970 | SOUCHON C. & TOMASSONE R., *Revue Générale Bot.* **78** : 387-405, 1971 | URBANSKA-WORYTKIEWICZ K. & LANDOLT E., *Berichte Geobotanischen Inst. ETH Stiftung Rübel* **42** : 31-41 et 42-139, 1974 | VYVEY R. & STIEPERAERE H., *Bull. Soc. Bot. Belg.* **117** : 341-350, 1984.

### *Cochlearia*

Genre basé sur  $x=6$ , avec dysploïdie à  $x=7$  ( $2x$  à  $8x$ ). Le nombre de base  $x=7$  semble dérivé de  $x=6$  par doublement d'une paire de chromosomes. En effet, lors de la méiose d'hybrides entre les deux séries, apparaissent souvent des trivalents prouvant l'homologie entre certains chromosomes. La série ancestrale basée sur  $x=6$  correspond au groupe de *C. officinalis*, malgré tout interfertile avec la série basée sur  $7$ . Indépendamment de ces néo-phénomènes, le nombre de base  $x=6$  serait issu d'une très forte dysploïdie consécutive à une paléo-triplication (ancêtre hexaploïde, sans doute à  $x'=21$  ou  $24$ ) !

MANDAKOVA T. & al., *The Plant J.* **91**(1) : 3-21, 2017.

*C. danica* – Espèce hexaploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=42$ ). L'origine de ce cytotype allo- $6x$ , très original pour le genre, n'est pas élucidée. Certains ont même suggéré que cette espèce pourrait avoir  $x=6$  comme nombre de base et serait alors allo-heptaploïde ; mais cette hypothèse ne correspond pas au caryotype plutôt compatible avec un taxon hexaploïde. Les résultats génétiques évoquent une forte parenté de *C. officinalis*.

FEARN G.M., *New Phytol.* **79** : 455-458, 1977 | GILL J.J.B., *Watsonia* **6**(3) : 188-189, 1965 | GILL J.J.B., *Genetica* **46** : 115-127, 1976 | KOCH M. & al., *Nordic J. Bot.* **16** : 585-603, 1997 | KOCH M. & al., *Botanica Acta* **111**(5) : 411-425, 1998 | SAUNTE L.H., *Hereditas* **41** : 499-515, 1955.

### *Conringia orientalis*

Espèce basée sur  $x=7$ , diploïde ( $2n=14$ ). Des populations tétraploïdes ont été localisées au Moyen-Orient (Iran en altitude) ; il s'agirait alors d'un exemple de migration inhabituelle, se distinguant par l'expansion des diploïdes ; encore faudrait-il confirmer la réalité des tétraploïdes. En fait cette mention paraît suspecte ; les risques de confusion demeurent importants, en particulier avec l'espèce tétraploïde *C. austriaca* (Jacq.) Sweet, très rare en Europe centrale (Hongrie...), mais surtout présente dans la région caucasienne.

MANDAKOVA T. & LYSAK M.A., *The Plant Cell* **20** : 2559-2570, 2008.

### *Descurainia sophia*

Espèce basée sur  $x=7$ , en général tétraploïde ( $2n=28$ ). Pour certains auteurs, la régularité de la méiose correspondrait à une allo-polyplôidie ; cette espèce aurait migré vers l'ouest, en provenance d'Asie. Les populations diploïdes les plus proches occupent la région caucasienne ; elles ont donné lieu à la séparation de *D. kochii* (Petri) O.E. Schulz, espèce ayant pu servir de parent maternel. On ne connaît pas l'autre parent potentiel, mais des populations diploïdes existent nettement plus à l'est, jusqu'au Nord des Monts Altaï ; ces comptages ont été attribués à *D. sophia*, mais il faudrait vérifier le statut de ce taxon, et le comparer à *D. kochii*.

GOODSON B.E. & al., *Systematic Bot.* **36**(4) : 957-980, 2011.

### *Draba*

Nombre de base  $x=8$ .

BUTTLER K.P., *Mitt. Bot. München* **6** : 275-362, 1967.

*D. muralis* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ). La phylogénie moléculaire écarte cette espèce de la plupart des draves ; ces résultats, à confirmer, suggèrent de placer ce taxon dans un autre genre : *Drabella muralis* (L.) Fourr.

*D. verna* – Espèce complexe, autogame, regroupant une série de lignées très difficiles à classer dans un système simple. On y trouve divers cytotypes (de  $2n=14$  à  $2n=64$ ) dont les parentés ne sont pas encore claires :  $2x$  à  $8x$ , basés sur 8 ou sur un nombre dysploïde  $x=7$ , avec divers aneuploïdes. Expérimentalement, un allo-dodécaploïde a été créé par hybridation entre  $4x$  et  $8x$  par WINGE. Entre les études très analytiques décrivant des centaines de lignées dont le nombre, comme un horizon qui fuit, ne peut avoir de limite (JORDAN ou SCHULZ), et les premières recherches cytotoxonomiques proposant une série euploïde simpliste (WINGE), il fallait trouver un juste milieu qui, raisonnablement, ne peut se traduire qu'au niveau infraspécifique ; il n'y a pour nous qu'une seule espèce biologique en France. Les premières classifications intéressantes ont tenté de concilier cytotoxonomie et morphologie. Nous pouvons citer comme base la proposition de Plant Crib qui sépare trois taxons de haut rang (à considérer donc comme des sous-espèces) : « *D. majuscula* (Jordan) Rouy & Foucaud » pour les populations diploïdes assez rares, *D. verna* L. (incluse *D. praecox* Steven) pour les cytotypes  $2n=30$  à  $44$  (donc  $4x$  à  $6x$ ), et « *D. glabrescens* (Jordan) Rouy & Foucaud » pour les hauts polyplôïdes ( $2n=48$  à  $64$  :  $6x$  à  $8x$ ). Cette solution paraît pertinente au sein du Royaume-Uni... mais n'a pas été confirmée par les auteurs allemands qui s'en écartent, aussi bien pour des problèmes de nomenclature (typification) que de taxonomie. Tant que ces problèmes n'ont pas été réglés, et tant qu'une étude globale n'a pas été réalisée (alliant biogéographie, cytotoxonomie et phylogénie moléculaire) il semble impossible de proposer une classification infraspécifique cohérente.

FILFAN S.A. & ELKINGTON T.T., in RICH T.C.G. & JERMY A.C., *Plant Crib* : 126-128, 1998 | KALHEBER H., *Botanik Naturschutz Hessen* **16** : 39-56, 2003 | RICH T.C.G. & LEWIS J., *Watsonia* **22** : 377-385, 1999 | WINGE Ö., *Hereditas* **18**(1-2) : 181-191, 1933.

### *Erysimum*

Nombre de base variable ( $x=6-7-8-9$ ).

*E. cheiranthoides* – Espèce basée sur  $x=8$ , diploïde ( $2n=16$ ).

JANKUN A., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **8** : 245-248, 1965.

*E. cheiri* – Espèce basée sur  $x=6$ , diploïde ( $2n=12$ ). Rares individus triploïdes accidentels, issus de la fécondation par un gamète non réduit. Plante originaire de la région Grèce/Crête, sans doute d'origine hybride, et peut-être même d'origine horticoles. SNOGERUP a analysé en détail l'ensemble des micro-espèces toutes endémiques des falaises de la région égéenne. Il arrive à la conclusion que *E. cheiri* constitue une entité suffisamment éloignée de toutes les « espèces » sauvages ; son origine ne peut être qu'hybride, avec une parenté hypothétique *E. corinthium* (Boissier) Wettstein > *E. senoneri* (Heldr. & Sart.) Wettstein > *E. rhodium* Snogerup. Tous ces taxons endémiques possèdent  $2n=12$ . Les espèces de vélars les plus proches présentent  $2n=14$  ; le « groupe *cheiri* » se distingue donc par un nombre de base dysploïde  $x=6$ , dérivé de  $x=7$ . Les rares mentions à  $2n=14$  chez *E. cheiri* sont erronées.

SNOGERUP S., *Opera Botanica* **13** : 70 p., 1967 et **14** : 85 p., 1967.

*E. odoratum* – Espèce basée sur  $x=8$ , en général tétraploïde ( $2n=32$ ). Le signalement d'un nombre triploïde en Europe centrale doit, pour l'instant, être considéré comme accidentel.

HOLUB J. & al., *Folia Geobot. Phytotax.* **5**(3-4) : 352-354 (n°10), 1970.

### *Hesperis matronalis*

Espèce appartenant à un complexe originaire d'Europe centrale/Turquie basé sur  $x=6$  ou  $7$  ( $2x$  ou  $4x$ ). Les cultivars échappés de jardins peuvent appartenir soit à la subsp. *matronalis*, soit à la subsp. *nivea*, soit à des hybrides entre les deux. Nous admettrons que les rares populations archéophytes appartiennent à la subsp. *matronalis*. Ce type est en général tétraploïde et basé sur  $x=6$  ( $2n=24$ ). Il serait allotétraploïde, formé par l'association des génomes des taxons diploïdes *H. sylvestris* Crantz et « *pyncotricha* ».

DVORAK F. & DADAKOVA B., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, **11**(3) : 313-326, 1976 | GOHIL R.N. & RAINA R., *Cytologia* **52** : 223-228, 1987.

### *Hornungia petraea*

Espèce diploïde, basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ).

APPEL O. & AL-SHEHBAZ I.A., *Novon* **7**(4) : 338-340, 1997.

### *Iberis amara*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ). Des cultivars ornementaux tétraploïdes ont été créés artificiellement.

ENE L.S.O., *Cytologia* **38** : 699-706, 1973.

### *Isatis tinctoria*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=28$ ). Toute la tribu des Isatidées est basée sur  $x=7$ . Le genre *Isatis* est asiatique ; sa limite Ouest se situe sur les marges de l'Europe (Grèce et Sud-Ukraine). *I. tinctoria* est la seule espèce ayant migré au-delà, essentiellement aidée par son utilisation ancienne comme plante tinctoriale (archéophyte) ; en Île-de-France des indices de culture du Pastel sont datés au-delà du 4<sup>ème</sup> siècle avant notre ère. Les auteurs ne sont pas d'accord sur les limites à accorder à cette espèce qui appartient à un complexe diversifié au Proche et au Moyen-Orient. Certains incluent dans cette espèce des populations diploïdes (signalées en Slovaquie) qui représentent sans doute au moins un des parents du taxon tétraploïde cultivé : étude à poursuivre, pour comprendre l'origine du Pastel des teinturiers.

MURIN A., in MAJOVSKY J. & al., *Acta Facultatis Rerum Univ. Comeniana, Bot.*, **23** : 1-23 (p. 12), 1974.

### *Lepidium*

Nombre de base  $x=8$  (sauf pour *L. latifolium*), avec des cytotypes  $2x$  à  $10x$ .

LEE J.-Y. & al., *PNAS* **99**(26) : 6 p., 2002 | MULLIGAN G.A., *Madrono* **16**(3) : 77-108, 1961.

Sont diploïdes ( $2n=16$ ) : *L. campestre* et *L. heterophyllum*.

Sont tétraploïdes ( $2n=32$ ) : *L. densiflorum*, *L. didymum*, *L. squamatum*, *L. virginicum*. Ces espèces tétraploïdes forment deux groupes très distincts. D'une part *L. didymum* et *L. squamatum*, autrefois séparés dans le genre *Coronopus* à cause de leur diakène. D'autre part deux espèces d'Amérique du Nord à fleurs réduites, certainement allotétraploïdes (des comptages diploïdes douteux).

*L. draba* – Espèce présentant divers cytotypes :  $4x$ - $6x$ - $8x$ - $10x$ . Les décaploïdes sont localisés en Asie centrale (subsp. *chalepense* qui peut être  $6x$ - $8x$ - $10x$ ). Pour la subsp. *draba*, les tétraploïdes se maintiennent au Moyen-Orient (Iraq) ; ils ont donné naissance à des populations octoploïdes ( $2n=64$ ) qui ont anciennement migré dans le bassin méditerranéen. Ces plantes ont ensuite progressé plus récemment vers le nord... jusqu'en Île-de-France. Cette espèce, autrefois séparée dans le genre *Cardaria* à cause de son diakène, est en fait génétiquement très proche d'un groupe basal de passerages comprenant *L. campestre* et *L. heterophyllum*.

*L. graminifolium* – Espèce hexaploïde ( $2n=48$ ). Des mentions  $2x$  ou  $4x$  existent, mais non confirmées : étude à poursuivre !

*L. latifolium* – Espèce basée sur le nombre secondaire  $x'=12$ , alors diploïde ou tétraploïde ( $2n=24$  ou  $48$ ). Cependant, les comptages tétraploïdes semblent très rares et peut-être accidentels (Portugal...). Sur la base  $x=8$  du genre, on obtient des cytotypes  $3x$  et  $6x$  ; le cytotype le plus fréquent serait alors triploïde. Or, cette espèce parfaitement fertile montre surtout des bivalents à la méiose ; elle provient donc du doublement du stock d'un hybride à  $2n=12$  chromosomes ! Ce taxon semble originaire d'une région située entre le Kazakhstan et l'ouest de la Chine, zone où il présente une grande variabilité ayant donné lieu à diverses descriptions ; aucun de ces taxons ne semble, dans l'état actuel des connaissances, mériter un rang élevé. Seule la subsp. *obtusum* (Basiner) Thellung (traitée en espèce par la *Flora of China*) mérite des études complémentaires car elle aurait  $2n=16$  chromosomes, et serait donc un parent de la sous-espèce type.

*L. ruderale* – Espèce diploïde ou tétraploïde ( $2n=16$ -32). Les populations diploïdes semblent localisées dans la partie orientale de l'aire, à partir de l'Europe de l'Est (de la Roumanie au Moyen-Orient et à la Sibérie). Par contre, les populations tétraploïdes ont effectué une migration vers l'ouest...

### *Microthlaspi perfoliatum*

Espèce basée sur  $x=7$ , possédant divers cytotypes :  $2x$  à  $10x$  ! Trois cytotypes ont été confirmés en France ; les diploïdes relictuels et les tétraploïdes semblent cantonnés à l'Est de la France (Lorraine, Alpes, Lozère). Seules les populations hexaploïdes ( $2n=42$ ) sont largement répandues. Les  $4x$  et  $6x$  ayant sans doute une origine allopolyploïde (faisant, pour certains, intervenir *M. natolicum* (Boissier) D.K. Meyer), ils méritent une séparation dans une sous-espèce distincte. Or, le type de l'espèce correspond, d'après son fruit, à une plante polyploïde ; c'est donc bien la subsp. *perfoliatum* qui est présente en Île-de-France. Les diploïdes correspondent au *Thlaspi erraticum* de Jordan (= *M. erraticum* (Jordan) T. Ali & Thines) : combinaison absente au niveau sous-espèce sous *Microthlaspi*.

ALI T. & al., *Taxon* **65**(1) : 79-98, 2016 | GALLAND N. & FAVARGER C., in *Hommage P. Montserrat* : 205-211, 1988 | KOCH M. & al., *Canad. J. Bot.* **76** : 382-396, 1998 | KOCH M. & HURKA H., *Flora* **194** : 33-48, 1999 | KOCH M. & BERNHARDT K.-G., *Amer. J. Bot.* **91** : 115-124, 2004.

### *Nasturtium*

Nombre de base  $x=8$ .

BLEEKER W. & al., *Folia Geobot.* **34**(4) : 421-433, 1999 | MOLINA ABRIL J.A. & al., *Anales Jard. Bot. Madrid* **55**(2) : 225-233, 1997 | MOROZOWSKA M. & al., *Aquatic Bot.* **93** : 250-253, 2010.

*N. microphyllum* – Espèce allooctoploïde ( $2n=64$ ), d'origine inconnue, mais contenant certainement un génome de *N. officinale*. L'autre génome pourrait correspondre à un taxon du genre *Rorippa*.

*N. officinale* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ), s'hybridant avec la précédente pour donner une plante hexaploïde stérile mais très dynamique.

### *Neslia paniculata*

Espèce basée sur  $x=7$ , présentant deux cytotypes, peut-être originaires du Caucase, et ayant migré parallèlement, l'un par la voie danubienne ( $2x$ , rarement  $4x$ ), l'autre par la voie cardiale ( $6x$ ). Le cytotype diploïde semble rare en France et localisé dans l'Est (subsp. *paniculata*, continentale); le cytotype hexaploïde ( $2n=42$ ) est beaucoup plus répandu (subsp. *thracica*, sub-méditerranéo-montagnarde).

### *Noccaea montana*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=28$ ). Autrefois admise comme une espèce s'étendant en Amérique, elle doit être considérée comme endémique européenne. Les taxons américains affines sont en effet diploïdes et ont tout au plus dérivé d'un ancêtre commun diploïde qui aurait migré par le nord il y a environ 1 million d'années; ils ont été séparés en *N. fendleri* (A. Gray) Holub. L'origine tétraploïde de *N. montana* reste à élucider.

KOCH M. & AL-SHEHBAZ I.A., *Systematic Botany* **29**(2) : 375-384, 2004.

### *Rorippa*

Nombre de base  $x=8$ .

BLEEKER W., *Systematics Biodiv.* **5**(3) : 311-319, 2007 | JAVURKOVA-KRATOCHVILOVA V. & TOMSOVIC P., *Preslia (Praha)* **44**(2) : 140-156, 1972 | JONSELL B., *Symbolae Bot. Upsalienses* **19**(2) : 221 p., 1968.

Toutes les espèces ci-après (exceptée *R. aspera*) peuvent s'hybrider entre elles : en particulier, dans les milieux humides, le trio *amphibia-palustris-sylvestris*. Parmi ces hybrides, seul l'hybride *amphibia x sylvestris* se reproduit sur les berges d'étangs et de rivières; les populations fertiles, en général tétraploïdes, sont nommées *R. x anceps* (ça et là dans notre région).

BLEEKER W., *Plant Systematics Evol.* **246**(1-2) : 35-44, 2004.

*R. austriaca* n'est pas encore bien implanté dans la région. Bien que très différente, cette espèce peut s'hybrider aisément avec *R. sylvestris* (les deux cytotypes) qu'elle côtoie dans les décombres, donnant des individus triploïdes ou pentaploïdes.

BLEEKER W. & MATTHIES A., *Heredity* **94** : 664-670, 2005.

*R. amphibia* – Espèce possédant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=16$  et  $32$ ). Les populations d'Île-de-France correspondent sans doute au cytotype diploïde, centré

sur notre territoire. Le taxon tétraploïde a migré de façon rayonnante, surtout vers l'Europe du Nord (des Pays-Bas à la Russie) ou centrale.

*R. aspera* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ).

*R. austriaca* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ).

*R. palustris* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ). Il s'agit d'un taxon sans doute allotétraploïde, contenant au moins le génome de *R. islandica* (Murray) Borbas, plante diploïde n'existant, en France, que sur les berges des lacs de l'étage alpin. Différents taxons diploïdes nord-américains pourraient servir de deuxième candidat.

*R. pyrenaica* – Espèce récemment trouvée dans la région, sur une platière de grès. Elle est diploïde ( $2n=16$ ).

*R. sylvestris* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $4x-5x-6x$  ( $2n=32-40-48$ ). L'absence de diploïdes suggère une origine allotétraploïde, suivie de la formation d'hexaploïdes sans doute polyphylétiques. Les populations pentaploïdes se forment certainement par hybridation des deux cytotypes. Les tétraploïdes semblent localisés aux berges de rivières et d'étangs; les autres cytotypes, à multiplication végétative sans doute plus efficace, sont favorisés dans les milieux secondaires, en particulier dans les champs cultivés : à vérifier en France, où les deux principaux cytotypes sont présents.

JAROLIMOVA V., *Preslia (Praha)* **70** : 69-71, 1998 | JONSELL B., *Svensk Botanisk Tidskrift* **58** : 204-208, 1964.

### *Sisymbrium*

Nombre de base  $x=7$  ( $2x$  à  $8x$ ). La plupart des espèces sont diploïdes ( $2n=14$ ) : *S. altissimum*, *S. loeselii*, *S. officinale*, *S. orientale*. Seul *S. irio* présente plusieurs cytotypes :  $2x$  à  $8x$ . Cependant, les polyploïdes ont migré dans la partie orientale de l'aire, sans doute depuis le bassin méditerranéen ( $4x$  depuis la Lybie jusqu'en Inde,  $8x$  en Inde). Le cytotype diploïde ( $2n=14$ ) a progressé vers le nord à une période plus récente, et correspond donc aux plantes d'Île-de-France. KHOSHOO a étudié ce complexe polyploïde, montrant que le cytotype triploïde correspond à un hybride entre  $2x$  et  $4x$ , et que le cytotype hexaploïde s'est formé à partir du cytotype triploïde : les rares semences produites par l'hybride semblent souvent  $6x$  (par fécondation de deux gamètes non réduits d'après l'auteur). De même le cytotype octoploïde résulterait d'une fécondation entre gamètes non réduits d'individus  $4x$ , phénomène apparemment assez fréquent sur des individus tardifs estivaux. Il en résulte que, même en Inde, seuls les cytotypes  $2x$  et  $4x$  ont une réelle valeur systématique : les tétraploïdes semblent différer des individus autotétraploïdes créés après traitement à la colchicine, ce qui argumente une origine allotétraploïde. L'auteur propose un profil de l'autre parent diploïde à rechercher en région méditerranéenne orientale ou au Moyen-Orient. Ce

taxon allo-tétraploïde, étant le plus compétitif, a dû se former récemment. Au sens strict, *S. irio* serait toujours diploïde.

KHOSHOO T.N., *Caryologia* **11**(3) : 297-318 et 319-329, 1959 | KHOSHOO T.N., *Caryologia* **18**(4) : 667-670, 1965 | KHOSHOO T.N., *Caryologia* **19**(2) : 143-150, 1966.

### *Teesdalia nudicaulis*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=36$ ) ; ce nombre est identique pour l'autre espèce française, méditerranéenne : *T. coronopifolia* (J.P. Bergeret) Thellung. La proximité des tabourets, tous basés sur  $x=7$  (nombre partagé par certains *Iberis*) pouvait suggérer une dysploïdie descendante à  $x=6$ , et alors un niveau hexaploïde. En fait, la tribu des Thlaspidées se trouve écartée par les derniers résultats de phylogénie moléculaire ; le genre *Teesdalia* se place à proximité du genre *Iberis* dans une tribu des Ibéridées. Des travaux de génomique ont montré que le genre *Iberis* a subi une paléopolyploïdie ; en conséquence les nombres de base  $x=11-9-7$  que l'on trouve dans ce genre résulteraient d'une dysploïdie descendante à partir de 12 ou plus (sans doute 14 ou 16) ; les *Iberis* à  $x=7$  sont alors les plus évolués dans cette série : rien à voir avec le nombre 7 des Thlaspidées ! Or *Teesdalia* dérive peut-être du même ancêtre paléopolyploïde. L'espèce vivace *T. conferta* (Lagasca) O. Appel (= *Teesdaliopsis conferta* (Lagasca) Rothmaler) possède  $2n=20$  chromosomes ; on retrouve ainsi une série dysploïde descendante  $x=10$  puis 9, expliquant le nombre de base des espèces françaises. Les deux espèces annuelles sont par contre issues d'un ancêtre commun ayant bénéficié d'une polyploïdie plus récente.

MANDAKOVA T. & al., *The Plant J.* **91**(1) : 3-21, 2017.

### *Thlaspi arvense*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

### *Turritis glabra*

Espèce diploïde, basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ). Ce nombre de base est une des raisons qui justifie la séparation des arabettes (genre *Arabis* basé sur  $x=8$ ). La phylogénie moléculaire a confirmé cette séparation.

BURDET H.M., *Candollea* **22**(1) : 107-156, 1967.

## CUCURBITACEAE

Famille très complexe sur le plan caryologique, avec des nombres de base allant de 7 à 16 (et au-delà, mais alors sûrement polyploïdes). La recherche d'un nombre ancestral est rendue difficile par les nombreux phénomènes de polyploïdie et aneuploïdie. Les genres considérés comme archaïques semblent avoir des nombres plutôt élevés ( $x=11-12-14-16$ ). Les familles les plus proches ayant des nombres élevés (entre 20 et 23), on peut penser à un nombre

originel de  $x=16$  compte tenu de la série descendante complète depuis  $x=16$  jusqu'à  $x=7$  !

SCHAEFER H. & RENNER S.S., in KUBITZKI K., *The families and genera of vascular plants* **10** : 112-174, 2011.

### *Bryonia*

Nombre de base  $x=10$ .

JEFFREY C., *Kew Bull.* **23** : 441-461, 1969 | VOLZ S.M. & RENNER S.S., *Amer. J. Bot.* **95**(10), 1297-1306, 2008.

*B. cretica* subsp. *dioica* – Taxon diploïde ( $2n=20$ ). La plante locale appartient à un complexe polyploïde. Le type de *B. cretica* est allohexaploïde, et contient au moins un génome de la sous-espèce *dioica* ; les autres taxons ayant participé au montage pourraient être *B. multiflora* ou *B. syriaca*. Par contre, la sous-espèce *marmorata* (Petit) Jauzein est une plante endémique cyrno-sarde, sans doute autotétraploïde, et formée à partir de la sous-espèce *dioica*.

## DIPSACACEAE

Le nombre primitif pourrait être  $x=9$  : présent dans le genre isolé *Triplostegia* ainsi que dans le « groupe *Bassecoia* », basal pour la famille. L'essentiel de la famille est ensuite scindé en deux principaux phylums ; celui des scabieuses (*Lomelosia*, *Scabiosa*, *Sixalix*) encore basé sur  $x=9$ , et celui des Knauties (*Cephalaria*, *Dipsacus*, *Knautia*, *Succisa*) sans doute basé sur  $x=10$ , les autres nombres de base en étant dérivés par dysploïdie descendante (9-8-7-5). Cependant, le nombre  $x=10$ , ancestral dans le groupe de *Succisa*, s'est vraisemblablement formé une deuxième fois après dysploïdie descendante chez les knauties :  $x=9$  pour *Dipsacus* et *Cephalaria*, puis  $x=8$  pour *Pterocephalidium diandrum* (Lag.) G. Lopez et *Knautia orientalis* L., enfin retour à  $x=10$  chez *Knautia*.

CARLSON S.E. & al., *Taxon* **58**(4) : 1075-1091, 2009 | FREY L., *Fragmenta Flor. Geobot.* **15**(2) : 179-184, 1969 | VERLAQUE R., *Biol. Gallo-Hellen.* **6**(1) : 75-100, 1975 | VERLAQUE R., in LÖVE A., *Taxon* **26**(2-3) : 272-274, 1977 | VERLAQUE R., in LÖVE A., *Taxon* **29**(2-3) : 362-365, 1980 | VERLAQUE R., *Rev. Cytol. Biol. végét. – Bot.* **8** : 117-168 et 171-243, 1985 | VERLAQUE R., *Rev. Cytol. Biol. végét. – Bot.* **9** : 5-72 et 97-176, 1986.

### *Dipsacus*

Nombre de base  $x=9$ . Les trois espèces régionales sont diploïdes ( $2n=18$ ).

COLASANTE M., *Annali Botanica (Roma)* **38**(1) : 71-79, 1979 | COLASANTE M. & VOSA C.G., *Giornale Bot. Italiano* **114** : 267-270, 1980.

### *Knautia*

Nombre de base  $x=8-10$  ( $2x-4x-6x$ ). Le nombre de base  $x=10$  se retrouve chez tous les *Knautia* d'Europe

occidentale. Le nombre  $x=8$  n'apparaît que dans les Balkans, avec *K. orientalis* L. ; la position ancestrale ou dérivée de cette espèce isolée est encore discutée, mais pourrait être basale avec le genre voisin *Pterocephalidium* G. Lopez.

LOPEZ GONZALEZ G., *Anales Jard. Bot. Madrid* **43**(2) : 245-252, 1987.

*K. arvensis* – Espèce basée sur  $x=10$ , présentant deux cytotypes, le tétraploïde ( $2n=40$ ) montrant une capacité colonisatrice nettement supérieure : individus diploïdes ( $2n=20$ ) relégués sur les coteaux et talus ! Les populations tétraploïdes ont investi d'une part les milieux perturbés comme les parcelles cultivées (capacité de multiplication végétative sans doute plus efficace), et les régions à climat plus froid (montagnes). Elles devraient dominer en Île-de-France (seul comptage régional :  $4x$ ) où les milieux hébergeant *K. arvensis* sont en général secondaires ; mais aucun comptage régional ne permet de préciser la répartition des cytotypes (pour la France, les seules études détaillées ont été conduites dans le Massif Central et les Alpes où les populations diploïdes relictuelles sont fréquentes). Les travaux remarquables de FRAJMAN & al. (2015), qui localisent les  $2x$  à un arc interne des Alpes, sous-estiment sans doute leur répartition par manque de prospection dans les plaines françaises. Ils mettent aussi en évidence le caractère biphyllétique de *K. arvensis* qui nécessitera des études plus précises en France (cytogénétiques et chorologiques). Les comptages hexaploïdes correspondent à *K. dipsacifolia* (Schrank) Kreutzer, espèce sylvatique voisine, avec laquelle *K. arvensis* peut s'hybrider (hybrides souvent pentaploïdes :  $2n=50$ ).

BRETON-SINTÈS S., *Annales Sci. Nat., Bot.*, **15** : 197-254, 1974 | BRETON-SINTÈS S., *Bull. Soc. bot. France* **116** : 189-196, 1969 | EHRENDORFER F., *Österr. Bot. Zeitschrift* **109**(3) : 276-343, 1962 | EHRENDORFER F., *Bot. Jahrb. Syst.* **102**(1-4) : 225-238, 1981 | FRAJMAN B. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **15** : 140, 2015 | FRAJMAN B. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **16** : 204, 2016 | KOLAR F. & al., *Annals Bot.* **103** : 963-974, 2009 | KOLAR F. & al., *PLoS ONE* **7**(7) : e39988, 2012.

### *Lomelosia argentea*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

### *Scabiosa*

Nombre de base  $x=8$ . Les deux espèces, *S. canescens* et *S. columbaria*, sont diploïdes ( $2n=16$ ). *S. columbaria* pourrait résulter d'une ancienne hybridation entre *S. lucida* Vill., taxon montagnard, et *S. triandra* L., taxon méditerranéen. La facilité avec laquelle il est possible de recréer un morphotype voisin de *columbaria* à partir des parents, et le risque d'avoir une origine polyphylétique de *S. columbaria*, pourraient justifier de grouper ces taxons en trois sous-espèces (toutes diploïdes).

Von HAGEN K.B. & al., *Plant Systematics Evol.* **274** : 179-191, 2008.

### *Succisa pratensis*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

## DROSERACEAE

Le fait que les nombres de chromosomes de *Aldrovanda*, *Dionaea* et du *Drosera* le plus archaïque sont comparables ( $x$  compris entre 15 et 19) suggère qu'ils approchent le nombre ancestral de ce groupe. Le nombre de base  $x=10$  de la plupart des espèces de *Drosera* serait donc dérivé par dysploïdie descendante.

GERVAIS C. & GAUTHIER R., *Acta Bot. Gallica* **146**(4) : 387-401, 1999 | RIVADAVIA F. & al., *Amer. J. Bot.* **90**(1) : 123-130, 2003 | RODONDI G. & al., *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova* **72** : 155-158, 2010 | SEEHOLZER C., *Botanica Helvetica* **103**(1) : 39-53, 1993.

### *Drosera*

Nombre de base  $x=10$ . *D. intermedia* et *D. rotundifolia* sont des espèces diploïdes ( $2n=20$ ).

*D. anglica* – Espèce tétraploïde ( $2n=40$ ). Cette espèce est sans doute allotétraploïde : éventuellement issue de *D. linearis* Goldie + *rotundifolia*. La comparaison des génomes chloroplastiques montre que celui de *D. anglica* est très voisin de celui de *D. rotundifolia* ; *D. rotundifolia* pourrait donc représenter le parent maternel.

## ELATINACEAE

La famille se situerait à la base des *Malpighiaceae*, et l'ensemble dériverait d'un nombre de base  $x=6$ . On retrouve en effet ce nombre dans la sous-famille basale des Malpighiacées : les Byrsonimoïdées.

DAVIS C.C. & CHASE M.W., *Amer. J. Bot.* **91**(2) : 262-273, 2004.

### *Elatine*

Nombre de base  $x=9$ ,  $2x$  à  $12x$  ( $2n=18-36-54-72-108$ ).

KALINKA A. & al., *Acta Societatis Bot. Poloniae* **84**(4) : 413-417, 2015 | RAZIFARD H. & al., *Systematic Bot.* **42**(1) : 73-86, 2017 | SRAMKO G. & al., *PeerJ* **4** : e2800, 2016.

*E. alsinastrum* – Espèce tétraploïde ( $2n=36$ )

SCHOTSMAN H.D., *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci., Biarritz*, **7**(4) : 865-868, 1969.

*E. hexandra* – Espèce octoploïde et dodécaploïde ( $2n=72$  et  $108$ ). En Pologne, un seul comptage dodécaploïde ( $2n=108$ ) avait été signalé, laissant penser à un individu accidentel résultant d'une fécondation par un gamète non réduit. Cependant, KALINKA & al. (2015) ont confirmé le nombre  $2n=108$ , et donc l'existence de deux cytotypes. Cette espèce serait allo-polyploïde ; elle pourrait posséder un génome de *E. brochonii* Clavaud, lui apportant la

symétrie florale, associé à un génome du « groupe *hydropiper* » ?

JANKUN A., in POGAN E. & al., *Acta Biologica Cracoviensia, Ser. Bot.*, **31** : 3-4, 1989.

*E. hydropiper* – Cette espèce a, dans un premier temps, fait l'objet de comptages à  $2n=40$  (hyper-tétraploïde), mais ce nombre aneuploïde reste douteux (les chromosomes très petits se prêtent mal à des comptages précis). Nous préférons retenir le comptage tétraploïde de KRAHULCOVA (1990) :  $2n=36$ , confirmé récemment par KALINKA & al. (2015). L'espèce très proche *E. orthosperma* Dueb., qui vient d'être découverte en France, possède le même nombre.

KRAHULCOVA A., *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **25**(4) : 381-388, 1990.

*E. major* – Taxon méconnu et donc jamais étudié ! Peut-être notre seule espèce endémique francilienne !

JAUZEIN P., *J. Bot. Soc. Bot. France* **72** : 69-79, 2016.

## ERICACEAE

Le nombre originel de la famille n'est pas vraiment déterminé. Cependant, l'essentiel de la famille semble dérivé de  $x=13$ , nombre apparu très rapidement chez les Ericacées archaïques. Pour l'Île-de-France, la sous-famille basale des Monotropoïdées comprend aussi bien les pyroles que *Monotropa*, genre ayant évolué vers une dépendance totale à des mycorhizes, et chez lequel une dysploïdie descendante conduit à  $x=8$ . Chez les pyroles, le nombre  $x=13$  définit bien les genres *Chimaphila* et *Moneses* ; sans doute par scission, des nombres secondaires plus élevés sont apparus :  $x=19$  pour *Orthilia*, puis  $x=23$  pour *Pyrola*. Dans la sous-famille des Ericoïdées, le nombre  $x=13$  caractérise les rhododendrons. Une dysploïdie descendante conduit à  $x=12$  pour *Erica*, puis  $x=8$  pour *Calluna*. Dans la sous-famille des Vaccinioïdées, à ovaire infère, on retrouve la même dysploïdie aboutissant à  $x=12$ .

FREUDENSTEIN J.V., *Systematic Botany* **24**(3) : 398-408, 1999 | HABER E. & CRUISE J.E., *Canad. J. Bot.* **52** : 877-883, 1974 | KRON K.A. & al., *Botanical Review* **68**(3) : 335-423, 2002.

### *Calluna vulgaris*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

### *Chimaphila umbellata*

Espèce diploïde, basée sur  $x=13$  ( $2n=26$ ).

### *Erica*

Les 5 espèces de la région sont diploïdes, basées sur  $x=12$  ( $2n=24$ ).

### *Monotropa hypopitys*

Espèce basée sur  $x=8$ , présentant deux cytotypes, l'un diploïde ( $2n=16$ ), l'autre hexaploïde ( $2n=48$ ) : pas de

tétraploïdes connus. La proximité morphologique entre les deux cytotypes suggère plutôt une origine autohexaploïde ; cependant, l'absence de populations tétraploïdes est surprenante et mérite une confirmation par une prospection plus étendue. Des comptages plus précis devraient permettre de mieux définir les corrélations entre valence chromosomique et morphologie, afin d'argumenter le choix du niveau taxonomique ; jusque-là, les différences entre ces cytotypes ont été fortement exagérées, en particulier au niveau écologique. Cette espèce vit en symbiose mycorrhizienne avec des tricholomes.

### *Pyrola*

Nombre de base sans doute secondaire  $x'=23$ , peut-être issu de la fragmentation des chromosomes d'un ancêtre du groupe *Chimaphila/Moneses*. Les deux espèces régionales sont diploïdes ( $2n=46$ ).

### *Rhododendron ponticum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=13$ , nombre de base de tout le genre ( $2n=26$ ).

JANAKI AMMAL E.K. & al., *Rhododendron year book* **5** : 78-91, 1950 | JANAKI AMMAL E.K., *Rhododendron year book* **5** : 92-98, 1950.

### *Vaccinium*

Nombre de base  $x=12$ .

GUGNACKA-FIEDOR W., *Acta Soc. Botanicorum Poloniae* **52**(1) : 87-99, 1983 | JACQUEMART A.-L., *Journal of Ecol.* **85**(3) : 381-396, 1997 | MAHY G. & al., *American J. Bot.* **87**(12) : 1882-1889, 2000 | RAVANKO O., *Ann. Bot. Fennici* **27** : 235-239, 1990 | SUDA J., *Nordic J. Bot.* **22** : 593-601, 2003 | SUDA J. & LYSAK M.A., *Folia Geobotanica* **36**(3) : 303-320, 2001 | VANDER KLOET S.P. & DICKINSON T.A., *Brittonia* **51**(2) : 231-254, 1999.

*V. myrtillus* – Espèce diploïde chez nous ( $2n=24$ ) ; le cytotype tétraploïde ne semble avoir été trouvé qu'en Amérique du Nord.

*V. oxycoccos* – Le sous-genre *Oxycoccus* correspond à un complexe polyploïde :  $2x-4x-(5x)-6x$  ( $2n=24-48-72$ ). En Amérique du Nord existe une espèce diploïde bien distincte : *V. macrocarpon* Aiton. En Europe, on trouve les trois valences ; cependant, les populations polyploïdes ( $4x$ ,  $6x$  et intermédiaires  $5x$ ) ne semblent pas suffisamment polymorphes pour y distinguer des taxons infraspécifiques de haut rang. Les populations diploïdes étant légèrement distinctes, de nombreux auteurs ont admis un rang d'espèce : *V. microcarpum* (Ruprecht) Schmalhausen. Or il y a de fortes chances pour que le génome de *V. microcarpum* ait participé à la formation des polyploïdes. Les auteurs ont aussi exagéré les différences morphologiques entre diploïdes et polyploïdes ; les diploïdes se distinguent que par des caractères biométriques (pétales, étamines, styles et graines plus petits), la taille des anthères en particulier ( $\ll 1,3$ mm). Selon nos conceptions taxonomiques, ces deux entités correspondent à deux sous-espèces : la subsp. *oxycoccos* polyploïde, et la subsp. *microcarpum* (Ruprecht) Kitam. diploïde,

d'autant plus que le taxon 4x serait fondamentalement autotétraploïde. Les populations diploïdes existent en France, parfois associées aux tétraploïdes ; mais, seule la subsp. *oxycoccus* est présente en Île-de-France. Les populations hexaploïdes (« *V. hagerupii* Ahokas ») semblent dominantes dans les régions plus froides : Scandinavie et Europe centrale (non signalées en France). L'unique population régionale est donc sans doute tétraploïde (2n=48).

## EUPHORBIACEAE

Le nombre de base de la famille est difficile à préciser ; il dépend en particulier de la taille attribuée à cette large famille. En effet plusieurs groupes ont été séparés dans des familles distinctes par certains auteurs : par exemple les Phyllanthacées basées sur x=13. Au sens strict, les Euphorbiacées seraient basées sur x=11, nombre partagé par les deux principaux groupes que sont les tribus des Crotonées et des Euphorbiées (genre basal *Anthostema* pour cette dernière). S'en est suivie une dysploïdie descendante conduisant de x=11 jusqu'à x=5, avec une diversification importante au niveau x=7.

HANS A.S., *Taxon* 22(5-6) : 591-636 ; 1973 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana* 49 : 143-161, 1975.

### *Euphorbia*

Nombre de base ancestral x=11 (rare), mais variant ensuite secondairement par dysploïdie de 10 à 5 (les nombres peuvent aller de 2n=10 à 2n=200).

**Sous-genre *Esula*** Pers. ; toutes les euphorbes indigènes d'Île-de-France appartiennent à ce sous-genre.

BAUER Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, 14 : 159-178, 1971 | FRAJMAN B. & SCHÖNSWETTER P., *Molecular Phylogenetics Evol.* 61 : 413-424, 2011.

### Avec x=10

MOLERO J. & ROVIRA A.M., *Collectanea Botanica (Barcelona)* 21 : 121-181, 1992.

*E. amygdaloides* – Cette espèce diploïde pourrait posséder deux cytotypes diploïdes basés sur deux nombres : 2n=20 et 2n=18. Le cytotype à 2n=20 présente 18 chromosomes assez grands complétés par une paire très petite mais apparemment fonctionnelle. La stabilité et la répartition de ces deux cytotypes mérite des études complémentaires ; cependant, les comptages à 2n=18 paraissent douteux, compte tenu de la difficulté de repérage de la paire naine.

BAUER Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, 11 : 77-85, 1968 | CESCO G., *Archivio Botanico* 43(12) : 280-291, 1967.

*E. cyparissias* - Cette espèce possède deux cytotypes : 2x et 4x (2n=20-40). Des études faites au Canada, où l'espèce est introduite, montrent que les populations tétraploïdes y sont dominantes et fertiles, alors que les diploïdes ne forment que très peu de

graines et ne se multiplient que par drageons. Cependant, en Europe de l'Ouest, on trouve une importante fertilité chez des populations diploïdes. Les populations diploïdes semblent se raréfier vers l'est : surtout des 4x en Europe centrale. La répartition des cytotypes est méconnue en France ; un comptage diploïde a été effectué en forêt de Fontainebleau !

MOORE R.J. & LINDSAY D.R., *Canad. J. Bot.* 31(2) : 152-163, 1953.

*E. esula* correspond à un complexe encore mal compris. La grande fréquence du cytotype hexaploïde (2n=60), et les possibilités d'hybridation ont incité certains auteurs à considérer *E. esula* comme un taxon allohexaploïde contenant le génome de *E. cyparissias* ; mais l'existence de populations diploïdes de *E. esula* remet en question cette hypothèse, ainsi que l'étranglement des feuilles de *E. cyparissias*, peu compatible avec les feuilles larges de la subsp. *esula*. De telles populations diploïdes existent par exemple en Espagne, et correspondent éventuellement à des populations méridionales françaises ; mais sont-elles comparables à la subsp. *esula* des prairies inondables et taillis riverains ? Est-ce vraiment cette sous-espèce *esula* qui a migré en Amérique du Nord où n'existe que le cytotype hexaploïde ? L'hypothèse d'un cytotype allohexaploïde ayant le cytotype diploïde pour parent n'est toujours pas à exclure. Par ailleurs, deux nombres de base sont signalés dans le complexe : x=10 (2x à 6x) et x=8 (4x à 8x). Malheureusement, les divergences de conception des différents auteurs ne permettent pas, dans l'état actuel des connaissances, de relier ces nombres à des taxons précis. La série basée sur x=8 correspond plutôt à des taxons continentaux, a priori absents de France. La plante riveraine indigène d'Île-de-France devrait posséder 2n=60 chromosomes. Nous avons adopté le nom de subsp. *saratoi* (= *E. saratoi* Ardoino) pour deux groupes de populations (voir *Flore de la France méditerranéenne continentale*) : des plantes méditerranéennes indigènes ou archéophytes (type de la sous-espèce), et des plantes invasives récemment introduites provenant sans doute d'Europe centrale. Les comptages effectués en Europe centrale et de l'E (on retrouve cette valence jusqu'aux Pays-Bas) sur des populations à feuilles étroites et diploïdes (2n=20) correspondraient à *E. virgata* Waldst. & Kit. et non pas à notre sous-espèce ! Par contre, en Amérique du Nord, les populations invasives, qui ont aussi des feuilles plus étroites que le type, sont considérées comme hybridogènes (nommées *E. x pseudovirgata* : hybride supposé entre *E. esula* et *E. cyparissias*) : elles ont des nombres de chromosomes compris entre 50 et 64, mais souvent stabilisés à 58-60 comme le parent « *esula* ». Récemment, REICHERT & al. ont proposé une révision de ce groupe, en finalisant les typifications et les synonymies, ce qui éclairci fortement le problème. Il ressort de leur étude que la subsp. *saratoi* a une aire

qui atteint le Nord-Est de l'Espagne ; elle est hexaploïde ( $2n=60$ ) comme la subsp. *esula* ! Ces auteurs considèrent que cette plante a été introduite au 19<sup>ème</sup> siècle en Europe centrale et en Allemagne : aussi néophyte en Espagne. Si l'on accepte ce bilan, deux questions restent en suspens : les deux types de populations françaises sont-elles vraiment identiques, et que représentent les populations espagnoles diploïdes attribuées à la subsp. *esula* ?

CROMPTON C.W. & al., *Canad. J. Bot.* **68** : 1978-1988, 1990 | MOLERO J. & ROVIRA A.M., *Collectanea Botanica (Barcelona)* **21** : 121-181, 1992 | MOORE R.J., *Canad. J. Bot.* **36**(4) : 547-559, 1958 | REICHERT H. & al., *Kochia* **11** : 1-36, 2018 | SCHULZ-SCHAEFFER J. & GERHARDT S., *Biologisches Zentralblatt* **106** : 429-438, 1987 | STAHEVITCH A.E. & al., *Canad. J. Bot.* **66**(11) : 2247-2257, 1988.

Reste la subsp. *tristis* (dont le nom devrait changer, car « *E. tristis* » est une plante Ouest-asiatique dont la parenté n'est pas prouvée), taxon méconnu sans doute subendémique du Bassin parisien, et donc très patrimoniale : à étudier ! Elle pourrait représenter un autre parent potentiel ! Sa séparation en tant qu'espèce, sous le nom de *E. loreyi* Jordan, nécessite de préciser la proximité des liens qui l'unissent à *E. esula*.

*E. lathyris* – Espèce diploïde ( $2n=20$ ).

*E. palustris* – Espèce diploïde ( $2n=20$ ).

Avec  $x=9(8)$ .

*E. falcata* – Espèce apparemment tétraploïde ( $2n=36$ ). Les quelques comptages à  $2n=36$  paraissent les plus pertinents. De rares comptages diploïdes existent dans la littérature, mais non basés sur  $x=9$ , et donc à considérer pour l'instant comme douteux. Des travaux restent à poursuivre sur cette espèce souvent archéophyte, très variable morphologiquement, ne serait-ce que pour expliquer son niveau tétraploïde.

*E. seguieriana* – Espèce diploïde signalée avec deux cytotypes :  $2n=18$  et  $16$ . Le nombre  $2n=18$  semble dominant ; il est partagé par le type et la sous-espèce *niciciana* (Novak) Rech. fil., plante plus orientale apparaissant à partir des Balkans. Les deux cytotypes de la subsp. *seguieriana* seraient présents dans les mêmes populations (Iran). En France, le cytotype  $2n=16$  a été noté dans les Bouches-du-Rhône : à confirmer. Le nombre peut aussi varier par la présence d'un chromosome B.

VERLAQUE R. & al., *Revue Biol.-Ecol. Médit.* **10**(4) : 297 (pl. p. 306-307 ; tab. p. 309), 1987.

Avec  $x=8$ .

*E. exigua* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-3x-?$  Cette espèce présente un problème de cytotaxonomie difficile à résoudre. Le cytotype principal possède  $2n=24$  ; il peut s'interpréter comme  $3 \times 8$  ou  $4 \times 6$ . L'option  $x=6$  n'a été adoptée par certains auteurs que sur la base d'un comptage  $2n=12$  fait en 1981 en Espagne, mais litigieux par son unicité. A l'inverse, l'option  $x=8$  explique une série euploïde  $2n=16-24-(56-64)$ , confortée par des

populations mixtes comme en Pologne, où le cytotype triploïde semble dominer, les populations diploïdes paraissant relictuelles ; les deux cytotypes peuvent pousser en mélange, ce qui minimise leur valeur. Où sont les erreurs ? Des études complémentaires sont nécessaires (comptages répétés en région méditerranéenne où l'espèce présente un fort polymorphisme ; analyse de la méiose) pour comprendre l'origine du nombre  $2n=24$ , sans doute partagé par les populations franciliennes.

*E. peplus* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ).

Avec  $x=7$ .

*E. helioscopia* – Espèce hexaploïde ( $2n=42$ ).

*E. platyphyllos* – Espèce tétraploïde ( $2n=28$ ). A l'inverse de l'espèce suivante, un comptage récent au niveau diploïde (Roumanie) nécessite une confirmation étant données les difficultés de détermination ! Une aneuploïdie à  $2n=30$  a aussi été signalée : à confirmer !

*E. stricta* – Espèce sans doute diploïde ( $2n=14$ ). Un ancien comptage tétraploïde, repris par divers auteurs, n'a jamais été confirmé ; sans doute confusion avec *E. platyphyllos*.

*E. verrucosa* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

SIMON J. & al., *Bocconea* **5** : 583-593, 1997.

Avec  $x=6$ .

*E. dulcis* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-3x-4x$  ( $2n=12-18-24$ ). Nous n'avons en Île-de-France que le cytotype diploïde ( $2n=12$ ) qui a été séparé, par certains auteurs en subsp. *incompta* (Cesati) Nyman. Le type auto-tétraploïde a une répartition rayonnante vers le S (Espagne) et l'E (absent de France) : souvent apomictique.

CESCA G., *Caryologia* **14**(1) : 79-96, 1961 | CESCA G. & MUZZI D., *Giornale Bot. Ital.* **106** : 89-99, 1972.

**Sous-genre *Chamaesyce* Rafinesque** : on retrouve une forte variabilité des nombres. Pour ce sous-genre, on pourrait suggérer un nombre paléotétraploïde  $x'=14$ , éventuellement issu du sous-genre *Agaloma*. En effet certaines espèces archaïques (sous-section *Acutae*) possèdent  $2n=28$ . Cependant, dans plusieurs autres groupes d'euphorbes prostrées, on trouve à la fois  $2n=28$  et  $2n=14$  ramenant le nombre de base à 7 (avec même une dysploïdie à 6). S'agit-il du nombre ancestral, ou d'un retour au génome antérieur (même problématique dans la famille des Graminées avec la tribu des Andropogonées : 10 ou 5 ?) ?

BENNEDI C. & ORELL J.J., *Collectanea Botanica* **21** : 9-55, 1992 | BENNEDI C. & ORELL J.J., in KAMARI G. & al., *Flora Mediterranea* **2** : 239-243, 1992 | PAHLEVANI A.H. & RIINA R., *Ann. Bot. Fennici* **48** : 304-316, 2011 | YANG Y. & BERRY P.E., *Amer. J. Bot.* **98**(9) : 1486-1503, 2011.

Avec  $x=11$  : *E. humifusa*, diploïde ( $2n=22$ ).

Avec  $x=9$  : *E. prostrata*, diploïde ( $2n=18$ ).

Nous mettons en doute tous les autres comptages, et retenons le nombre  $2n=18$  vérifié en Espagne.

Avec  $x=7$  : *E. maculata*, hexaploïde ( $2n=42$ )

*E. maculata* serait une espèce allohexaploïde. La phylogénie moléculaire suggère que ses parents américains pourraient être voisins de *E. glyptosperma* Engelm. (à  $2n=22$ ; ponctuellement naturalisée en France) associée à *E. dioeca* Kunth.

### *Mercurialis*

Nombre de base  $x=8$ .

DURAND B., *Revue Cytol. Biol. végét.* **25** : 337-341, 1962 | DURAND R. & DURAND B., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.* **139**(4/5) : 377-390, 1992 | KRÄHENBÜHL M., *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* **107** : 39-54, 1984 | KRÄHENBÜHL M. & KÜPFER P., *Candollea* **50**(2) : 411-430, 1995 | KRÄHENBÜHL M. & al., *Plant Syst. Evol.* **234** : 155-169, 2002 | THOMAS R.G., *Annals Bot., N. S.* **22** : 55-72, 1958

*M. annua* – Espèce possédant divers cytotypes allant de  $2x$  à  $14x$ . Mais les populations franciliennes appartiennent à la sous-espèce *annua* strictement diploïde ( $2n=16$ ). Les polyploïdes peuvent être regroupés en une sous-espèce *ambigua* (L. fil.) Arcangeli (incluse *M. monoica* (Moris) Durand) ; il s'agit d'autopolyploïdes cantonnés au Midi de la France, dont la sexualité tend vers la monoécie.

*M. perennis* – Espèce dont le nombre peut fortement varier dans une même région ; des cytotypes  $4x$  à  $13x$  peuvent se former par autopolyploïdie sans modifications notables de la morphologie, compliqués par une fréquence d'aneuploïdes. KRÄHENBÜHL (1984) propose un histogramme de fréquence des cytotypes en Suisse, montrant bien que les cytotypes euploïdes  $6x-8x-10x$  dominant sur  $7x$  et  $9x$  ; les octoploïdes ( $2n=64$ ) sont les plus fréquents. En France, seuls existent les cytotypes  $6x-7x-8x-10x$ . ; les  $6x$  sont cantonnés au sud et à l'est, et les  $10x$  très localisés au nord-est. Dans le domaine subatlantique qui nous concerne, seules persistent les populations octoploïdes ( $2n=64$ ) ; les seules variations correspondent éventuellement à des individus aneuploïdes ou à la présence de chromosomes B (0 à 6), mais ces phénomènes sont peu marqués dans la partie atlantique de l'aire.

## FAGACEAE

Le nombre  $2n=24$  partagé par la plupart des genres pourrait être interprété comme tétraploïde, basé sur  $x=6$ . Cependant, aucune preuve n'existe de cette polyploïdie : la diploïdisation est certainement très ancienne. Il est donc possible de considérer un nombre  $x=12$ , avec des taxons alors diploïdes. Le fait que la famille plus ancestrale des Nothofagacées présente  $x=13$  ( $2n=26$ ) va dans ce sens : la polyploïdie éventuelle a précédé la séparation entre ces deux familles. Il n'en reste aucune trace : les gènes semblent tous fonctionner par paires.

BUTORINA A.K., *Ann. Forest Sci.* **50** : 144-150, 1993 | D'EMERICO S. & al., *Sylvae Genetica* **49**(6) : 243-245, 2000 | DENK T., *Plant Systematics Evol.* **240** : 55-81, 2003 | GALLEGO MARTIN F. & al., *Studia Bot. (Univ. Salamanca)* **18** : 39-46, 1999 | NAUJOKS G. & al., *Sylvae Genetica* **44**(5-6) : 282-286, 1995 | OHRI D. & AHUJA M.R., *Sylvae Genetica* **39** : 5-6, 1990 | ZOLDO V. & al., *Genome* **41**(2) : 162-168, 1998.

Toutes les espèces de cette famille présentes dans la région (châtaignier, chênes, hêtre) sont donc basées sur  $x=12$  et diploïdes ( $2n=24$ ). Il est intéressant de noter que des individus isolés de *Q. robur* peuvent posséder une majorité de cellules triploïdes ( $2n=36$ ) : phénomène observé en Allemagne et en Russie. L'existence de ces triploïdes est d'autant plus logique si l'on accepte un nombre de base  $x=6$ , car ils deviennent fonctionnellement hexaploïdes ; ils se forment sans doute par intervention de gamètes non réduits.

## GENTIANACEAE

Cette famille présente une exceptionnelle variabilité du nombre de chromosomes rendant difficile l'estimation d'un nombre ancestral. Pour les gentianes, le nombre  $x=13$  paraît probable, avec une dysploïdie continue jusqu'à  $x=6$ . Ce nombre pourrait s'expliquer par une hypo-paléo-tétraploïdie dérivée de  $x=7$  ? Pour le phylum contenant les autres genres, le nombre  $x=10$  partagé par *Centaureum* et *Blackstonia* est sans doute dérivé d'un nombre plus élevé. Étonnamment, le nombre  $x=13$  existe chez *Cicendia*, genre situé près de la base de ce phylum ! Mais, ces nombres semblent tellement instables parmi les Gentianacées archaïques qu'il est difficile de statuer.

FAVARGER C., *Bull. Soc. Bot. Suisse* **59** : 62-86, 1949 | FAVARGER C., *Bull. Soc. bot. France* **107** : 94-98, 1960 | LÖVE A. & LÖVE D., *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* **32**(2) : 221-232, 1975 | LÖVE A. & LÖVE D., in LÖVE A., *Taxon* **35**(4) : 897-899, 1986 | MELDERIS A., in HEYWOOD V.H., *Bot. J. Linnean Soc.* **65**(1-4) : 224-250, 1972 | ZELTNER L., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **93** : 4-164, 1970 | ZELTNER L., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **110** : 17-35, 1987 | ZELTNER L., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **114** : 77-103, 1991.

### *Blackstonia perfoliata*

Plante tétraploïde en Île-de-France, basée sur  $x=10$  ( $2n=40$ ). La subsp. *perfoliata*, tétraploïde s'est peut-être simplement formée par doublement du nombre de chromosomes de la subsp. *intermedia* (Tenore) Zeltner (niveau variétal sans doute suffisant) ; cette dernière a une répartition très méridionale, ne dépassant pas le 43<sup>ème</sup> parallèle.

### *Centaureum*

Nombre de base  $x=10$ , avec dysploïdie à  $x=9$ .

MANSION G. & al., *Taxon* **54**(4) : 931-950, 2005 | UBSDELL R.A.E., *Watsonia* **11** : 33-43, 1976.

*C. erythraea* – Sous-espèce *erythraea* tétraploïde ( $2n=40$ ) ; il est encore impossible de préciser l'origine tétraploïde de cette sous-espèce. Peut-être, comme pour *Blackstonia* ci-dessus, s'agit-il d'un simple doublement du nombre de chromosomes de la subsp. *rumelicum* (Velenovsky) Melderis, taxon diploïde méditerranéen. Existente aussi des populations hexaploïdes orientales (Caucase et Iran), affiliées à la sous-espèce *turcicum* (Velen.) Soo, et sans doute allohexaploïdes.

*C. pulchellum* – Espèce tétraploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=36$ ) : donc hypotétraploïde. Des populations diploïdes existeraient en Israël, mais il est impossible, pour l'instant, de certifier qu'il s'agit d'un simple doublement du nombre de chromosomes. Le caryotype ne présentant que deux grands chromosomes et non pas quatre correspond plutôt à un allotétraploïde ancien ; cependant, la présence de quelques tétravalents sur des populations naturalisées correspond plutôt à un autotétraploïde, ou en tout cas à l'association de deux génomes partiellement homologues. Les populations hexaploïdes (absentes d'Europe) sont assignées à une autre espèce : *C. mairei* Zeltner. Elles découlent sans doute d'une hybridation entre  $2x$  et  $4x$  avec doublement du nombre. Si tel est le cas, ce phénomène confirme la grande proximité des deux cytotypes de base.

VIA do PICO G.M., *Plant Systematics Evol.* **290** : 99-108, 2010  
| ZELTNER L., *Botanica Helvetica* **95**(1) : 47-57, 1985.

#### *Cicendia filiformis*

Espèce diploïde, basée sur  $x=13$  ( $2n=26$ ).

#### *Exaculum pusillum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

#### *Gentiana*

Le nombre de base  $x=13$  est ancestral pour le groupe de gentianes auquel appartiennent les deux espèces régionales.

Ho T. & al., *Acta Phytotax. Sinica* **34**(5) : 505-530, 1996.

*G. cruciata* – Espèce tétraploïde ( $2n=52$ ).

*G. pneumonanthe* – Espèce diploïde ( $2n=26$ ).

#### *Gentianella*

Nombre de base  $x=9$  ( $2x-4x-6x$  suivant les taxons).

*G. germanica* – Espèce tétraploïde ( $2n=36$ ), comme une majorité des espèces de ce genre.

#### *Gentianopsis ciliata*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=44$ ). Le genre *Gentianopsis* comprend une trentaine d'espèces, la plupart chinoises. Il est basé sur  $x=13$ , avec des espèces  $2x-4x-6x$ . *G. ciliata*, seule espèce atteignant l'Europe de l'Ouest, se distingue donc nettement par

son nombre de chromosomes dont l'origine mérite des études complémentaires.

YUAN Y.-M. & KÜPFER P., *Cytologia* **58** : 115-123, 1993.

## GERANIACEAE

Le nombre de base pour la famille (et l'ordre des Géraniacées) pourrait être situé entre  $x=10$  et  $x=14$ . Si l'on choisit le genre *Pelargonium* Aiton, considéré comme archaïque dans la famille, on obtient un nombre de base  $x=11$  ; on a ensuite 10 pour *Erodium*, 14 pour *Geranium*.

ALVES M.C. & LEITAO M.T., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **50** : 231-245, 1976.

#### *Erodium*

Nombre de base  $x=10$ . Certaines espèces du genre possèdent  $x=9$ . Le nombre ancestral du genre est d'autant plus difficile à préciser que *California macrophylla* (Hook. & Arn.) Aldasoro & al., espèce basale très isolée, possède  $x=8$ . Cependant, les deux espèces locales appartiennent à un phylum entièrement basé sur  $x=10$ .

DAHLGREN G., *Botaniska Notiser* **133** : 491-514, 1980 | FIZ O. & al., *Systematic Bot.* **31**(4) : 739-763, 2006 | GUITTONNEAU G.-G., *Bull. Soc. bot. Fr.* **114**(1-2) : 32-42, 1967 | GUITTONNEAU G.-G., *Boissiera* **20** : 1-154, 1972.

*E. cicutarium* – Espèce généralement tétraploïde ( $2n=40$ ).

Cette espèce appartient en fait à un complexe, très morcelé par certains spécialistes. Ce groupe présente trois niveaux de ploïdie :  $2x-4x-6x$ . Les populations proches de *E. cicutarium* et diploïdes restent confinées au littoral espagnol ; elles représentent sans doute un des ancêtres des tétraploïdes (séparées dans une subsp. *ontigolanum* Guittonneau). Des individus hexaploïdes se trouvent en mélange avec les subsp. *cutarium* et *ontigolanum*, et représentent vraisemblablement le taxon allohexaploïde issu des deux autres. Quels que soient les niveaux taxonomiques attribués aux taxons voisins, nous ne possédons en Île-de-France que la subsp. *cutarium* tétraploïde. L'autre parent de *E. cicutarium* serait *E. lebelii* Jordan, taxon diploïde des dunes atlantiques. Comme dans bien des cas d'alloploïdie, *E. cicutarium* peut adopter l'aspect d'un parent sur les milieux qui lui correspondent ; de telles populations maintiennent leur autonomie par autogamie. Ainsi, sur les sables, on observe des populations tendant vers *lebelii* par disparition du sillon infrafovolaire des akènes ; elles ont été dénommées « subsp. *bipinnatum* (Desf.) Tourlet ». L'interfertilité, le même nombre tétraploïde (donc la même origine), et l'existence d'intermédiaires à sillon peu marqué, incitent plutôt à les concevoir comme un écotype psammophile : donc var. *arenarium* (Jordan) Rouy qui fait partie des

intermédiaires. On trouve de telles populations en Forêt de Fontainebleau.

*E. moschatum* – Espèce diploïde ( $2n=20$ ).

### *Geranium*

Nombre de base très variable, mais souvent de  $x=14$ , nombre qui pourrait représenter l'état primitif. Nous déclinons donc les espèces suivant une dysploïdie descendante.

PETROVA A. & STANIMIROVA P., *Bocconea* **16**(2) : 675-682, 2003 | Van LOON J.C., *Genetica* **65** : 167-171, 1984 | Van LOON J.C., *Proc. K. ned. Akad. Wet., Ser. C*, **87**(3) : 263-296, 1984 | YEO P.F., *Bot. J. Linnean Soc.* **144** : 409-429, 2004.

Avec  $x=14$ .

*G. sanguineum* – Espèce en général hexaploïde ( $2n=84$ ). D'après la constitution génomique, ce taxon serait autopolyploïde ; les populations diploïdes auraient disparu ; la valence tétraploïde ( $2n=56$ ) a été signalée en Finlande. Toutes les espèces diploïdes proche de *G. sanguineum* ont  $2n=28$ , ce qui prouve l'ancienneté de ce nombre.

BÖCHER T.W. & LEWIS M.C., *Biol. Skr. Dan. Vid. Selskab* **11**(5) : 1-25, 1962.

Avec  $x=13$ .

Plusieurs espèces présentent ce nombre ; l'une vivace, *G. pyrenaicum*, peut-être proche de la souche originelle ; les autres annuelles : *G. molle*, *G. pusillum* et *G. rotundifolium*. Il est intéressant de noter que ces espèces semblent les seules à former des hybrides dans la nature : tous rares, non signalés dans la région, et sans doute stériles. Les comptages tétraploïdes (*G. pusillum*) correspondent à de l'endopolyploïdie. Les quatre espèces citées ci-dessus sont donc diploïdes ( $2n=26$ ).

Avec  $x=11$  : seulement *G. dissectum*, diploïde ( $2n=22$ ).

AEDO C. & al., *Systematic Bot.* **30**(3) : 533-558, 2005.

Avec  $x=10$  : seulement *G. lucidum*, qui présente les trois valences  $2x-4x-6x$  ( $2n=20-40-60$ ). Les populations diploïdes n'ont été trouvées qu'en péninsule ibérique et en Europe centrale ; les hexaploïdes n'ont été signalés qu'au Moyen-Orient (à confirmer, car d'autres comptages correspondent à de l'endopolyploïdie). La plante est donc en général tétraploïde ( $2n=40$ ), mais présente à ce niveau une aneuploïdie (40 à 44 : variabilité intrapopulationnelle).

Avec  $x=9$  : seulement *G. columbinum*, diploïde ( $2n=18$ ).

Avec  $x=16$  : soit issu d'un ancêtre à  $x=8$ , soit directement dérivé de  $x=14$ , la deuxième hypothèse étant la plus vraisemblable (les espèces voisines semblent suivre une dysploïdie ascendante : 14-15-16-18-23).

YEO P.F., *Bot. J. Linnean Soc.* **67** : 285-346, 1973.

*G. robertianum* – Espèce présentant deux sous-espèces, correspondant à deux niveaux de ploïdie ; la subsp. *purpureum* est diploïde ( $2n=32$ ), alors que la subsp. *robertianum* est tétraploïde ( $2n=64$ ). Ces deux sous-espèces produisent des hybrides triploïdes rarement fertiles : sans doute plus fréquents que les mentions ne le laissent paraître (à rechercher sur les ballasts), car la fertilité se restaure après rétrocroisement. Certains auteurs séparent deux espèces sur la base d'une allotétraploïdie du type de *robertianum*. Mais d'une part la détermination reste difficile, et d'autre part la parenté est évidente : la subsp. *robertianum* contient au moins un génome de la subsp. *purpureum*. Certes l'absence de plurivalents montre que les deux génomes de *robertianum* sont différents (au moins diploïdisés) ; mais cela n'exclut nullement l'association de deux variétés assimilables à la subsp. *purpureum*, étant donnée la variabilité de ce taxon. Tant que l'autre parent n'est pas connu, nous maintenons le niveau sous-espèces.

## GROSSULARIACEAE

CHICHE J. & al., *Canadian J. Bot.* **81** : 1049-1057, 2003 | HAMEL J.-L., *Revue Cytol. Biol. Végét.* **14**(3-4) : 113-311, 1953 | VAARAMA A., *Hereditas* **35**(2) : 136-162, 1949.

Toutes les espèces de cette famille présentes dans la région (groseillers) sont diploïdes, basées sur  $x=8$  ( $2n=16$ ). Les expériences de VAARAMA, faites sur *R. nigrum*, montrent que des cytotypes tétraploïdes ont été créés artificiellement (en particulier par usage de colchicine), mais aussi que la valence chromosomique des cellules racinaires de ces individus polyploïdes varie considérablement ( $2n=4$  à 32). Si l'on excepte le nombre 4 comme nombre haploïde, il n'en reste pas moins que les cellules fonctionnent avec  $2n=8$ , ce qui tendrait à prouver que le nombre de base du genre est paléotétraploïde.

## HALORAGACEAE

Le nombre de base de la famille doit être  $x=7$ , nombre vérifié sur les genres plus archaïques *Proserpinaca* L. ou *Haloragis* J.R. & G. Forst., avec dysploïdie éventuelle à  $x=6$ .

### *Myriophyllum*

Nombre de base  $x=7$ .

AIKEN S.G., *Brittonia* **33**(1) : 57-69.

*M. alterniflorum* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

HARRIS S.A. & al., *Aquatic Bot.* **44**(1) : 1-21, 1992 | MOODY M.L. & LES D.H., *Syst. Bot.* **35**(1) : 121-139, 2010.

*M. spicatum* et *M. verticillatum* ont été signalés comme  $4x$  ou  $6x$  ; nous préférons cependant considérer que diverses erreurs de détermination ont

conduit à des nombres erronés. Il semble plus probable que le niveau tétraploïde ( $2n=28$ ) corresponde à *M. verticillatum*, et le niveau hexaploïde ( $2n=42$ ) à *M. spicatum*. Une solution de facilité serait de penser que *M. spicatum* aurait pu se former à partir des deux autres espèces françaises ; mais rien n'est moins sûr. D'autres espèces ont pu participer à la formation de *M. spicatum* (il y a une trentaine d'espèces dans l'hémisphère nord) ; peut-être aucune d'ailleurs, car rien ne prouve le caractère allohexaploïde de cette espèce, à part l'absence de multivalents.

## HYDRANGEACEAE

Le nombre  $x=13$  est partagé par toutes les espèces du phylum *Deutzia-Philadelphus*. La plupart des autres genres ont des nombres plutôt élevés : 15-16-17-18. Difficile d'être sûr du sens de l'évolution. L'hypothèse d'un nombre ancestral de  $x=13$  n'est en tous cas pas en contradiction avec la famille voisine des Loasacées où les deux genres principaux ont des nombres proches :  $x=13$  pour *Loasa* Juss., puis dysploïdie croissante à  $x=14$  chez *Nasa* Weigend.

### *Philadelphus coronarius*

Espèce diploïde, basée sur  $x=13$  ( $2n=26$ ), nombre valable pour toutes les espèces de *Philadelphus*.

HAMEL J.-L., *Revue Cytol. Biol. Végét.* **14**(3-4) : 113-311, 1953.

## HYPERICACEAE

Trop peu de comptages ont été réalisés à la base de cette famille pour déterminer un nombre ancestral ; la variabilité des nombres complique beaucoup l'analyse. Même pour le seul genre *Hypericum*, le doute subsiste ; l'interprétation de la phylogénie des millepertuis est encore sujette à controverses. ROBSON, spécialiste du genre a suggéré  $x=12$ , mais deux autres possibilités restent d'actualité :  $x=9$  pour le phylum américain,  $x=10$  qui par doublement fournit  $x'=20$  du groupe de *H. androsaemum*. Même si ce nombre  $x=10$  se retrouve dans le genre *Vismia* Vand., proche de la base, ou dans la proche famille des Podostémacées, la variabilité est telle qu'il est indispensable d'augmenter le nombre d'espèces analysées pour conclure.

### *Hypericum*

Nombre de base variable (12-10-9-8-7). L'hypothèse pour l'instant la plus vraisemblable consiste à partir d'un nombre ancestral  $x=12$ , et d'envisager une dysploïdie descendante  $x=12-10-9-8-7$ . En effet, les millepertuis ligneux ancestraux ont  $x=12-10-9$ , alors que les espèces herbacées plus évoluées peuvent

posséder  $x=8-7$  : 8 et 7 sont donc bien des nombres dérivés.

BRUTOVSKA R. & al., *Theor. Appl. Genet.* **101** : 46-50, 2000 | LIHOVA J. & al., *Caryologia* **53**(2) : 127-132, 2000 | MARTONFI P., *Folia Geobotanica* **43** : 69-82 ; 2008 | PILEPIC K.H. & al., *Plant Biosystems* **145**(1) : 81-87 ; 2011 | RAYNAUD C., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.*, **133**(2) : 167-177, 1986 | ROBSON N.K.B., *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Bot.*, **8** : 55-226, 1981 | ROBSON N.K.B., *Phytotaxa* **72** : 1-111, 2012 | ROBSON N.K.B. & ADAMS P., *Brittonia* **20**(2) : 95-106, 1968.

Avec  $x=10$ .

*H. androsaemum* - Espèce tétraploïde ( $2n=40$ ).

Avec  $x=9$ .

Deux espèces sont diploïdes et basées sur  $x=9$  ( $2n=18$ ) : *H. hirsutum* et *H. pulchrum*.

Avec  $x=8$ .

*H. elodes* - Espèce sans doute basée sur  $x=8$ , et sans doute diploïde ( $2n=16$ ). Un comptage a été proposé en France par DELAY (1969), étayé par une photo :  $2n=20$  ! Mais faute de confirmation, nous sommes obligé de mettre un doute sur ce comptage. En effet, ROBSON, spécialiste du genre a signalé  $2n=32$  ; reconnaissant cependant ne plus avoir la preuve de cette numération ! Reste un comptage effectué au Royaume-Uni en 1993, qui semble confirmer le nombre de base adopté par ROBSON ( $x=8$ ), mais au niveau diploïde ( $2n=16$ ). Ce dernier nombre a été confirmé en Italie. Contrairement aux suggestions de ROBSON, cette espèce a une position ancestrale dans le genre *Hypericum*. Or, comme nous l'avons dit ci-dessus, la base de la famille reste méconnue sur le plan cytotaxonomique ; impossible donc de prédire le nombre de base de cette espèce isolée.

BOTTEGA S. & al., *Atti Soc. Toscana Sci. Nat. (Pisa), Mem., Ser. B*, **106** : 93-98, 1999 | DELAY J., *Bull. Soc. bot. France* **116** : 69-74, 1969.

Les autres espèces sont effectivement basées sur  $x=8$  (nombre le plus fréquent chez les millepertuis herbacés), avec trois espèces diploïdes ( $2n=16$ ) : *H. humifusum*, *H. montanum* et *H. tetrapterum*. Reste le complexe *maculatum/perforatum* !

BARCACCIA G. & al., *Heredity* **96** : 322-334, 2006 | MARTONFI P., *Folia Geobot.* **43** : 69-82, 2008 | MARTONFI P. & al., *Folia Geobot. Phytotax.* **31**(3) : 389-396, 1996 | QU L. & al., *Industrial Crops Prod.* **32**(1) : 1-6, 2010 | ROBSON N.K.B., *Bull. nat. Hist. Mus. London (Bot.)* **32**(2) : 61-123, 2002.

*H. maculatum* comprend deux cytotypes : la sous-espèce *maculatum* diploïde (montagnarde), et la sous-espèce *obtusiusculum* autotétraploïde (la seule présente dans la région ; parfois élevée au rang d'espèce sous le nom de *H. dubium*).

*H. perforatum* semble toujours tétraploïde ( $2n=32$ ). L'hypothèse qui a jusqu'à présent prévalu considère ce taxon comme allotétraploïde issu de *maculatum* + cf. *attenuatum*. Mais des études récentes remettent en cause cette hypothèse, suggérant une origine directe possible à partir du groupe « *maculatum* ». Si l'on rajoute l'hypothèse que la subsp. *obtusiusculum* a pu se former par intervention de *H. perforatum*, on

pourrait très bien concevoir de grouper cet ensemble dans une seule espèce collective ! Les hybridations complexes entre ces deux espèces vont dans le même sens. *H. perforatum* présente une apomixie partielle ; il s'agit d'une pseudogamie, nécessitant donc du pollen fertile. Cette apomixie favorise l'apparition de gamètes non réduits ; ainsi, parmi les hybrides avec « *obtusiusculum* » peut-on avoir des hybrides 5x si le pollen « *obtusiusculum* » féconde *H. perforatum*. L'hybride étant apomictique, l'opération peut se répéter pour donner des individus heptaploïdes à  $2n=56$ . Le système se complique encore si l'on fait intervenir le type de *H. maculatum*, expliquant la difficulté de détermination de certaines populations. Des cytotypes 2x et 6x ont été signalés chez *H. perforatum* ; mais ils sont accidentels, et s'expliquent par l'apomixie. Les individus hexaploïdes résultent sans doute de la fécondation d'un sac embryonnaire non réduit. Les individus diploïdes ne peuvent être originels, et se forment secondairement à partir des tétraploïdes (apomixie à partir d'un sac embryonnaire réduit : « dihaploïdes »). La régénération de cultures de cellules conduit à une grande variabilité des nombres chromosomiques ; on peut donc envisager aussi que la formation de drageons puisse favoriser la création d'individus à nombre divergent.

## JUGLANDACEAE

Toutes des espèces du genre *Juglans* (une vingtaine) sont diploïdes avec  $2n=32$ . Ce nombre se retrouve dans les genres voisins (*Carya*, *Pterocarya*) ainsi que dans le genre archaïque *Rhoiptelea* Diels & Hand.-Mazz. ; il doit donc caractériser un ancêtre commun basé sur  $x'=16$  ; il est cependant possible qu'à l'origine l'ancêtre se soit formé à partir de deux parents à  $x=8$  maintenant disparus ;  $x=8$  correspond au nombre de base de la proche famille des Myricacées.

FJELLSTROM R.G. & PARFITT D.E., *Theor. Appl. Genet.* **89** : 665-670, 1994 | MANOS P.S. & STONE D.E., *Annals Missouri Bot. Garden* **88**(2) : 231-269, 2001 | OGINUMA K., *Acta Phytotax. Geobot.* **50**(2) : 229-241, 1999.

### *Juglans regia*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=16$  ( $2n=32$ ). Des individus  $3x'$  ou  $4x'$  ont été créés artificiellement.

## LABIATAE (= LAMIACEAE)

Famille très complexe chez laquelle les nombres de base comprennent tous les niveaux de 5 à 19 (au-delà certainement polyploïdes), avec des nombres somatiques allant en France de  $2n=10$  (*Stachys*

*arvensis*) à  $2n=144$  (Menthe poivrée) : jusqu'à  $2n=240$  chez *Salvia ombrophila* Dusén. Les nombres de base dominants sont 6-7-8-9, avec ensuite le nombre 17 peut-être dérivé (taxons alors hypo-4x) ; il n'est cependant pas exclu que ce nombre soit ancestral et commun à l'ensemble Labiées-Verbénacées. Difficile de s'y retrouver tant les phénomènes d'aneuploïdie, dysploïdie et polyploïdie ont brouillé la phylogénie.

FERNANDES A. & LEITAO M.T., *Memorias Acad. Ciencias Lisboa, Classe Ciencias*, **24** : 329-351, 1981 | FERNANDES A. & LEITAO M.T., *Memorias Soc. Broteriana* **27** : 27-75, 1984 | GILL L.S., *Revue Cytol. Biol. végét. - Bot.* - **4** : 331-339, 1981 | GILL L.S., *Willdenowia* **13**(1) : 175-181, 1983 | MARKOVA M. & GORANOVA V., in KAMARI G. & al., *Flora Mediterranea* **4** : 233-254, 1994 | MORTON J.K., *Watsonia* **9** : 239-246, 1973 | SHARMA A.K. & SINGH T.P., *Bol. Soc. Brot., Sér. 2*, **53**(2) : 1257-1286, 1981 | SINGH T.P., *Feddes Repertorium* **106**(1-2) : 39-47, 1995.

Nous avons admis les nombres de base allant de 5 à 12 ; les nombres supérieurs ont été considérés comme dérivés. Nous avons omis certains comptages divergents du nombre euploïde ; l'aneuploïdie semble assez répandue dans cette famille.

### *Ajuga*

Nombre de base  $x=8$  ( $4x$  à  $10x$ , avec une grande majorité de  $4x$ ). On constate une dysploïdie au niveau  $4x$  conduisant à de fausses bases 7 ou 6. Par contre, l'absence de diploïdes suggère une paléopolyploïdie ( $x'=16$ ).

*A. chamaepitys* – Espèce basée sur  $x=7$ , tétraploïde ( $2n=28$ ) : donc hypo-tétraploïde, sans doute dérivée de  $2n=32$ .

*A. genevensis* – Espèce basée sur  $x=8$ , tétraploïde ( $2n=32$ ).

*A. reptans* – Espèce basée sur  $x=8$ , tétraploïde ( $2n=32$ ).

### *Ballota nigra*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Cette espèce présente aussi un cytotype dysploïde à  $2n=20$ . Certains auteurs ont proposé que ce cytotype correspondait à la sous-espèce *nigra*, absente de France (sauf introductions accidentelles), et que la sous-espèce indigène *meridionalis* (= subsp. *foetida* (Vis.) Hayek) possédait toujours  $2n=22$ .

### *Clinopodium*

Nombres de base variant de 8 à 12, sans certitude sur leur évolution. Sur l'arbre phylogénétique, ce genre appartient à un ensemble qui pourrait avoir comme nombre ancestral  $x'=15$  (*Origanum*, *Thymus* et nombreuses sarriettes). Mais *Clinopodium* se distingue par des nombres ayant évolué rapidement. De nombreuses espèces ayant  $2n=22$ , on peut penser à une dysploïdie descendante : 12-11-10-9-8 ; la position presque basale de *C. acinos* avec  $x=9$  ne va pourtant pas dans ce sens : études à poursuivre.

*C. acinos* – Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ).  
BÖCHER W. & al., *Biologiske Skrifter* **8**(3) : 1-31 (23-26), 1955.

*C. nepeta* – Espèce basée sur  $x=12$ , possédant trois cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=24-48-72$ ). Les individus hexaploïdes semblent accidentels. Des comptages divergents concernant les deux principaux cytotypes pourraient correspondre à une aneuploïdie (surtout au niveau tétraploïde :  $2n=40$  à  $48$ ) : stabilité à confirmer. Reste à préciser la répartition de ces deux principaux cytotypes, et à comprendre leurs liens avec les différentes sous-espèces décrites. D'après certains résultats, le type subméditerranéen serait souvent tétraploïde, alors que la subsp. *sylvaticum*, la seule encore signalée dans la région, serait diploïde ( $2n=24$ ) ; cependant il pourrait s'agir de cytotypes dominants, car les deux valences sont parfois signalées chez les deux sous-espèces. Quant à la subsp. *ascendens*, signalée aussi  $2x$  ou  $4x$  (Baléares ; Royaume-Uni), il y a trop peu de comptages et trop de risques de confusion pour proposer un nombre, même si les auteurs les plus fiables orientent vers  $4x$ .

*C. vulgare* – Espèce basée sur  $x=10$ , en général diploïde ( $2n=20$ ).

BÖCHER T.W., *Botanisk Tidsskrift* **70**(2-3) : 152-179, 1975 | Von BOTHMER R., *Botaniska Notiser* **120** : 202-208, 1967.

Les trois « sous-espèces » signalées en Europe ont toutes  $2n=20$  ; seule la subsp. *vulgare* est présente en Île-de-France (et même en France, à part quelques populations intermédiaires localisées au Sud-Est). Nous n'avons trouvé de mention de populations tétraploïdes qu'au Maroc (... et en Inde).

### *Galeopsis*

Nombre de base  $x=8$ .

BENDIKSBY M. & al., *New Phytologist* **191**(4) : 1150-1167, 2011 | MUNTZING A., *Hereditas* **13** : 185-341, 1930 | WLEFFERING J.H., *Botanica Helvetica* **93**(2) : 239-253, 1983.

*G. ladanum* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ) ; valable pour toutes les sous-espèces.

*G. tetrahit* – Espèce allotétraploïde ( $2n=32$ ), formée à partir de deux espèces très rares en France : *G. pubescens* Besser + *G. speciosa* Miller. Les deux sous-espèces représentent sans doute deux montages indépendants réalisés à partir des mêmes parents. Des travaux récents ont montré que la subsp. *bifida* pouvait avoir pour parent *G. speciosa* subsp. *speciosa*, alors que la subsp. *tetrahit* descendrait de *G. speciosa* subsp. *sulphurea* (Jordan) Briquet, remarquable taxon endémique des Alpes maritimes.

### *Glechoma hederacea*

Espèce basée sur  $x=9$ , présentant trois cytotypes principaux :  $2x$  ( $2n=18$ ),  $4x$  ( $2n=36$ ) et  $6x$  ( $2n=54$ ), ainsi que des individus assimilables à des  $3x$  ou  $5x$  et que nous considérerons comme accidentels. Dans le Bassin parisien n'existe que la subsp. *hederacea*, abondante en Europe de l'Ouest et du centre. Il

semble que, chez cette sous-espèce, le cytotype  $6x$  soit accidentel ; les diploïdes semblent très disséminés, peut-être confinés à des stations relictuelles ; la plupart des populations sont donc tétraploïdes ( $2n=36$ ). Ce cytotype serait diploïdisé, mais ne serait pas pour autant un vrai allopolyploïde ; il aurait directement dérivé du cytotype diploïde. La subsp. *hirsuta* (Waldstein & Kitaibel) F. Hermann, d'Europe de l'Est est aussi tétraploïde. Par contre, en Extrême-Orient, existe une subsp. *grandis* (A. Gray) H. Hara surtout représentée par les cytotypes  $4x$  et  $6x$ , avec des  $5x$  d'origine hybride. Les études récentes n'ayant pas pris en compte la France, la répartition des cytotypes y est méconnue ; cependant les milieux souvent secondaires d'Île-de-France ne peuvent sans doute héberger que le cytotype  $4x$  largement répandu.

MIURA N. & IWATSUBO Y., *Cytologia* **75**(3) : 255-260, 2010 | WIDEN B. & WIDEN M., *Hereditas* **132** : 229-241, 2000.

### *Lamium*

Nombre de base  $x=9$ .

BENDIKSBY M. & al., *Taxon* **60**(4) : 986-1000, 2011 | BERNSTRÖM P., *Hereditas* **32**(2) : 163-220, **39**(3-4) : 381-437, **41**(1-2) : 1-122, 1952-53-55 | ELENA-ROSSELLO J.A. & al., *Acta Bot. Barc. (Barcelona)* **37** : 149-154, 1988 | JÖRGENSEN C.A., *Hereditas* **9**(1-3), 126-136, 1927 | WEGMULLER S., *Watsonia* **8** : 277-288, 1971.

*L. galeobdolon* – Espèce présentant, au sens large, deux cytotypes :  $2x-4x$  ( $2n=18-36$ , avec de rares  $3x$  d'origine hybride). Espèce constituée de plusieurs sous-espèces ; en Île-de-France, seulement la sous-espèce *montanum*, tétraploïde ( $2n=36$ ). Celle-ci a sans doute une origine allotétraploïde. Une première hypothèse serait l'hybridation entre les deux autres sous-espèces diploïdes : subsp. *flavidum* (Herm.) Ehrendorfer & Polatschek, plante montagnarde localisée des Apennins aux Alpes centrales et orientales, et subsp. *galeobdolon*, plante sub-montagnarde d'Europe centrale et occidentale. Cependant, l'analyse de BENDIKSBY & al. (2011) propose une formation ne comprenant que la subsp. *flavidum*, et donc presque autotétraploïde ; à confirmer avec d'autres marqueurs ! Un processus comparable et parallèle aurait conduit au taxon horticole « *argentatum* » à partir de la subsp. *galeobdolon*. Ce cultivar s'échappe en Île-de-France (en voie de sténo-naturalisation) dans des milieux proches de l'écologie de la subsp. *montanum* ; il pourrait s'y trouver en mélange, et éventuellement s'hybrider. Récemment, la difficulté de détermination de certaines populations a conduit à la description de « *L. endtmannii* », mais ce concept semble plus virtuel que réaliste. Il nous conforte dans notre position synthétique d'envisager ce complexe dans un cadre infraspécifique !

ROSENBAUMOVA R. & al., *Plant Systematics Evol.* **244** : 219-244, 2004.

Dans le sous-genre *Lamium*, quatre espèces sont diploïdes ( $2n=18$ ) : les deux lamiers vivaces (*L. album* et *L. maculatum*), ainsi que deux des lamiers annuels (*L. amplexicaule* et *L. purpureum*). Reste *L.*

*hybridum*, espèce allotétraploïde ( $2n=36$ ) issue, comme son nom l'indique, d'une ancienne hybridation entre *L. purpureum* et un autre taxon méconnu (peut-être proche de *L. bifidum* Cirillo). Plusieurs variétés ont été distinguées chez cette espèce ; les travaux de BENDIKSBY & al. (2011) montrent que deux accessions de *L. hybridum* auraient des origines différentes, correspondant à deux écotypes de *L. purpureum* ; ce qui prouve le caractère polyphylétique de ce taxon tétraploïde (phénomène sans doute suffisamment fréquent pour ne pas lui accorder trop d'importance). Dans ce complexe, il ne faut pas oublier *L. gevorense* (Gomez Hern.) Gomez Hern. & A. Pujadas, chez lequel la parenté de *L. bifidum* est bien plus évidente ; cet autre taxon tétraploïde, peut-être formé à partir des mêmes parents, doit aussi être pluriphylétique car les populations corses et espagnoles ont certainement des origines indépendantes.

JAUZEIN P., *Le Monde des Plantes* 499 : 1-6, 2009.

### *Leonurus cardiaca*

Espèce diploïde, basée, comme les lamiers, sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

### *Lycopus europaeus*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Marrubium vulgare*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=17$  ( $2n=34$ ). Comme chez beaucoup de genres de la famille des Labiées, le nombre dominant  $x'=17$  pourrait très bien s'avérer ancestral dans la tribu des Marrubiées (partagé avec le genre *Mollucella* Juss.) ; il pourrait tout aussi bien s'être formé très tôt dans la tribu à partir d'ancêtres à nombre bas ( $x=9-10$  s'observe aussi bien chez *Marrubium* que chez *Ballota*). Toujours est-il qu'une dysploïdie descendante existe bien chez *Marrubium* avec  $x'=17-16-15-(14-13, \text{ jusqu'à } 10-9 ?)$ .

MARTIN E. & al., *Biological Diversity Conserv.* 4(2) : 185-188, 2011.

### *Melissa officinalis*

Espèce basée sur  $x'=16$ , présentant deux cytotypes :  $2x'$  ( $2n=32$ ) pour la subsp. *officinalis* et  $4x'$  ( $2n=64$ ) pour la subsp. *altissima* (Sibthorp & Smith) Arcangeli. Cette dernière est indigène en région méditerranéenne : elle existe en Corse. Elle a dérivé du type par autopolyploïdie. Les études concernant la subsp. *officinalis* semblent toutes porter sur des populations disséminées pour leurs propriétés médicinales et leur parfum de citronnelle ; l'aire originelle est méconnue. Les populations régionales, toutes échappées de jardins, appartiennent donc à la subsp. *officinalis*, et colonisent les ourlets périurbains, sans montrer de forte capacité d'expansion.

CORSI G. & al., *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem. Ser. B*, 86 : 331-353, 1979.

### *Melittis melissophyllum*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=15$  ( $2n=30$ ) ; certains individus peuvent présenter jusqu'à 8 chromosomes B.

### *Mentha*

Nombre de base ancestral peut-être  $x=12$ . L'hypothèse d'un nombre ancestral  $x=12$ , suivi par dysploïdie descendante à  $x=10$ , puis  $x=9$ , semble la plus probable.

CHAMBERS H.L. & HUMMER K.E., *Taxon* 43 : 423-432, 1994 | GOBERT V. & al., *American J. Bot.* 89(12) : 2017-2023, 2002 | HARLEY R.M. & BRIGHTON C.A., *Bot. J. Linnean Soc.* 74 : 71-96, 1977 | MORTON J.K., *Watsonia* 3 : 244-252, 1956 | OUWENEEL W.J., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci. (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C*, 71 : 184-188, 1968 | TARIMCILAR G. & KAYNAK G., *Fl. Medit.* 14 : 253-262, 2004.

La section *Pulegium* fait exception avec un nombre de base de  $x=10$ . *M. pulegium* possède deux cytotypes :  $2x(-4x)$ , les diploïdes ( $2n=20$ ) étant largement dominants (plus des  $3x$  soit d'origine hybride, à confirmer dans la nature, soit, en l'absence de  $4x$  – signalé en Bulgarie – peut-être issus de gamètes non réduits). Les populations tétraploïdes semblent localisées à la péninsule ibérique : à rechercher ailleurs (ce cytotype a été exporté en Amérique du Nord).

Par contre, la section *Mentha* a un nombre de base  $x=12$  ( $2x$  à  $8x$  ; certains hybrides atteignent  $12x$ ). D'autres nombres de chromosomes ont été signalés, différents de ceux indiqués ci-dessous ; ils résultent le plus souvent d'hybridations introgressives, fréquentes chez les menthes de cette section.

OLSSON U., *Botaniska Notiser* 120 : 255-267, 1967.

*M. aquatica* – Espèce octoploïde ( $2n=96$ ).

*M. arvensis* – Espèce présentant deux principaux cytotypes : l'un hexaploïde ( $2n=72$ , avec variations aneuploïdes) répandu en Europe, l'autre octoploïde répandu en Amérique du Nord et en Asie (sans doute allooctoploïde) et donc absent de la région. Les cultivars utilisés pour la production de menthol sont généralement octoploïdes (sélectionnés au Japon). Cependant certains s'échelonnent entre  $6x-7x-8x-9x$ , avec divers aneuploïdes : l'hybridation pourrait en partie expliquer cette variabilité. Certains auteurs séparent les plantes octoploïdes en espèce distincte : *M. canadensis* L., à cause de l'origine allopolyploïde. Cependant, ce taxon associe sans doute l'ensemble du génome hexaploïde de *M. arvensis* à un génome de *M. longifolia*  $2x$  ; elle peut très bien rester subordonnée à *M. arvensis* dont elle se rapproche bien plus : *M. arvensis* subsp. *borealis* (A. Michx.) Taylor & McBryde. Dans les deux cas, le type de *M. arvensis* correspond aux populations hexaploïdes.

GILL L.S. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* 67(2) : 213-232, 1973 | SUOMINEN J., *Ann. Bot. Fennici* 3 : 61-78, 1966 | TUCKER A.O. & CHAMBERS H.L., *Taxon* 51(4) : 703-718, 2002 | TYAGI B.R. & NAQVI A.A., *Cytologia* 52 : 377-385, 1987.

*M. suaveolens* – Espèce diploïde ( $2n=24$ ). Le même niveau diploïde s'observe chez la sous-espèce *insularis* de Corse. Les comptages triploïdes ( $2n=36$ ) correspondent à des individus stériles, certainement d'origine hybride (sans doute *M. suaveolens* x *M. spicata* L.).

SOBTI S.N., *Cytologia* **36** : 121-125, 1971.

*Nepeta cataria* – Espèce diploïde, basée sur  $x'=17$  ( $2n=34$ ). Le genre *Nepeta* semble basé sur  $x=9$  ( $2x$  à  $6x$ ), avec dysploïdie descendante à  $x=8$ ; de nombreuses espèces himalayennes possèdent ainsi  $2n=18$ . Le nombre  $x'=17$  pourrait donc dériver des deux nombres de base par allopolyploïdie, à moins qu'il ne s'agisse simplement d'une dysploïdie au niveau tétraploïde; cette dernière hypothèse semble confortée par le signalement de cytotypes aneuploïdes à  $2n=36$  chez *N. cataria* (à confirmer).

### *Origanum vulgare*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=15$  ( $2n=30$ ).

### *Prunella*

Nombre de base  $x=7$  (ou  $x'=14$  ?). Les trois espèces régionales, plus ou moins interfertiles, sont tétraploïdes ( $2n=28$ ). De nombreux comptages signalent le nombre  $2n=32$ , mais jusqu'à preuve du contraire ils semblent erronés; ces numérations, plutôt anciennes, prennent en compte des satellites non séparés de leurs chromosomes. L'absence de diploïdes permet d'envisager un nombre secondaire  $x'=14$ : ces taxons deviennent diploïdes sur cette nouvelle base.

BÖCHER T.W., *New Phytologist* **48**(3) : 289-314, 1949.

### *Salvia*

Nombres de base  $x=(6-)-7-8$  (9, 10, 11, 12, 13, 15, 16...). Des résultats récents de phylogénie moléculaire ont mis en évidence que le genre *Salvia* était polyphylétique, ce qui laisse présager d'un bouleversement nomenclatural. Heureusement, les espèces d'Île-de-France resteront dans le genre *Salvia* ! Cette origine complexe rend difficile l'estimation d'un nombre de base ancestral. Divers genres situés près de la base des sauges présentent plutôt des nombres assez élevés, entre 10 et 15. Certains ont ainsi suggéré que  $x=11$ , très fréquent dans plusieurs groupes d'espèces du genre *Salvia*, pouvait servir de base, et serait issu de  $x=12$  des menthes et des romarins. Cependant, dans les deux grands phylums de sauges, on trouve des espèces ancestrales avec  $x=8$ : *S. glutinosa* L. et tout le sous-genre *Drymosphace* d'un côté, *S. viridis* L. (et même  $x=7$  pour *S. officinalis* L.) de l'autre. Les espèces à  $x=11$  pourraient en être dérivées... Une base de  $x=8$ , suivie d'un doublement à  $x'=16$ , puis d'une dysploïdie descendante rendrait bien compte de la diversité des nombres, compliquée par une néopolyploïdie et des dysploïdie secondaires: plus d'une

quarantaine de nombres différents répertoriés dans ce seul genre !

MARKOVA M.L. & IVANOVA P.S., *Fitologija (Sofia)* **19** : 24-42 et **20** : 3-19, 1982 | RANJBAR M. & al., *J. Plant Taxonomy Geography* **70**(2) : 293-312, 2015.

*S. pratensis* – Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ). Le signalement d'un comptage  $4x$  (à  $2n=32$ ) en Bulgarie reste douteux: à considérer comme accidentel !

*S. verbenaca* – Espèce basée sur  $x=8$ , avec tous les niveaux depuis  $4x$  à  $9x$  (?  $3x$  signalés au Maroc; rares signalements  $2x$  tous à confirmer), et diverses populations aneuploïdes (hyper- $5x$ , hypo et hyper- $7x$ ), plus éventuellement 0-4 chromosomes B. Deux points sont à souligner. D'une part les cytotypes  $6x$  et  $8x$  dominant sur l'aire de répartition subméditerranéenne. D'autre part il existe une variabilité stationnelle importante, à la fois morphologique et cytologique. Ainsi, AFZAL-RAFII (1979) a-t-il trouvé sur un même site les nombres  $2n=48-56-62-72$ ; il semble qu'il y ait une corrélation, à confirmer, entre cytotype et morphologie: les individus plus proches du type (var. *verbenaca*) semblent heptaploïdes, et donc intermédiaires entre  $6x$  et  $8x$  (souvent à  $2n=54$ ). Certains auteurs prétendent même que le niveau  $6x$  correspond strictement à la subsp. *clandestina* (L.) Batt. En Île-de-France, cette espèce est introduite et rudérale; elle devrait correspondre au type le plus répandu et donc présenter, comme au Royaume-Uni,  $2n=54$  chromosomes: à vérifier.

AFZAL-RAFII Z., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.*, **126**(1) : 79-86, 1979.

### *Scutellaria*

Nombre de base très variable, avec tous les nombres de  $x=7$  à 18. Le sous-genre *Apeltanthus* (Juzepczuk) Juzepczuk possède un nombre de base de  $x=11$  (sans doute dérivé de 12), avec dysploïdie descendante 10-9-8. Le sous-genre *Scutellaria* présente, par contre, une diversité plus confuse. Même dans la seule section *Scutellaria* (toutes les espèces franciliennes) les nombres varient de  $x=8$  à  $x=17$ , avec une domination de  $x=12-13$  (12 plutôt en Amérique, 13 plutôt en Asie). Les nombres 15 à 17 semblent polyploïdes (souvent dérivés de  $x=8$ ). Des travaux de phylogénie permettront de confirmer si  $x=12$  a la position la plus ancestrale. Pour les espèces présentes en France on peut dans la pratique admettre un nombre de base  $x=8$ , car il existe une dizaine d'espèces diploïdes à  $2n=16$  dans le Monde, ayant donné un niveau tétraploïde à  $2n=32$  à partir duquel aneuploïdie et dysploïdie ont diversifié les nombres. Les quatre espèces régionales seraient alors néotétraploïdes, dérivées de  $2n=32$ .

RANJBAR M. & MAHMOUDI C., *Caryologia* **66**(3) : 205-214, 2013.

*S. altissima* – Apparemment basée sur  $x'=17$  ( $2n=34$ ): stable ou aneuploïde? Surtout notée à

2n=34 ; autres comptages (2n=28-30) douteux, à confirmer.

*S. columnae* – Espèce sans doute basée sur x=8, tétraploïde (2n=32, 34). Nous n'avons trouvé que trop peu de comptages pour préciser un nombre dominant : fréquence de l'aneuploïdie à vérifier !

*S. galericulata* – Espèce basée sur x=8, tétraploïde (2n=32). De nombreux comptages aneuploïdes ont été signalés chez cette espèce : nombres allant de 2n=28 à 2n=32 (compatibles avec un niveau tétraploïde).

GILL L.S., *Caryologia* 33(3) : 339-346, 1980.

*S. minor* – Espèce tétraploïde plutôt basée sur x=7 (2n=28) ? Contrairement à *S. galericulata*, les auteurs signalent plutôt 2n=28 ; y aurait-il différenciation entre les deux taxons, ou est-ce simplement la conséquence d'une aneuploïdie ?

### *Stachys*

Nombre de base x=8, avec nombres secondaires dominants x'=15 ou 17. Peu d'espèces sont diploïdes. *S. arvensis* fait exception avec un nombre de base de x=5 (2n=10). Les autres ont pour base x=8 qui peut représenter le nombre ancestral du genre. Mais seul *S. officinalis* est diploïde (2n=16) ; or les travaux de phylogénie confirment l'originalité de cette espèce, et la séparent généralement dans un genre *Betonica*. A partir de cette base théorique, des phénomènes répétés de polyploïdie et d'aneuploïdie ont considérablement élargi le spectre des nombres dans ce grand genre. Ainsi sont apparus des nombres secondaires ayant initié des lignées complètes comme les nombres x'=15 et x'=17. Ces deux nombres, dont le mode de formation n'est pour l'instant pas connu (? allopolyploïdie à partir de deux nombres différents, ou dysploïdie plus récente dérivée de 2n=16) correspondent à un niveau hypo-tétraploïde pour x'=15 et hyper-tétraploïde pour x'=17. La relative stabilité de ces nombres secondaires permet de considérer x'=17 comme ancestral pour une majorité de taxons méditerranéens, ce qui prouve l'ancienneté de cette base. Cette base a d'ailleurs donné naissance à l'ensemble des espèces américaines. Enfin, dans quelques lignées très évolutives, en particulier dans les exemples de passage à la monocarpie, on observe des dysploïdies descendantes : l'exemple le plus spectaculaire est illustré par *S. arvensis* ci-dessous.

LINDQVIST C. & ALBERT V.A., *American J. Bot.* 89(10) : 1709-1724, 2002 | MULLIGAN G.A. & MUNRO D.B., *Naturaliste canadien* 116 : 35-51, 1989 | WILCOCK C.C. & JONES B.M.G., *Watsonia* 10 : 139-147, 1974.

Avec x=5

*S. arvensis* – Espèce diploïde (2n=10).

Avec x=8

*S. officinalis* (= *Betonica officinalis* L.) – Espèce diploïde (2n=16). La phylogénie moléculaire incite à séparer le genre *Betonica* !

BALTISBERGER M., *Biocosme Mésogéen* 6(1-2) : 1-19, 1989.

Avec x'=15 (Sect. *Eriostomum*).

*S. alpina* et *S. germanica*, tous deux diploïdes (2n=30).

FALCIANI L., *Lagasalia* 19(1-2) : 187-238, 1997.

Avec x'=17

*S. annua* – Espèce diploïde (2n=34).

*S. palustris* – Espèce hexaploïde (2n=6x'=102). De nombreux comptages ont été signalés dans la littérature. Une fois éliminés les comptages anciens douteux, il faut écarter tous les nombres attribués par les auteurs américains. En effet, *S. palustris* laisse la place en Amérique du Nord à un taxon décrit depuis comme espèce cousine : *S. pilosa* Nutt., qui possède 2n=(64-)68 chromosomes. En réalité, *S. palustris* montre une variabilité cellulaire, classique chez les plantes vivaces à forte multiplication végétative, comprise entre 2n=96 et 2n=104, mais fondamentalement centrée sur 2n=102 très dominant sur toute l'aire. Les capacités d'hybridation entre cette espèce et *S. sylvatica* montrent une réelle parenté, et donc un nombre de base sans doute commun ; *S. palustris* est donc certainement hexaploïde sur la base classique x'=17.

*S. recta* – Espèce diploïde (2n=34).

BALTISBERGER M. & LENHERR A., *Berichte Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich*, 51 : 39-62, 1984 | CUSMA VELARI T. & LAUSI D., *Studia Geobotanica* 1(1) : 149-155, 1980.

*S. sylvatica* – Espèce en général hypo-tétraploïde (2n=66). Des comptages sur de nombreux individus donnent des nombres compris entre 2n=62 et 2n=68. Mais cette éventuelle aneuploïdie ne correspond qu'à une variabilité du nombre dans les apex racinaires ; aucune relation écotypique n'a été démontrée. Cette espèce possède donc fondamentalement 2n=66 chromosomes, nombre largement dominant. Ce nombre est sans doute aneuploïde dérivé de 2n=68 : il est donc hypo-tétraploïde sur une base x'=17.

### *Teucrium*

Nombre de base x=8 (ou x'=16). On trouve dans le genre les nombres de base théoriques x=5-7-8-9, et des nombres dérivés : surtout x'=13-15-16(-17). A partir des nombres les plus bas, la polyploïdie conduit jusqu'au niveau dodécaploïde : les nombres, très variés, s'échelonnent entre 2n=10 et 2n=104. Cependant, la majorité des espèces ont 2n=26 ou 32 ! Ainsi, en dehors de la section *Scordium*, est-il possible de concevoir des nombres paléopolyploïdes descendant de x'=16 (dysploïdie à 15-14-13). S'il n'est peut-être pas ancestral (car le groupe de *T. spinosum* L. pourrait être originellement diploïde), ce nombre est certainement ancien et basal pour plusieurs phylums de ce grand genre. Restent à expliquer les nombres diploïdes signalés dans la section *Scordium* : dérivés de paléopolyploïdes, donc à confirmer.

FERNANDEZ CASAS J. & al., *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* **34**(2) : 723-732, 1978 | SALMAKI Y. & al., *Taxon* **65**(4) : 805-822, 2016.

*T. botrys* – Espèce basée sur  $x'=16$ , diploïde ( $2n=32$ ).

*T. chamaedryis* – Espèce basée sur  $x'=16$ , possédant divers cytotypes :  $4x-7x-8x-9x-10x-12x-13x$  ( $2n=32-56-64-72-80-96-104$ , avec des aneuploïdes, en particulier au niveau  $8x$  : 58 à 64). Le cytotype le plus fréquent aurait  $2n=62$  (hypo-tétraploïde sur la base 16). En France, les nombres  $2n=60-64, 72, 80$  ont aussi été confirmés.

BALTISBERGER M. & BALTISBERGER E., *Candollea* **50**(2) : 457-493 (p. 476), 1995.

*T. montanum* – Espèce basée sur  $x'=13$ , diploïde ( $2n=26$ ) ; certains individus peuvent présenter jusqu'à 7 chromosomes B. Nous n'avons, en France que la subsp. *montanum* ; les autres sous-espèces présentes en Europe de l'Est ont le même nombre de chromosomes.

MARTONFI P., *Preslia, Praha*, **66** : 289-304, 1994 | RITTER J., *Revue Cytol. Biol. végét* **35** : 281-294, 1972.

*T. scordium* – Espèce basée sur  $x=8$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=16-32$ ). Les populations diploïdes n'ont été signalées qu'en péninsule ibérique (voir commentaires en début du genre). On peut penser que les tétraploïdes, bien plus fréquents, ont migré vers le N ; eux seuls semblent présents en zones tempérées.

*T. scorodonia* – Espèce basée sur  $x'=16$ , diploïde ( $2n=32$ ). Des populations aneuploïdes à  $2n=34$  ont été signalées : il faudrait confirmer leur autonomie (péninsule ibérique et Royaume-Uni).

### *Thymus*

Nombre de base  $x'=14$ , pour les espèces locales. Pour les thymus, le nombre ancestral pourrait être  $x'=15$  (par exemple chez *T. vulgaris*, en commun avec *Origanum* et *Micromeria*), mais suivi immédiatement chez les serpolets (Sect. *Serpyllum*) d'une dysploïdie à  $x'=14$ , puis pour certains  $x'=13-12$ . Sur cette base, la plupart des espèces sont  $2x$  ou  $4x$ , avec des aneuploïdes au niveau tétraploïde.

BARTOLUCCI F., *Annali Bot. (Roma), Suppl.* 2009, n.s. : 135-148, 2010 | MARTONFI P. & MARTONFIOVA L., *Thaiszia* **6** : 25-38, 1996 | PIGOTT C.D., *New Phytologist* **53**(3) : 470-495, 1954 | PIGOTT C.D., *J. Ecol.* **43**(1) : 365-387, 1955 | TRELA-SAWICKA Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **13** : 125-132, 1970 | TRELA-SAWICKA Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **15** : 61-68, 1972.

*T. praecox* – Espèce tétraploïde, mais avec deux cytotypes principaux : soit euploïde ( $2n=56$ ), soit hyper-tétraploïde ( $2n=58$ ). Les populations hyper-tétraploïdes semblent dominer en Europe centrale. Par contre, le niveau euploïde domine en Europe de l'Ouest, avec une aneuploïdie locale (nombres signalés de 50 à 56).

*T. pulegioides* – Espèce diploïde ( $2n=28$ ). L'existence d'un cytotype hyper-diploïde à  $2n=30$ , signalé en Pologne, mérite une confirmation, car il semble bien que des chromosomes B existent parfois chez les thymus : ce chiffre correspondrait alors à  $2n=28 + 2B$ . De nombreux comptages fait sur les variations morphologiques infraspécifiques conduisent toujours à  $2n=28$ .

BONNET A., *Naturalia Monspeliensia* **18** : 193-199, 1967 | TRELA-SAWICKA Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **11** : 59-69, 1968.

## LEGUMINOSAE (= FABACEAE)

L'immense famille des Légumineuses comporte trois sous-familles qu'il faut analyser dans l'ordre pour comprendre l'évolution des chromosomes. La plus ancestrale est la sous-famille des Caesalpinioïdées. Une hypothèse intéressante considère le genre *Cercis* (Arbre de Judée) comme le seul cas de préservation du génome ancestral avec  $2n=14$ , et donc un nombre de base originel de  $x=7$ . Mais très rapidement, une paléopolyploïdie a conduit à  $x'=14$  à partir duquel toutes les Légumineuses auraient dérivé. Cette sous-famille montre déjà une dysploïdie descendante avec les nombres fréquents 13 puis 12... Ainsi, la sous-famille suivante, celle des Mimosoïdées, posséderait un ancêtre paléotétraploïde basé sur  $x'=14$ . Dans ce cas, la dysploïdie a rapidement conduit au nombre très fréquent de 13.

Les Légumineuses de la flore régionale appartiennent toutes à la sous-famille des Papilionoïdées. Là aussi, l'ancêtre paléotétraploïde devait avoir  $x'=14$ , nombre rare mais qui existe dans la tribu ancestrale des Sophorées. Cette tribu charnière présente de nombreux cas de dysploïdie, avec en particulier une stabilisation à  $x'=11$ , nombre qui a servi de base secondaire à divers phylums de cette sous-famille. Les phénomènes de dysploïdie descendante se sont répétés dans chacun des groupes importants. Une autre stabilisation a eu lieu au niveau  $x'=8$  à partir duquel ont divergées les tribus ci-dessous.

GOLDBLATT P., in POLHILL R.M. & RAVEN P.M., *Advances in Legume Systematics* : 427-463, 1981.

Pour permettre une meilleure compréhension globale de cette grande famille, et regrouper les genres qui se ressemblent, nous avons choisi de traiter séparément trois « tribus » qui se distinguent aisément sur le plan morphologique, et qui comprennent la majorité des espèces franciliennes :

-Cytisées (= Génistées) : genêts, cytises et ajoncs (genres *Cytisus*, *Genista*, *Laburnum*, *Ulex*). Cette tribu regroupe l'ensemble des espèces ligneuses à étamines soudées en tube et à feuilles réduites à 1-3 folioles. Seuls les genres *Colutea* et *Robinia* sont aussi ligneux, tout en appartenant à des groupes bien différents (faciles à séparer par leurs nombreuses folioles).

-**Trifoliées** : bugranes, luzernes, mélilots et trèfles (genres *Medicago*, *Melilotus*, *Ononis*, *Trifolium*). Cette tribu regroupe l'ensemble des espèces herbacées (parfois courtement ligneuses à leur base) dont les feuilles n'ont que trois folioles.

-**Viciées** : gesses et vesces (genres *Lathyrus*, *Vicia*). Cette tribu regroupe les espèces herbacées à feuilles imparipennées (rachis de la feuille ne portant pas de foliole terminale, se prolongeant par un simple filet ou plus souvent par une vrille) ; toutes ont une germination hypogée.

Les espèces n'appartenant pas à ces trois principales tribus sont traitées à la suite par ordre alphabétique.

FERNANDES A. & SANTOS M. F., *Boletim Soc. Broteriana*, Sér. 2, **45** : 177-225, 1971 | FERNANDES A. & SANTOS M. F., *Boletim Soc. Broteriana*, Sér. 2, **49** : 173-196, 1975 | FERNANDES A. & al., *Boletim Soc. Broteriana*, Sér. 2, **51** : 137-186, 1977 | GILOT J., *La Cellule* **65**(3) : 317-347, 1965.

**Note.** Toutes les Légumineuses d'Île-de-France possèdent des nodosités racinaires. Il s'agit d'une symbiose avec des *Rhizobium*, bactéries permettant une fixation de l'azote atmosphérique. Concernant les comptages chromosomiques, il se trouve que ces nodosités contiennent de nombreuses cellules polyploïdes qui ne doivent surtout pas être prises en compte dans l'analyse de la valence des espèces.

WIPF L. & COOPER D.C., *American J. Bot.* **27**(9) : 821-824, 1940.

Tribu des **Cytisées** (= Génistées).

Nombres de chromosomes très variables s'échelonnant de  $2n=18$  à  $2n=100$ . Divers nombres de base ont été suggérés :  $x=6$  ou  $8$  ou  $12$ . Ainsi le nombre  $2n=24$  trouvé chez *Genista pilosa* peut-il être interprété comme  $4x-3x-2x$  suivant le nombre de base choisi. Le nombre  $2n=18$  (le plus bas dans la tribu) peut correspondre à  $x=6$  ou  $x=9$  ; adopter  $x=6$  aboutit à l'absence de diploïdes et à divers taxons triploïdes, ce qui est peu vraisemblable ; par contre  $x=9$  peut s'expliquer par une dysploïdie descendante à partir de  $x=12$  ! Si l'on regarde l'arbre phylogénétique, les cytises placés à la base dérivent de  $x=12$ . Les genêts plus évolués semblent bien suivre des séries dysploïdes descendantes :  $x=12-11-10-9$ , rarement des séries ascendantes (à confirmer, vraisemblable pour la section *Tubocytisus* du genre *Cytisus* ; il existe des genêts à  $x=13-14-15-16$ , mais la plupart dérivent sans doute de  $x=24$ ). Les ajoncs font partie d'un groupe évolué, issu directement de certains genêts ; leur nombre original,  $x=16$ , pourrait découler d'une polyploïdie à partir d'un genêt à  $x=8$ . Conformément à ces résultats, mais aussi pour des raisons pratiques, nous adoptons dans la suite le nombre de base  $x=12$ , le plus largement répandu dans cette tribu.

CUSMA-VELARI T. & FEOLI-CHIAPELLA L., *Bot. J. Linnean Soc.* **160**(2) : 232-248, 2009 | SANUDO A., *Webbia* **34**(1) : 363-408, 1979.

### **Cytisus**

Nombre de base  $x'=24$ , avec des cas d'aneuploïdie à  $x'=23$  ou  $25$ .

CUBAS P. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **135** : 43-50, 2001 | FORISSIER R., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **96** : 51-65, 1973.

*C. decumbens* – Espèce en général basée sur  $x'=24$ , diploïde sur cette base ( $2n=48$ ). Un nombre aneuploïde  $2n=46$  serait à confirmer, car les comptages proviennent de matériel cultivé en jardins botaniques.

*C. lotoides* – Espèce appartenant à un groupe de cytises à calice cylindrique, basés sur  $x'=24$  ou  $25$  (section *Tubocytisus*). Le taxon francilien semble basé sur  $x'=25$ , et tétraploïde sur cette base ( $2n=100$ ) ; il s'agit donc d'un cytise hyper-octoploïde par rapport au nombre de base des Cytisées que nous avons choisi.

CRISTOFOLINI G., *Webbia* **45**(2) : 187-219, 1991.

*C. scoparius* – Espèce basée sur  $x'=23$ , diploïde ( $2n=46$ ). Les comptages à  $2n=48$  correspondent le plus souvent à la prise en compte de deux satellites ; cependant on ne peut exclure l'existence de populations euploïdes (des comptages à  $2n=48$  répétés sur la frange atlantique : Portugal, Sud-Ouest de la France, et Cornwall).

AFZAL-RAFII Z. & al., *Revue Cytol. Biol. végét., Bot.*, **8** : 33-62, 1985 | BÖCHER T. & LARSEN K., *New Phytol.* **57**(3) : 311-317, 1958 | GILL J.J.B. & WALKER S., *Watsonia* **8** : 345-356, 1971.

### **Genista**

Nombres de chromosomes très variables, s'échelonnant de  $2n=18$  à  $2n=96$ , dérivés du nombre de base  $x=12$ , mais avec de nombreux phénomènes d'aneuploïdie ( $x$  allant de  $9$  à  $16$  : seulement  $11$  ou  $12$  dans la région).

FORISSIER R., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **96** : 51-65, 1973 | VERLAQUE R. & al., *Revue Biol.-Ecol. Médit.* **10**(4) : 319-324 (pl. p. 334-336 ; tab. p. 340-342), 1983.

*G. anglica* – Espèce souvent basée sur  $x'=21$ , diploïde ( $2n=42$ ). Cependant existent aussi des populations basées sur le nombre euploïde  $x'=24$  (signalées en Espagne et Italie).

GRAMUGLIO G. & ROSSO R., *Giornale Bot. Italiano* **102** : 207-215, 1968.

*G. germanica* – Espèce en général basée sur  $x'=22$ , diploïde ( $2n=44$ ). Divers comptages aneuploïdes ont été signalés, en particulier en Europe centrale ( $2n=42-46-48$ ).

*G. pilosa* – Espèce basée sur  $x=11-12$ , diploïde ( $2n=22-24$ ), ou rarement tétraploïde ( $2n=44$ ). La race originelle à  $2n=24$  reste cantonnée aux massifs montagneux (Alpes, Massif Central, Pyrénées), et couvre toute l'aire nordique ou continentale de l'espèce. En plaine française, elle est le plus souvent remplacée par le cytotype aneuploïde à  $2n=22$  qui correspond sans doute aux populations franciliennes. Dans le Midi de la France, la situation est plus complexe avec une mosaïque de cytotypes souvent aneuploïdes, et l'apparition de races polyploïdes polyphylétiques à  $2n=44$  (hypotétraploïdes).

CUSMA VELARI T. & al., *Studia Geobotanica* **22** : 55-64, 2003.

*G. sagittalis* – Espèce basée sur  $x'=22-24$ , diploïde ( $2n=44-48$ ), ou rarement tétraploïde ( $2n=88$ ) : sur la base du genre *Genista* que nous avons choisie ( $x=11-12$ ), ces genêts sont donc tétraploïdes ou parfois octoploïdes. Le cytotype originel à  $2n=48$  couvre une aire méridionale, du S de la Bulgarie à la Sierra Nevada. Le reste de l'aire est colonisé par le cytotype aneuploïde à  $2n=44$  ; il correspond aux populations franciliennes. Les populations tétraploïdes semblent toutes appartenir à des sous-espèces montagnardes éloignées de la région.

*G. tinctoria* – Espèce basée sur  $x'=24$ , présentant deux cytotypes :  $2x'$  et  $4x'$  ( $2n=48$  et 96). Les populations tétraploïdes ont été trouvées surtout en Europe centrale (Autriche, Hongrie... en particulier chez « *G. hungarica* A. Kerner » de faible valeur) ; elles ne montrent pas de différenciation écologique, et sont disséminées dans l'aire des diploïdes : donc sans doute autotétraploïdes et pluriphylétiques.

MURIN A. & NEISCHLOVA E., *Biologia (Bratislava)* **28**(7) : 493-497, 1973.

#### *Laburnum anagyroides*

Espèce basée sur  $x'=24$ , diploïde ( $2n=48$ ). Les mentions à  $2n=50$  prennent en compte 2 chromosomes B !

CUSMA-VELARI T. & FEOLI-CHIAPELLA L., *Bot. J. Linnean Soc.* **160** : 232-248, 2009.

#### *Ulex*

Nombre de base  $x=16$ . Les ajoncs appartiennent à un groupe évolué de genêts et devraient être inclus dans ce genre. Le nombre rare  $x=16$  résulte soit d'une dysploïdie ascendante à partir de  $x=12$ , soit d'un doublement à partir de  $x=8$  ; on retrouve ce nombre chez *Genista triacanthos* Brot., genêt ibéro-marocain.

AINOUCHE A. & al., in KLITGAARD B.B. & BRUNEAU A., *Advances in Legume Systematics* **10** : 239-252, 2003 | CUBAS P., *Anales Jard. Bot. Madrid* **43**(2) : 217-233, 1987 | FERNANDEZ PRIETO J.A. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **112** : 43-49, 1993 | MISSET M.T., *Taxon* **39**(4) : 630-635, 1990.

*U. europaeus* – Espèce présentant deux cytotypes :  $4x$  et  $6x$ . Les populations tétraploïdes se localisent à la péninsule ibérique (subsp. *latebracteatus* (Mariz) Rothm.) ; nous n'avons en France que des populations hexaploïdes ( $2n=96$ ), correspondant au type de l'espèce.

CUBAS P. & PARDO C., *Botanical J. Linnean Soc.* **125**(3) : 229-243, 1997.

*U. minor* – Espèce dont on a signalé deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$ . Les populations tétraploïdes ont dans un premier temps été attribuées à *U. minor* subsp. *breoganii* Castroviejo & Valdes-Bermejo ; par la suite cette sous-espèce a été rapprochée de *U. galii*. Si bien que *U. minor* s.s. ne comprend en fait que des populations diploïdes ( $2n=32$ ).

ALVAREZ MARTINEZ M.J. & al., *Candollea* **43**(2) : 483-497, 1988.

#### Tribu des **Trifoliées**.

Nombre de base ancestral sans doute  $x=8$ .

#### *Medicago*

Nombre de base  $x=8(-7)$ , avec une série  $2x-4x-6x$ .

AGARWAL K. & GUPTA P.K., *Cytologia* **48** : 781-793, 1983 | HEYN C., *Caryologia* **9**(1) : 160-165, 1956 | LESINS K.A. & LESINS I., *Genus Medicago (Leguminosae)*. Ed. W. Junk : 228 p., 1979 | MARIANI A. & al., *Canadian J. Bot.* **74** : 299-307, 1996 | QUIROS C.F. & BAUCHAN G.R., in HANSON A.A. & al., *Alfalfa and alfalfa improvement* Chap. 3 : 93-124, 1988 | STEELE K.P. & al., *American J. Bot.* **97**(7) : 1142-1155, 2010.

Le nombre de base ancestral de ce genre est certainement  $x=8$ , nombre partagé par 80% des espèces, en particulier les espèces archaïques. Contrairement aux trèfles, la plupart des espèces basales sont annuelles, et le groupe principal d'espèces vivaces (comprenant *M. sativa*) serait dérivé du type biologique thérophyte : situation évolutive inhabituelle. On observe, dans certains groupes d'annuelles, une dysploïdie descendante à  $x=7$ . La séparation entre 7 et 8 n'est pas toujours tranchée ; l'instabilité peut apparaître au niveau infraspécifique.

Avec  $x=8$ .

La plupart des espèces sont diploïdes ( $2n=16$ ) : *M. arabica*, *M. lupulina*, *M. minima*, *M. monspeliaca*, *M. orbicularis*. De rares comptages tétraploïdes ont été signalés chez *M. lupulina* ; ils sont ponctuels et doivent donc être considérés comme accidentels ; ils peuvent très bien correspondre à des cellules situées dans une zone d'initiation de nodosité, où l'endopolyploïdie est fréquente.

SCHLARBAUM S.E. & al., *Plant Systematics Evol.* **166**(1-2) : 69-78, 1989.

Les tétraploïdes ( $2n=32$ ) ne s'observent que chez la seule espèce vivace présente dans la région : *M. sativa*. Les deux niveaux  $2x$  et  $4x$  existent chez les deux sous-espèces. En milieu naturel, les deux sous-espèces correspondent à deux zones climatiques : la subsp. *sativa* représente une adaptation à des milieux très arides. Alors que la subsp. *falcata* a une large répartition continentale (centrée sur la Russie), la sous-espèce *sativa* xérophile couvre une zone centrée sur la Caspienne, entre Anatolie et Afghanistan. La formation de tétraploïdes s'est produite naturellement dans les populations diploïdes. L'utilisation de ces luzernes date d'environ 2000 ans avant J.C. ; les hommes ont remarqué la robustesse des populations tétraploïdes qui dominent sur les diploïdes. Ainsi, ce sont surtout les plantes tétraploïdes qui ont été dispersées comme plantes fourragères ; il n'y a vraisemblablement que des tétraploïdes en France (diploïdes de la subsp. *falcata* présents jusqu'en Europe centrale, à rechercher dans le Sud-Est de la France). En Île-de-France, la subsp. *falcata* disparaît au détriment de la subsp. *sativa* ; on ne trouve que de rares pieds isolés, toujours cernés par des individus intermédiaires d'origine hybride. Cette interfertilité totale rend absurde le traitement en

deux espèces. Il prouve aussi le niveau tétraploïde des populations régionales, car les hybrides triploïdes sont rares et peu fertiles. Le croisement entre diploïdes et tétraploïdes semble cependant s'opérer naturellement par des gamètes non réduits. Ces résultats montrent que la barrière génétique est bien plus forte entre deux niveaux de ploïdie, qu'entre les deux sous-espèces ! Des individus hexaploïdes ont été trouvés dans les populations tétraploïdes de la subsp. *sativa* : sans doute formés accidentellement par l'intervention de gamètes non réduits. Pour des besoins expérimentaux, des individus 8x (et leurs hybrides 6x) ont été créés par utilisation de colchicine.

HAVANANDA T. & al., *American J. Bot.* **98**(10) : 1633-1646, 2011 | LEDINGHAM G.F., *Genetics* **25** : 1-15, 1940 | MARIANI A., *Caryologia* **28**(3) : 359-373, 1975 | SMALL E., *Canad. J. Bot.* **62** : 749-752, 1984.

Avec  $x=7(-8 ?)$ .

Les deux espèces locales sont diploïdes ( $2n=14$ ) : *M. polymorpha* et *M. rigidula*. Cette dysploïdie est due à une soudure de deux chromosomes ; on trouve alors une paire de chromosomes particulièrement grands. Divers comptages à  $2n=16$  existent dans la littérature ; ils semblent accidentels pour *M. rigidula* (? erreurs de détermination ; ? ou comptage de deux satellites), mais par contre plus fréquents pour *M. polymorpha*. Ces comptages restent douteux et méritent une confirmation, en vérifiant bien la séparation entre le type de *M. polymorpha*, plus méditerranéen, et la subsp. *polycarpa*.

GILLIES C.B., *Genetica* **42** : 278-298, 1971.

### *Melilotus*

Nombre de base  $x=8$ .

BHATTACHARYYA N.K., *Caryologia* **11**(2) : 165-180, 1958 | KITA F., *Japanese J. Bot.* **19**(2) : 149-174, 1966.

Les trois espèces régionales (*M. albus*, *M. altissimus*, *M. officinalis*) sont diploïdes ( $2n=16$ ). Des nombres tétraploïdes (avec des triploïdes intermédiaires) ont été signalés chez ces espèces ; ils correspondent soit à des cellules endopolyploïdes (en particulier zones de formation des nodosités), soit à des polyploïdes expérimentaux créés par action de la colchicine. Ce genre *Melilotus* correspond génétiquement à des trigonelles dont le fruit tend vers un akène ; il rend le genre *Trigonella* paraphylétique dans les analyses de phylogénie moléculaire ; aussi, certains auteurs proposent de l'inclure dans le genre *Trigonella* !

### *Ononis*

Nombre de base  $x'=15$ . Certains auteurs considèrent que la présence de chromosomes à fortes constrictions explique les erreurs de comptage ; tous les comptages à  $2n=32-64$  devraient alors être corrigés en  $2n=30-60$  : à confirmer. Cependant, les genres voisins étant basés sur  $x=8$ , on peut penser que

les bugranes ont un nombre aneuploïde dérivé du nombre paléotétraploïde  $2n=32$ . Rien n'empêche donc qu'une variabilité existe chez certaines espèces : à vérifier chez *O. natrix* et *O. spinosa*.

SANUDO A. & al., *Webbia* **34**(1) : 535-542, 1979.

*O. natrix* – Espèce en général diploïde ( $2n=30$ ). Comme pour *O. spinosa*, certains auteurs signalent des populations à  $2n=32(-64)$ , apparemment sans lien avec la variabilité infraspécifique. Cependant, pour cette espèce, les comptages à  $2n=32$  dominent ! Seul BALTISBERGER, en commentant une sous-espèce non francilienne, attribue ce nombre à la mauvaise interprétation de deux chromosomes à fortes constrictions ; les méthodes de préparation des coupes pourraient également provoquer leur disjonction ? Le nombre originel  $2n=32$  ne peut cependant être exclu : à vérifier avec beaucoup de précautions ! Les comptages tétraploïdes (Andalousie...) méritent une confirmation.

BALTISBERGER M. & WIDMER A., *Botanica Helvetica* **116**(1) : 9-30 (p. 22), 2006.

*O. pusilla* – Espèce en général diploïde ( $2n=30$ ). De rares comptages tétraploïdes à confirmer : à considérer pour l'instant comme accidentels !

*O. spinosa* – Espèce présentant des cytotypes  $2x'-(3x')-4x'$  ( $2n=30$  ou  $60$ ). Pour MORISSET, la répartition des cytotypes correspond à la séparation des deux sous-espèces : le type est diploïde ( $2n=30$ ), et la subsp. *maritima* tétraploïde ( $2n=60$ ). Cet état de fait s'observe au Royaume-Uni (confirmé par KLODA & al.) et en Suède ; à vérifier en France sur un échantillonnage plus large. La situation semble plus confuse en Europe centrale où d'autres sous-espèces continentales sont signalées. De même, les auteurs espagnols indiquent une situation pratiquement inversée : la variabilité infraspécifique mérite donc de nouvelles recherches, avec une redéfinition des différents taxons.

KLODA J.M. & al., *Heredity* **100** : 253-260, 2008 | MORISSET P., *Watsonia* **12** : 145-153, 1978 | MORTON J.K., *Watsonia* **3** : 307-316, 1956.

### *Trifolium*

Nombre de base  $x=8$ . Le nombre de base ancestral de ce genre est certainement  $x=8$ , nombre partagé par 80% des espèces, en particulier les espèces vivaces archaïques. On observe dans certains groupes, surtout chez les espèces annuelles, une dysploïdie descendante :  $x=7-6-5$ .

ANGULO M.D. & al., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **53**(2) : 877-885, 1981 | BADR A., *Taxon* **44** : 183-191, 1995 | BRITTON E.J., *Cytologia* **28** : 428-449, 1963 | ELLISON N.W. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **39** : 688-705, 2006 | MUNOZ RODRIGUEZ A.F., *Acta Bot. Malacitana* **18** : 89-118, 1993 | MUNOZ RODRIGUEZ A.F., *Studia bot.* **14** : 103-128, 1995 | NIELSEN I., *Botanisk Tidsskrift* **70**(2-3) : 180-183, 1975 | PETROVA A.V. & KOZUHAROV S.I., *Fitologija* **19** : 3-23 et **20** : 20-41, 1982 | SALIMPOUR F. & al., *Chromosome Bot.* **3** : 53-63, 2008. (résultats litigieux !) | VIZINTIN L. & al., *Plant Science* **170** : 859-866, 2006 | ZOHARY M. & HELLER D., *The genus Trifolium*. Ed. Israel Academy Sci. Humanities : 606 p., 1984.

Avec  $x=8$ .

La plupart des espèces sont diploïdes ( $2n=16$ ) : *T. fragiferum*, *T. glomeratum*, *T. hybridum*, *T. micranthum* (à confirmer : voir les remarques en fin de genre), *T. montanum*, *T. nigrescens*, *T. ochroleucum*, *T. ornithopodioides*, *T. patens*, *T. rubens*, *T. strictum*, *T. subterraneum*, *T. suffocatum*. Des comptages tétraploïdes ont été signalés chez plusieurs de ces espèces. Ils résultent pour certains de la prise en compte de cellules tétraploïdes dans les apex racinaires ou dans les nodosités (endopolyploïdie) : nous mettrons dans ce lot les comptages sur quatre de ces espèces récoltées en Iran (cités dans une publication pourtant récente, mais cumulant divers comptages douteux jamais confirmés : SALIMPOUR F. & al., 2008). D'autre part, certains comptages correspondent à des cultivars artificiels, ou à de simples créations expérimentales : *T. hybridum*, *T. nigrescens*.

ANGULO M.D. & al., *Israel J. Bot.* **17** : 155-162, 1968 | ANGULO M.D. & SANCHEZ DE RIVERA A.M., *Cytologia* **48** : 305-312, 1983 | BREWBAKER J.L., *Hereditas* **44** : 547-553, 1958 | BREWBAKER J.L. & KEIM W.F., *The American Naturalist* **87**(836) : 323-326, 1953 | FALISTOCCO E. & al., *Caryologia* **40**(1-2) : 123-130, 1987 | ISSOLAH R. & ABDELGUERFI A., *Caryologia* **52**(3-4) : 151-154, 1999 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8**(1) : 21-63 (p. 46-47), 1970.

*T. repens* fait exception en étant toujours tétraploïde ( $2n=32$ ) ; des cultivars  $6x$  ou  $8x$  existent, mais issus de l'amélioration génétique (autopolyploïdes issus des  $4x$ ). Les comptages diploïdes correspondent à la sous-espèce *occidentale* (Coombe) M. Lainz, interfertile, qui pourrait représenter un des parents : il s'agit d'un taxon atlantique localisé aux pelouses aérohalines. L'origine de la subsp. *repens* allotétraploïde fait encore couler beaucoup d'encre. D'autres taxons ont un génome très proche et peuvent constituer de bons candidats : *T. nigrescens* diploïde et *T. uniflorum* L. tétraploïde. Cependant aucun auteur n'a vraiment prouvé leur parenté directe. Des études récentes phylogénétiques proposent une autre solution : l'intervention de *T. pallescens* Schreber, espèce maintenant réfugiée à l'étage alpin, sur rocaillies siliceuses. *T. repens* pourrait ainsi associer le génome de la subsp. *occidentale* à celui de *T. pallescens*.

ANSARI H.A. & al., *Annals Bot.* **83** : 199-206, 1999 | BADR A. & al., *Theor. Appl. Genet.* **106** : 143-148, 2002 | COOMBE D.E. & MORISSET P., *Watsonia* **6**(5) : 271-275, 1967 | MARSHALL A.H. & al., *Heredity* **74** : 136-145, 1995 | WILLIAMS W.M. & al., *BMC Plant Biology* **12**(55) : 2-10, 2012.

*T. medium* – Seule espèce formée d'une série polyploïde :  $6x$  à  $16x$ , avec divers comptages aneuploïdes. Les seules valences communes en Europe occidentale sont  $8x$ -( $9x$ )- $10x$ , avec domination du cytotype décarioïde ( $2n=80$ ). L'espèce peut s'hybrider avec *T. pratense* (phénomène très rare chez les trèfles), en donnant un hybride à 54 chromosomes (avec un cultivar tétraploïde de *T. pratense*). Cette proximité suggère que *T. pratense* ait pu participer à la formation de *T.*

*medium*. Sur son aire européenne, *T. medium* présente surtout les cytotypes  $6x$ - $8x$ - $10x$  ( $2n=48$ - $64$ - $80$ ), et parallèlement une forte variabilité morphologique formalisée par certains en diverses sous-espèces (plus sagement traitées en variétés par ZOHARY & HELLER, 1984). Malheureusement, la corrélation entre la valence et l'appartenance à une sous-espèce n'a jamais été prouvée. Pourtant, il semble que dans le sud-est de l'Europe (Bulgarie à Grèce), le type de cette espèce soit remplacé par la subsp. *sarosiense* (Hazsl.) Simonkai qui correspond à la valence  $6x$  (Carpathes), ou bien par la subsp. *balcanicum* Velen. qui correspond à la valence  $8x$  (Balkans). Or, les comptages  $6x$  ou  $8x$  proviennent essentiellement de cette zone ! Il s'agit sans doute du centre d'origine de l'espèce, à partir duquel le cytotype décarioïde ( $2n=80$ , et individus aneuploïdes) a pu migrer : il serait le seul en France ?

ABBERTON M.T., *Plant Breeding* **126** : 337-342, 2007.

Avec  $x=7$ .

La plupart des espèces sont diploïdes ( $2n=14$ ) : *T. arvense*, *T. aureum*, *T. campestre*, *T. pratense*, *T. striatum*. Les comptages polyploïdes signalés chez *T. pratense* correspondent à des créations expérimentales : de nombreux cultivars tétraploïdes ( $2n=28$ ), voire octoploïdes, sont semés comme fourrage (à partir des années 50), et peuvent localement s'échapper en bords de champs. Les autres comptages divergents sont strictement accidentels (*T. arvense*  $4x$ ).

BÖCHER W. & al., *Biologiske Skrifter* **8**(3) : 1-31 (3-13), 1955 | ELLERSTRÖM S. & SJÖDIN J., *Hereditas* **55**(2-3) : 166-182, 1966.

Avec  $x=5$ (-6).

*T. scabrum* – Espèce diploïde ( $2n=10$ ). Curieusement, un autre cytotype à  $2n=12$  a été signalé en Algérie, et correspondrait à un écotype de milieux plus arides : à confirmer.

ANGULO M.D. & al., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **44** : 13-26, 1970 | ISSOLAH R. & ABDELGUERFI A., *Caryologia* **52**(3-4) : 151-154, 1999 | PRITCHARD A.J., *Caryologia* **20**(4) : 323-331, 1967.

Restent quelques taxons dont la caryologie est incertaine ou originale : en particulier le cas complexe de la section *Chronosemium*.

TAYLOR N.L. & al., *Cytologia* **48** : 671-677, 1983.

Cette section regroupe l'ensemble des espèces à fleurs jaunes (sans doute divers comptages erronés à cause des difficultés de détermination). Les espèces se répartissent entre les deux nombres de base : série à  $x=8$  et dysploïdie à  $x=7$ . Ainsi, après élimination de comptages douteux, on peut estimer que deux espèces diploïdes très proches se sépareraient par leur nombre de base : *T. patens* avec  $x=8$  et *T. campestre* avec  $x=7$ . *T. aureum* a été affublé de divers cytotypes difficiles à relier entre eux :  $2n=14$ - $16$ - $20$ - $40$ . L'espèce aurait  $2n=14$  d'après ELLISON & al. (2006) et les comptages répétés et crédibles de NIELSEN (1975) ;  $2n=16$  reste douteux (VIZINTIN & al., 2006 : possible erreur typographique ?) pourtant confirmé

par TAYLOR & al. 1983 ; les comptages  $2n=20-40$  appartiennent sans doute à un autre taxon ? Par prudence nous n'acceptons que les comptages diploïdes basés sur  $x=7$ .

TABUR S. & al., *J. Applied Biol. Sci.* **3**(1) : 49-53, 2009.

*T. dubium* présente aussi une variabilité à vérifier : en général  $2n=28-30-32$ , donc tétraploïde (comptages diploïdes douteux : détermination à confirmer). ELLISON & al. (2006) retiennent  $2n=30$  ; ce nombre 30 s'expliquerait par une origine allotétraploïde, avec association d'un taxon à  $2n=14$  (sans doute *T. campestre*), à un taxon à  $2n=16$  restant à déterminer (peut-être *T. micranthum*). Il serait urgent de vérifier le nombre de chromosomes du taxon intermédiaire entre *dubium* et *micranthum* que nous avons appelé *dubium* var. *microphyllum* (Seringe) P.D. Sell ! L'intervention de deux parents à nombres de base différents pourrait expliquer éventuellement l'oscillation des comptages entre 28 et 32. *T. micranthum* est signalé à 14 ou 16 chromosomes, mais la détermination étant très délicate, il y a de fortes chances pour que ces nombres correspondent à des taxons différents ! Les comptages tétraploïdes correspondent sans doute à *T. dubium*. Les rares comptages récents penchent plutôt vers  $2n=16$ .

#### Tribu des **Viciées**.

Nombre de base : 5-6-7(-8), sans doute dérivé, par dysploïdie descendante, de  $x=8$ , ancestral pour la tribu, mais dès le départ remplacé par  $x=7$ .

D'AMATO G. & al., *Annali Bot.* **37**(2) : 189-199, 1978 | KUPICHA F.K., *Bot. J. Linnean Soc.* **74** : 131-162, 1977.

#### **Lathyrus**

Nombre de base  $x=7$ .

BADR S. & al., *Cytologia* **74**(1) : 101-111, 2009 | BÄSSLER M., *Feddes Repertorium* **84**(5-6) : 329-447, 1973 | NARAYAN R.K.J., *Evolution* **36**(5) : 877-891, 1982 | SCHAEFER H. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **12**(250) : 19 p., 2012.

La plupart des espèces sont diploïdes ( $2n=14$ ) : *L. angulatus*, *L. aphaca*, *L. hirsutus*, *L. latifolius*, *L. linifolius*, *L. niger*, *L. nissolia*, *L. sphaericus*, *L. sylvestris*, *L. tuberosus*.

*L. palustris* – Toujours basée sur  $x=7$ , cette espèce présente deux cytotypes :  $2x$  et auto- $6x$  ( $2n=14$  et  $42$ ). Seul le cytotype hexaploïde s'observe en France : il correspond à la sous-espèce type (subsp. *palustris*).

GUTIERREZ J.F. & al., *Heredity* **73** : 29-40, 1994 | KHAWAJA H.I.T. & al., *Genome* **38** : 827-831, 1995 | SYBENGA J., *Heredity* **75** : 343-350, 1995.

*L. pratensis* – Espèce aussi basée sur  $x=7$ , mais présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=14$  et  $28$  ; comptages accidentels  $3x$  ou  $6x$ ). Les deux cytotypes ont une répartition distincte ; en France, le cytotype diploïde reste confiné au N et à l'E (plante sub-continentale), les tétraploïdes formant une large bande subatlantique (plante sub-méditerranéo-atlantique). On ne peut donc rencontrer en Île-de-France que des populations tétraploïdes (auto-tétraploïdes).

BRUNSBURG K., *Opera Botanica* **42** : 1-78, 1977 | CARTIER D. & BLAISE S., *Saussurea* **12** : 143-155, 1981 | GUTIERREZ J.F. & al., *Heredity* **73** : 29-40, 1994 | LARSEN K., *Bot. Tidsskrift* **53**(3) : 291-294, 1957 | SIMOLA L.K., *Annales Acad. Scientiarum Fennicae, Ser. A IV Biol.*, **78** : 1-19, 1964.

#### **Vicia**

Nombre de base ancestral  $x=7$ , avec des phénomènes de dysploïdie descendante ( $x=6$  puis rarement 5). Le phénomène d'endopolyploïdie est fréquent chez les Légumineuses : il explique parfois le signalement de nombres tétraploïdes chez des espèces en fait diploïdes (*Lathyrus latifolius*, *Vicia hirsuta*, *Vicia tetrasperma*, *V. villosa*...). Il s'observe en particulier au niveau des nodosités.

CAPUTO P. & al., *Protoplasma* **228** : 167-177, 2006 | CAPUTO P. & al., *Plant Biosystems* **147**(4) : 1242-1252, 2013 | CHOOI W.Y., *Genetics* **68** : 195-211, 1971 | HANELT P. & METTIN D., *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20** : 199-223, 1989 | INCEER H. & HAYIRLIOGLU AYAZ S., *Turk. J. Bot.* **29** : 311-316, 2005 | KUTA E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **22**(1) : 81-99, 1980 | RAINA S.N. & REES H., *Heredity* **51**(1) : 335-346, 1983 | RUFFINI CASTIGLIONE M. & al., *Protoplasma* **248** : 707-716, 2011 | SCHAEFER H. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **12**(250) : 19 p., 2012 | YAMAMOTO K., *Japanese J. Genetics* **48**(5) : 315-327, 1973.

Une majorité d'espèces sont basées sur  $x=7$  et sont diploïdes ( $2n=14$ ) : *V. hirsuta*, *V. lutea*, *V. sepium*, *V. tetrasperma*, *V. villosa*. Chez cette dernière espèce, des cultivars tétraploïdes ont été créés (en général induction par la colchicine) afin d'augmenter la productivité fourragère ; le signalement de plantes tétraploïdes spontanées correspond sans doute à de l'endopolyploïdie.

TERZIUSKI D. & DIMITROV B., *Caryologia* **36**(4) : 345-354, 1983 | TULAY E. & UNAL M., *Caryologia* **63**(3) : 292-303, 2010.

La création de cultivars tétraploïdes plus productifs a aussi été menée chez d'autres espèces de vesces cultivées comme *V. sativa* ou *V. pannonica* ci-après.

*V. cracca* – Espèce complexe basée sur  $x=7$ , avec dysploïdie à  $x=6$  ; deux niveaux de ploïdie existent sur ces deux bases :  $2x$  et  $4x$ . Des individus triploïdes apparaissent aux contacts entre les deux valences ; ils sont peut-être responsables, par rétro-croisements, de l'apparition ponctuelle d'individus aneuploïdes. Les populations franciliennes de la subsp. *cracca* (basée sur  $x=7$ ) sont sans doute autotétraploïdes ( $2n=28$ ). La répartition des diploïdes reste méconnue en France (notées à Aubusson...) ; ces populations relictuelles se maintiennent dans des milieux primaires (ourlets), dominées en Europe de l'Ouest par les populations tétraploïdes qui ont migré dans les milieux secondaires et dans toutes les régions autrefois occupées par les glaciers. On pourrait cependant les rechercher dans la région, en bordures de pelouses thermophiles. Par contre la subsp. *tenuifolia* est un taxon basé sur  $x=6$ , sans doute allotétraploïde ( $2n=24$ ). La base  $x=6$  est partagée par deux taxons diploïdes du Midi : *V. cracca* subsp. *gerardii* Gaudin (= ?*V. incana* Gouan), plante généralement calcifuge, et subsp. *dalmatica* (A. Kerner) Asch. & Graebner (=

*V. dalmatica* A. Kerner), plante d'Europe centrale naturalisée en France ; ces deux taxons représentent de bons candidats pour la parenté de la subsp. *tenuifolia*, morphologiquement intermédiaire.

CHRTKOVA-ZERTOVA A., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, **8**(1) : 87-93, 1973 | CINCURA F., *Acta Facultatis Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.*, **27** : 137-149, 1979 | ROTI-MICHELOZZI G., *Webbia* **38** : 815-827, 1984 | ROUSI A., *Hereditas* **47**(1) : 81-110, 1961 | ROUSI A., *Annales Bot. Fennici* **10**(2) : 89-96, 1973 | VERLAQUE R. & al., *Revue Biol.-Ecol. Médit.* **10**(4) : 297-300 (tab. p. 309-311), 1983.

*V. lathyroides* – Espèce basée sur  $x=6$ , diploïde ( $2n=12$ ). Des populations basées sur  $x=5$  ( $2n=10$ ) ont été signalées de façon sporadique : très douteux, et même sans doute erroné.

*V. pannonica* – Espèce basée sur  $x=6$ , diploïde ( $2n=12$ ).

*V. sativa* – Espèce complexe basée sur  $x=(7-6)-5$ , toujours diploïde. Le nombre  $2n=14$  se trouve chez *V. amphicarpa* Dorth., taxon que l'on peut concevoir comme ancestral dans ce groupe : il affectionne des milieux primaires rocaillieux et calcaires de la région méditerranéenne. Le nombre dysploïde  $2n=10$  correspond à la subsp. *cordata*, elle aussi exclusivement méditerranéenne. Les taxons franciliens appartiennent donc tous au noyau principal basé sur  $x=6$  ( $2n=12$ ). On y trouve un taxon indigène, la subsp. *nigra*, un taxon sans doute archéophyte très répandu, la subsp. *segetalis*, et un taxon introduit comme plante fourragère, la subsp. *sativa* (subsp. *macrocarpa* à rechercher, car parfois cultivée). Des documents pourtant récents (RAINA, 2001 par exemple, pour citer une revue de « haut niveau ») signalent d'autres comptages : mais nous sommes dans ce cas très circonspect sur la validité des déterminations !

HANELT P. & METTIN D., *Kulturpflanze (Genetic Resources Crop Evol.)* **14** : 137-161, 1966 | HOLLINGS E. & STACE C.A., *New Phytol.* **73**(1) : 195-208, 1974 | LADIZINSKY G., *Caryologia* **31**(2) : 233-241, 1978 | METTIN D. & HANELT P., *Kulturpflanze (Genetic Resources Crop Evol.)* **12** : 163-225, 1964 | RAINA S.N. & al., *Theoretical Applied Genet.* **103** : 839-845 | ZOHARY D. & PLITMANN U., *Plant Syst. Evol.* **131** : 143-156, 1979.

Autres « tribus » moins représentées dans la région (une quinzaine d'espèces au total), et moins bien caractérisées ; les genres sont traités par ordre alphabétique.

### *Anthyllis*

Nombre de base  $x=(8-7)-6$ . La plupart des espèces de ce genre sont basées sur  $x=7$ . Le nombre  $x=6$  de *A. vulneraria* est sans doute dérivé par dysploïdie. Le seul exemple à  $x=8$  concerne *A. circinata* (L.) D.D. Sokoloff ; cette espèce assez proche de la souche est trop isolée pour décider si son nombre original correspond à l'ancêtre du genre ou en est dérivé. Cependant, la plupart des genres voisins possèdent

aussi  $x=7$  qui représente sans doute le nombre de base de la tribu des Lotées.

FERNANDEZ PIQUERAS J. & SANUDO A., *Anales Jard. Bot. Madrid* **36** : 321-337, 1980.

*A. vulneraria* – Espèce diploïde basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ) : nombre valable pour toutes les sous-espèces.

### *Astragalus*

Nombre de base  $x=8$ . Les deux espèces régionales (*A. glycyphyllos* et *A. monspessulanus*) sont diploïdes ( $2n=16$ ).

BIJOK K. & al., *Acta Societatis Bot. Poloniae* **41**(4) : 463-480, 1972 | LEDINGHAM G.F., *Canadian J. Genetics Cytol.* **2**(2) : 119-129, 1960.

### *Colutea arborescens*

Espèce diploïde basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

### *Coronilla*

Nombre de base  $x=6$  (rare dysploïdie à  $x=5$ ). Ce nombre de base a dérivé par dysploïdie descendante de  $x=7$ , nombre originel de l'ensemble de la tribu des Lotées.

LASSEN P., *Willdenowia* **19** : 49-62, 1989 | MOTZKUS B., *Feddes Repertorium* **84**(9-10) : 741-746, 1974 | SCHMIDT B., *Feddes Repertorium* **90**(5-6) : 257-361, 1979.

*C. minima* – Espèce présentant trois cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=12-24-36$ ). Les cytotypes  $2x$  et  $4x$  semblent indiscernables morphologiquement : les polyploïdes sont sans doute autotétraploïdes. Par contre, les populations hexaploïdes ont un port plus robuste, et des tiges ligneuses plus développées ; on ne les trouve qu'en région méditerranéenne. Il ne s'agit peut-être que d'un écotype très xérophile (à traiter alors en variété). Mais une origine allohexaploïde a été suggérée, à partir d'une espèce plus ligneuse à déterminer, justifiant alors un niveau de sous-espèce. Compte tenu de la répartition réduite des populations diploïdes, confinées à des zones montagneuses méridionales (surtout Espagne, débordant en France dans les Pyrénées orientales), seules les populations tétraploïdes ( $2n=24$ ) doivent exister en Île-de-France.

KÜPFER P., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. Nat.* **92** : 31-48, 1969 | KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 257-258, 1974.

*C. varia* – Espèce tétraploïde ( $2n=24$ ). Un seul comptage octoploïde a été publié dans le Caucase : douteux par son unicité et donc à vérifier. Cette espèce a par ailleurs été très étudiée comme plante fourragère, et ces essais expérimentaux ont pu tester des cellules polyploïdes.

### *Galega officinalis*

Espèce basée sur  $x=8$ , diploïde ( $2n=16$ ).

### *Hippocrepis comosa*

Espèce basée sur  $x=7$ , présentant trois niveaux de ploïdie :  $2x-4x-6x$  ( $2n=14-28-42$ ).

FEARN G.M., *New Phytol.* **71**(6) : 1221-1225, 1972 | GUERN M., *Bulletin Soc. Bot. France* **124**(1-2) : 69-83, 1977.

Parmi ces cytotypes, les populations hexaploïdes n'ont pour l'instant été signalées que dans les Pyrénées centrales. Logiquement, les populations tétraploïdes dominent sur les diploïdes ; ces dernières restent confinées à des milieux primaires très disséminés, et sont souvent cernées par des tétraploïdes. En France, elles se réfugient surtout en montagne (Alpes, Massif Central, Pyrénées...) ; à rechercher aussi sur les falaises maritimes. L'Île-de-France a sans doute permis une généralisation des tétraploïdes ( $2n=28$ ).

### *Lotus*

Nombre de base  $x=7$  ancestral, avec dysploïdie à  $x=6$ .

ARAMBARRI A.M., *Canad. J. Bot.* **78** : 351-360, 2000 | FERNANDES A., *Boletim Soc. Brot., Sér. 2*, **55** : 29-86, 1981 | GRANT W.F. & SMALL E., *Canad. J. Bot.* **74**(7) : 975-989, 1996 | KRAMINA T.E. & al., *Taxon* **65**(5) : 997-1018, 2016 | TANAKA H. & al., *Cytologia* **81**(1) : 95-102, 2016.

Avec  $x=7$ .

Les deux espèces régionales (une seule indigène) sont diploïdes ( $2n=14$ ) : *L. herbaceus* et *L. maritimus*.

Avec  $x=6$ .

Ce nombre correspond, dans la région, au complexe de *L. corniculatus*. Deux taxons sont diploïdes ( $2n=12$ ) : *L. corniculatus* subsp. *tenuis* et *L. pedunculatus*. Les comptages tétraploïdes relatifs à ces deux taxons sont douteux ; ils peuvent correspondre à des gamètes non réduits indiqués comme fréquents. Inversement, *L. corniculatus* subsp. *corniculatus* devrait toujours être tétraploïde ( $2n=24$ ). De nombreux travaux ont porté sur l'origine allotétraploïde de cette plante fourragère. Il s'agit sans doute d'une situation intermédiaire avec l'autopolyploïdie : association de deux génomes différents mais très proches. Certains auteurs suggèrent une origine polyphylétique qui expliquerait la variabilité du Lotier corniculé. En associant différents caractères sélectifs comme l'autocompatibilité, la production de cyanides ou de tannins... et leur transmission par hybridation (via la création de tétraploïdes expérimentaux chez les taxons diploïdes), une hypothèse vraisemblable serait la pollinisation d'une sous-espèce diploïde (*alpinus/tenuis*) par *L. pedunculatus*. Cependant, la parenté de *L. pedunculatus* est remise en cause par les isoenzymes (certains allèles auraient pu disparaître par rétrocroisements des populations originelles), ou par la morphologie du pollen. En dehors de *L. pedunculatus* et de la subsp. *tenuis*, d'autres lotiers ont pu participer à la formation du Lotier corniculé : en particulier la subsp. *alpinus* (DC.) Rothm., avec laquelle se forme une série continue d'intermédiaires. D'abord conçu par les taxonomistes comme un taxon diploïde, le Lotier des Alpes ne peut en réalité se

différencier des populations tétraploïdes ou hexaploïdes naines de l'étage alpin ; on peut donc lui accorder trois niveaux de ploïdie (attention : la sous-espèce *corniculatus* peut atteindre l'étage alpin). Dans les Alpes françaises, les diploïdes dominants à l'étage alpin, laissent place à des autotétraploïdes à l'étage subalpin qui doivent être inclus dans la subsp. *alpinus*. Ces « *alpinus* » tétraploïdes peuvent s'hybrider avec la subsp. *corniculatus* toujours tétraploïde. L'inclusion de la subsp. *tenuis* s'explique par les difficultés de détermination et l'existence d'individus ambigus. Malgré la différence de valence, l'hybridation est possible, en particulier par intervention de gamètes non réduits (jusqu'à plus de 5% par fortes températures) : les hybrides ainsi formés sont alors tétraploïdes et fertiles, indiscernables de la subsp. *corniculatus*. Le même phénomène s'observe dans la partie orientale de l'aire avec un taxon diploïde très proche de *tenuis* et autre candidat à la parenté de *corniculatus* : « *L. stepposus* Kramina ».

BEURET E., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **100** : 107-112, 1977 | BEUSELINCK P.R. & al., *Crop Science* **43** : 1741-1746, 2003 | FERNANDES A., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **55** : 29-86, 1981 | FJELLSTROM R.G. & al., *Theor. Appl. Genet.* **102** : 718-725, 2001 | GAUTHIER P. & al., *Heredity* **80** : 683-693, 1998 | LARSEN K., *Botanisk Tidsskrift* **51** : 205-211, 1954 et **52** : 8-17, 1955 | LARSEN K. & ZERTOVA A., *Botanisk Tidsskrift* **59**(3) : 177-194, 1963 | NEGRI V. & VERONESI F., *Theoretical Applied Genet.* **78**(3) : 400-404, 1989 | PRZYWARA L. & SCHMAGER J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **10** : 113-126, 1967 | RAELSON J.V. & GRANT W.F., *Theoretical Applied Genet.* **76**(2) : 267-276, 1988 | REYNAUD J. & al., *Canadian J. Bot.* **69**(10) : 2286-2290, 1991 | ROS M.D. & JONES W.T., *Theoretical Applied Genet.* **71**(2) : 284-288, 1985.

### *Onobrychis*

Nombre de base  $x=8$  (rare), avec dysploïdie descendante majoritaire à  $x=7$  ( $2x$  à  $8x$ ). Ce genre appartient à la tribu des Hédysarées, basée sur  $x=8$ , avec fréquente dysploïdie à  $x=7$ .

HAYOT CARBONERO C. & al., *Genetic Resources Crop Evol.* **60**(7) : 1987-1996, 2013 | HEJAZI H. & al., *Caryologia* **63**(1) : 18-31, 2010 | KARAMIAN R. & al., *J. Cell Molecular Research* **3**(2) : 81-92, 2012 | LEWKE BANDARA N. & al., *Turkish J. Bot.* **37** : 981-992, 2013 | SACRISTAN M.D., *Anales Estacion Experimental Aula Dei* **8** : 1-114, 1966.

*O. viciifolia* – Espèce basée sur  $x=7$ , tétraploïde ( $2n=28$ ). Différents taxons font de bons candidats pour la formation de notre espèce cultivée sans doute allotétraploïde : *O. altissima* Grossh., *O. arenaria* (Kit.) DC., *O. transcaucasica* Grossh.

### *Ornithopus perpusillus*

Espèce basée sur  $x=7$ , diploïde ( $2n=14$ ).

### *Robinia*

Nombre de base  $x=10$ . Ce genre, strictement localisé à l'Amérique du Nord, est représenté par 4 espèces, mais a fait l'objet d'une diversification horticole. La compréhension de ce genre s'est ainsi embrouillée

par la multiplication de cultivars, parfois hybrides, parfois stériles mais à forte multiplication végétative par drageons (cultivars tripléides de *R. hispida*)...

ISELY D. & PEABODY F.J., *Castanea* **49**(4) : 187-202, 1984 | LIU B. & al., *Frontiers Biol. China* **3** : 290-294, 2006.

*R. pseudoacacia* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2n=20$  et  $2n=22$ . En fait, tous les comptages effectués sur des populations naturelles semblent posséder  $2n=20$ , comme toutes les espèces du genre. Le cytotype à  $2n=22$  correspond surtout aux populations d'Extrême-Orient ; l'espèce provenant d'Amérique, ce cytotype a sans doute été sélectionné en horticulture. L'analyse de plantules provenant de graines jumelles permet d'obtenir des individus tétraploïdes, voire haploïdes (ceux-ci non viables) ; mais les populations naturelles sont toujours diploïdes. Par contre des cultivars artificiels tétraploïdes ont été créés ; ils sont fréquemment utilisés en Chine comme plantes fourragères. Les populations naturalisées en Île-de-France semblent très proches du type sauvage, et sont parfaitement fertiles ; elles devraient correspondre au cytotype à  $2n=20$ .

## LENTIBULARIACEAE

Le nombre de base de la famille est  $x=8$ . Ce nombre se trouve à la base du genre *Pinguicula*. Il a évolué par dysploïdie à  $x=9$ , ou inversement à  $x=7$  puis 6 (seulement chez *P. lusitanica* L., plante atlantique n'atteignant pas l'Île-de-France). Présent uniquement en Amérique centrale et Caraïbes, il a donné, sans doute par dysploïdie ascendante,  $x'=11$  qui est un nombre de base dérivé pour de nombreuses espèces de cette région. Dans les deux autres genres de la famille, *Genlisea* A. St-Hil. et *Utricularia*, on retrouve à la base  $2n=16$ , mais avec une évolution importante par polyploïdie.

### *Pinguicula vulgaris*

Espèce octoploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=64$ ). Certaines populations isolées d'Italie présentent un doublement de ce nombre (hexadécaploïdes). L'origine de cette polyploïdie est encore méconnue ; toutes les espèces proches de *P. vulgaris* sont des plantes tétraploïdes montagnardes (groupe de *P. grandiflora*), parmi lesquelles se trouvent sans doute les taxons parentaux.

BLANCA G. & al., *Folia Geobot.* **34** : 337-361, 1999 | CASPER S.J., *Bibliotheca Botanica* **127/128** : 1-209 (+ 16 pl.), 1966 | CASPER S.J. & STIMPER R., *Plant Syst. Evol.* **277** : 21-60, 2009 | CONTANDRIOPOULOS J., *Ann. Fac. Sc. Marseille* **32** : 238-250, 1962.

### *Utricularia*

Genre présentant un des plus petits génomes du monde végétal, et donc muni de chromosomes minuscules, difficiles à compter. Le nombre de base des espèces locales est  $x'=22$ . L'existence d'espèces

à  $2n=16$  ou 18 (*U. minutissima* Vahl, *U. yakusimensis* Masam. ; *U. alpina* Jacq., *U. cornuta* Michx., *U. inflata* Walt.) pourrait suggérer un nombre de base de  $x=8$  puis 9, qui aurait ensuite dérivé vers 10 puis 11, comme chez les pinguicules ; mais le sens de cette évolution reste à prouver, l'aneuploïdie rendant cet ensemble flou. En effet les nombres de base les plus répandus sont  $x=7-8-9-10-11$ , les trois derniers étant parfois signalés chez les mêmes espèces. Toujours est-il que le groupe d'utriculaires aquatiques présent chez nous (section *Utricularia*), dérive sans doute d'une paléopolyploïdie commune.

CASPER S.J. & MANITZ H., *Feddes Repertorium* **86**(4) : 211-232, 1975 | KAMEYAMA Y. & al., *Amer. J. Bot.* **92**(3) : 469-476, 2005 | RAHMAN M.O. & al., *Chromosome Sci.* **5** : 105-108, 2001.

Les quatre espèces régionales ne peuvent pas être distinguées sur ce plan : toutes sont théoriquement diploïdes sur la base  $x'=22$  ( $2n=44$ ). Toutes peuvent présenter des nombres aneuploïdes oscillant entre 36 et 48. *U. australis* serait un taxon hybridogène très peu fertile, issu du croisement entre *U. tenuicaulis* Miki et *U. macrorhiza* Le Conte, deux parents diploïdes localisés en Extrême-Orient. Localement, il aurait éliminé ses parents par compétition, grâce à l'hétérosis. La migration a pu se faire par les oiseaux aquatiques. Si cette situation se vérifiait en Europe, on pourrait éventuellement nommer ce taxon « *U. x australis* ».

## LINACEAE

Le nombre de base ancestral de la famille, encore incertain, pourrait être  $x=9$  (ou 10) ; mais, peu d'études ont porté sur les liens entre les familles proches et la sous-famille basale des Hugonioïdées. Seul le genre *Linum* est représenté en Île-de-France.

McDILL & al., *Systematic Bot.* **34**(2) : 386-405, 2009.

### *Linum*

Nombres de base variables (7 à 15 : en Île-de-France 8-9-10-15). Ce genre présente de nombreux cas de polyploïdie et de dysploïdie encore mal résolus. La détermination du nombre ancestral reste donc incertaine. On peut raisonnablement hésiter entre 8 et 9. Le nombre  $x=9$  semble basal pour les espèces d'Afrique ou d'Amérique. Cependant, les espèces européennes seraient plus ancestrales ; il y a concurrence entre le groupe de *L. hirsutum* à  $x=8$ , et celui de *L. perenne* à  $x=9$ . Si l'on accepte  $x=8$  comme ancestral, une dysploïdie croissante a donné 9, puis 10 ; le passage 9 à 10 s'est à nouveau produit dans la section *Linopsis* plus évoluée (*L. trigynum*). Les travaux de MURAVENKO & al. (2010) suggèrent que le passage de 8 à 9 se serait effectué par doublement du chromosome n°8. Par contre les nombres 13-14-15 sont sans doute issus d'une allopolyploïdie : doublement à  $x'=16$ , puis dysploïdie descendante. Là aussi ce phénomène s'est répété ; une étude

génomique de la section *Syllinum* (par exemple *L. campanulatum* L. pour la France) a confirmé le caractère tétraploïde. Le Lin cultivé, avec  $x'=15$ , serait ainsi hypo-allotétraploïde.

CHENNAVEERIAH M.S. & JOSHI K.K., *Cytologia* **48** : 833-841, 1983 | FU Y.-B. & ALLABY G., *Genet. Resour. Crop Evol.* **57** : 667-677, 2010 | JHALA A.J. & al., *Crop Science* **48** : 825-840, 2008 | MURAVENKO O.V. & al., *Genetica* **135** : 245-255, 2009 | MURAVENKO O.V. & al., *Russian J. Genetics* **46**(10) : 1182-1185, 2010 | NICHOLLS M.S., *Bot. J. Linn. Soc.* **91** : 473-490, 1985 | NICHOLLS M.S., *Plant Syst. Evol.* **153** : 243-258, 1986 | OCKENDON D.J., *New Phytol.* **67** : 787-813, 1968 | OCKENDON D.J., *Watsonia* **8** : 205-235, 1971 | PETROVA A.V., in LÖVE A., *Taxon* **21**(1) : 164, 1972 | PETROVA A., *Bull. Institut Bot. (Acad. bulgare sci.)* **24** : 5-29, 1973 | RAY C., *American J. Bot.* **31**(4) : 241-248, 1944 | ROGERS C.M., *Plant Syst. Evol.* **140** : 225-234, 1982.

Avec un nombre de base  $x'=15$  : *L. usitatissimum*, espèce diploïde ( $2n=30$ ), nombre valable pour les deux sous-espèces.

MURAVENKO O.V. & al., *Russian J. Genetics* **39**(4) : 414-421, 2003 | RAI M. & DAS K., *Cytologia* **47** : 347-352, 1982.

Avec un nombre de base  $x=10$  : *L. trigynum*, espèce diploïde ( $2n=20$ ).

Avec un nombre de base  $x=9$  : *L. alpinum* subsp. *leonii* et *L. tenuifolium*, espèces diploïdes ( $2n=18$ ). La plupart des comptages faits sur *L. tenuifolium* concordent ; cependant, il est étonnant que FU & ALLABY annoncent  $x=8$  sur du matériel provenant de France ! Y-aurait-il un cytotype aneuploïde ? Jusqu'à preuve du contraire, nous envisageons plutôt une erreur de matériel.

Avec un nombre de base  $x=8$  : *L. catharticum*, espèce diploïde ( $2n=16$ ). Il est remarquable de constater que les lins régionaux sont tous homostylés et en partie autogames, alors que leurs ancêtres méditerranéens sont hétérostylés et strictement allogames. Ainsi, le Lin de Léo représente le seul taxon homostylé du groupe de *L. perenne*. Toutes ces espèces sont ici en limite d'aire, et le caractère dérivé d'homostylie pourrait être sélectionné chez les taxons pionniers ayant migré vers le nord.

#### *Radiola linoïdes*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ). D'après la phylogénie moléculaire de McDILL & al., cette espèce rend le genre *Linum* paraphylétique ; *Radiola* devrait donc être incluse dans les lins (en retrouvant le nom originel *Linum radiola* L.) !

## LYTHRACEAE

Le nombre de base ancestral de la famille serait  $x=8$  (la plupart des genres, en particulier les plus archaïques comme *Rotala* L.) ; mais il est réduit à  $x=5$  pour le genre *Lythrum*, sans doute par dysploïdie descendante. Certes on pourrait penser que le nombre  $x'=15$  partagé par *Lythrum borysthenticum* (Schrank) Litv. et *L. salicaria* pourrait se former à partir de

$x'=16$  (hypotétraploïde), mais on verrait mal comment la plupart des *Lythrum* auraient  $2n=20$ , voire même  $2n=10$  ; le nombre  $x'=15$  a plus de chances de correspondre à une valence hexaploïde.

DULBERGER R., *Israel J. Bot.* **17** : 179-183, 1968 | GRAHAM S.A. & CAVALCANTI T.B., *Systematic Bot.* **26**(3) : 445-458, 2001 | GRAHAM S.A. & al., *International J. Plant Science* **166**(6) : 995-1017, 2005 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8**(1) : 44-46, 1970 | TOBE H. & al., *Taxon* **35**(1) : 13-20, 1986.

### *Lythrum*

Nombre de base  $x=5$  ( $2x$  à  $12x$ ).

*L. portula* – Espèce diploïde ( $2n=10$ ).

*L. hyssopifolia* – Espèce tétraploïde ( $2n=20$ ). Une espèce diploïde très proche, *L. thymifolia* L., pourrait être l'un de ses parents.

*L. salicaria* – Espèce dodécaploïde en France ( $2n=60$ ) ; autopolyploïdie à partir de  $2x'=30$ .

KUBATOVA B. & al., *J. of Biogeography* **35**(1) : 167-176, 2008.

Si l'on se base sur un nombre secondaire  $x'=15$ , la Salicaire présente, dans la nature, deux groupes de populations. Les diploïdes vont du Proche-Orient au Japon, alors que les tétraploïdes ont colonisé toute l'Europe. Des plantes hexaploïdes existent en Turquie, seul pays à avoir pour l'instant les trois cytotypes ; elles ont sans doute directement dérivé des individus tétraploïdes poussant à proximité. Curieusement, une population triploïde a été détectée en Hongrie, à proximité de plantes tétraploïdes ; le cytotype diploïde pourrait donc être recherché en Europe centrale. Bilan de cette chorologie : les populations franciliennes doivent avoir  $2n=60$  chromosomes.

## MALVACEAE

Il est très difficile de fixer un nombre de base dans une famille à nombres si variables ( $2n=10$  à  $328$ ). Même parmi les genres plus archaïques, le nombre de base varie le plus souvent de 7 à 9 ; entre les dysploïdies polyphylétiques et les séries polyploïdes (tous les phylums des Malvacées sont dominés par des polyploïdes) compliquées par diverses aneuploïdies, il semble impossible de s'y retrouver. Pour la tribu des Malvées, la plus spécialisée de la famille, la complexité persiste pour les deux principaux phylums. Celui contenant le genre *Abutilon* Mill. peut être basé sur 5-6-7-8, avec des nombres secondaires 13 et 15. L'autre phylum qui conduit aux mauves semble avoir pour base  $x=5$ , mais conduit à un ensemble terminal basé sur  $x=7$  et surtout représenté par des taxons polyploïdes : la plupart hexaploïdes, au point que l'on peut presque penser à un nombre paléopolyploïde  $x'=21$ , revenant ponctuellement à  $4x$  puis  $2x$  ?

BATES D.M. & BLANCHARD O.J., *American J. Bot.* **57**(8) : 927-934, 1970 | ESCOBAR GARCIA P. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **50** : 226-239, 2009 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **51** : 187-199, 1977 | RAY M.F., *Plant Syst. Evol.* **198** : 29-53, 1995 | TATE J.A. & al., *American J. Bot.* **92**(4) : 584-602, 2005.

Dans la suite, nous avons considéré un nombre secondaire de  $x'=21$  pour les trois genres de la tribu des Malvées (les comptages oscillent entre  $2n=40$  et  $44$ ). Il correspond en fait à un nombre gamétique triploïde formé à partir de  $x=7$ . Les espèces régionales sont donc en fait hexaploïdes (sauf *M. alcea* dodécaploïde), nombre ayant servi de base à la plupart des espèces de la tribu (seules certaines lavatères sont diploïdes, et *Malva hispanica* L. est tétraploïde).

### *Alcea rosea*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=21$  ( $2n=42$ ). Des comptages sur apex racinaires montrent une forte variabilité intercellulaire, chez des cultivars ornementaux.

### *Althaea*

Nombre de base  $x'=21$ . Les deux espèces locales sont diploïdes ( $2n=42$ ) ; autres comptages pour l'instant douteux. A noter que pour respecter l'arbre phylogénétique, *Althaea hirsuta* a rejoint les mauves sous le nom de *Malva setigera* Schimp. & Spenn.

### *Malva*

Nombre de base  $x'=21$ . Trois espèces régionales sont diploïdes ( $2n=42$ ) : *M. moschata*, *M. neglecta*, *M. sylvestris*. Cependant, *M. alcea* est, pour notre région, la seule plante tétraploïde ( $2n=84$ ) de la tribu des Malvées. La proximité de *M. moschata* suggère une parenté avec cette dernière, mais l'autre parent potentiel reste mystérieux.

### *Tilia*

Nombre de base  $x'=41$  ; en général  $2x$ , mais quelques  $4x$  et même une espèce  $8x$  ( $2n=328$  !).

BUTORINA A.K. & GAVRILOV I.A., *Citologia* **43**(10) : 934-940, 2001 | MOUSSEL B., *Bull. MNHN, Série 2* **38**(3) : 311-317, 1966 | PIGOTT C.D., *Edinburgh J. Bot.* **59**(2) : 239-246, 2002.

Le genre *Tilia* est très isolé. Il s'est sans doute formé anciennement par une polyploïdie dont il sera difficile de comprendre l'origine. Toutes les espèces sont basées sur  $x'=41$  (dysploïdie dérivée de  $42$  ?, donnant des espèces hypo-dodécaploïdes ?), avec une valence allant de  $2x'$  à  $8x'$ . Les espèces tétraploïdes sont localisées à l'Extrême-Orient. Les deux espèces régionales et leur hybride sont diploïdes ( $2n=82$ ). Cependant des phénomènes d'aneuploïdie touchent les cultivars ; ceux-ci étant sans doute très fréquents, même dans les bois, il semble difficile de prévoir le nombre exact de chromosomes. Il faudrait déjà une étude très précise pour déterminer où persistent des

populations naturelles et pures ! Il est possible que *T. x europaea* soit à l'origine, par doublement du nombre de chromosomes de l'espèce allotétraploïde *T. dasystyla* Steven, localisé à la Crimée et au Caucase.

## MENYANTHACEAE

Le nombre de base de la famille est  $x=9$ , avec une fréquente polyploïdie.

### *Menyanthes trifoliata*

Espèce hexaploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=54$ ).

RAABOVA J. & al., *Amer. J. Bot.* **97**(5) : e31-e33, 2010.

Dans ce cas, la polyploïdie s'interprète en fonction des genres voisins (*Nymphoides* ou *Villarsia*) chez lesquels les diploïdes persistent, car dans *Menyanthes* n'existe que ce taxon hexaploïde.

### *Nymphoides peltata*

Espèce hexaploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=54$ ).

ORNDUFF R., *Taxon* **19**(5) : 715-719, 1970 | TIPPERY N.P. & LES D.H., *Systematic Bot.* **36**(4) : 1101-1113, 2011.

Ce genre regroupe une cinquantaine d'espèces. Des taxons diploïdes et tétraploïdes existent en Orient et en Australie... L'espèce européenne, hexaploïde, provient certainement d'une ancienne hybridation (génomme chloroplastique différant du génome nucléaire), mais les parents restent méconnus.

## MONTIACEAE

Les avis sont très partagés sur le nombre ancestral. Cependant, la comparaison avec les familles voisines suggère un nombre primitif assez élevé : par exemple  $x=12$  (Basellacées, Didiéracées, Talinacées), suivi d'une dysploïdie plutôt descendante  $12-11-10-9$ . Or, le genre *Calandrinia* Kunth présente justement un nombre  $x=12$  avec une dysploïdie à  $11(-10)$ , et on retrouve  $11-10$  chez *Montia* !

LEWIS W.H. & SUDA Y., *Annals Missouri Bot. Garden* **55**(1) : 64-67, 1968.

### *Claytonia*

Nombre de base  $x=8-7-6-5$ .

*C. perfoliata* – Espèce basée sur  $x=6$ , présentant plusieurs niveaux de ploïdie :  $2x-4x-6x-8x(-10x)$  ( $2n=12-24-36-48$ ). Seules les populations polyploïdes ont migré ; les diploïdes (parfois incluses dans une subsp. *mexicana* (Rydberg) J.M. Miller & K.L. Chambers) restent localisées à une bande occidentale de la Californie, jusqu'au Mexique. Les populations octoploïdes semblent très disséminées ;

les hexaploïdes dominant en général. Les populations introduites en Europe devraient toutes être hexaploïdes ( $2n=36$ ). La variabilité et l'élargissement de la niche écologique des polyploïdes pourraient résulter d'une allopolyploïdie ; mais, la constitution des différents génotypes reste pour l'instant méconnue. Il faudrait analyser plus précisément les relations entre les trois « espèces » californiennes de ce complexe, toutes représentées par une série polyploïde  $2x-8x$ , avec *C. perfoliata* morphologiquement intermédiaire entre les deux autres.

McINTYRE P.J., *American J. Bot.* **99**(4) : 655-662, 2012 | McINTYRE P.J., *Annals Bot.* **110** : 1195-1203, 2012 | MILLER J.M., *Systematic Bot.* **1**(1) : 20-34, 1976 | MILLER J.M., *Systematic Bot.* **3**(3) : 322-341, 1978 | MILLER J.M. & CHAMBERS K.L., *Systematic Bot. Monographs* **78** : 236 p., 2006.

### *Montia fontana*

Espèce basée sur  $x=10$ , en général diploïde ( $2n=20$ ) : le nombre reste le même pour toutes les sous-espèces. Des populations tétraploïdes n'ont été signalées que chez la subsp. *fontana* en Scandinavie : stabilité et répartition à préciser !

MOORE D.M., *Botaniska Notiser* **116**(1) : 16-30, 1963 | NILSSON Ö., *Botaniska Notiser* **119**(3) : 464-469, 1966 | PAIVA J. & al., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **59** : 321-332, 1986.

## MYRICACEAE

Nombre de base de la famille :  $x=8$ .

MACDONALD A.D., in CRANE P.R. & BLACKMORE S., *Evol., Syst., Fossil Hist. Hamamelidae*, vol. 2, chap. 8 : 147-165, 1989.

### *Myrica gale*

Espèce hexaploïde, au moins en Europe, basée sur  $x=8$  ( $2n=48$ ). Une valence dodécaploïde ( $2n=96$ ) a été signalée en Amérique du Nord occidentale ; nous ne savons pas si ce comptage est stable ou accidentel. Ce genre possède des espèces diploïdes avec  $2n=16$  (comme *M. pennsylvanica* Loisel., ou *M. cerifera* L. en Amérique du Nord). L'origine de la polyploïdie de *M. gale*, espèce isolée, reste pour l'instant méconnue.

## NYMPHAEACEAE

Même dans une famille aussi archaïque parmi les angiospermes, le nombre de chromosomes montre une remarquable instabilité, avec des phénomènes de dysploïdie, polyploïdie et aneuploïdie... Ainsi chez *Nymphaea*, à partir de  $x=14$  une dysploïdie descendante mène à 9, une fréquente polyploïdie atteint la valence  $16x$ , et les aneuploïdes peuvent encore augmenter le nombre de chromosomes de certains individus. Pour estimer le nombre de base de

la famille, il y a peu d'éléments ; le raisonnement le plus simple consiste à choisir le genre *Nuphar* considéré comme le plus ancestral, et à accepter pour la famille le nombre  $x=17$  très stable dans ce genre basal. D'autre part, des études de génomique ont détecté deux phases de duplication du génome. L'une peut correspondre à la duplication située à la base des angiospermes ; mais l'autre serait plus tardive et spécifique à la famille.

CUI L. & al., *Genome Research* **16** : 738-749, 2006 | PELLICER J. & al., *Genome* **56** : 1-13, 2013.

### *Nuphar lutea*

Espèce diploïde, basée sur  $x=17$  ( $2n=34$ ). Tous les taxons du genre ont le même nombre de chromosomes, ce qui tranche avec le genre suivant.

HESLOP-HARRISON Y., *J. Ecology* **43**(1) : 342-364, 1955 | PADGETT D.J., *Rhodora* **109**(937) : 1-95, 2007.

### *Nymphaea alba*

Espèce très complexe, à nombre de base originel de  $x=14$  ; de nombreux cas d'aneuploïdie existent chez *N. alba* (considérés comme une série dérivée à  $x=16$  par certains auteurs). Les nombres signalés vont de  $2x$  à au moins  $10x$  ( $-16x$  chez *N. gigantea* Hooker) : les nombres euploïdes les plus fréquents correspondent à  $4x-6x-8x$  ( $2n=56-84-112$ ). On trouve en Eurasie un ensemble de trois taxons : *N. alba* s.s. à l'ouest, « *N. tetragona* » à l'est et, dans une large zone centrale, « *N. candida* » très polymorphe. Des études génétiques précises ont réhabilité l'hypothèse d'une origine hybride (sans doute même polyphylétique) de « *N. candida* », intermédiaire entre ses deux parents. Il est difficile de parler d'allotétraploïde tant que l'on n'a pas vérifié une corrélation avec les plus hauts niveaux de ploïdie. Des hybridations et introgressions existent encore entre tous ces taxons ; ils devraient être conçus comme trois sous-espèces ! Quoi qu'il en soit, seul *Nymphaea alba* s.s. existe dans la région. On ne connaît pas la valence des populations locales. Le problème se complique par la fréquence de cultivars hybrides disséminés dans les mares. On ne sait même pas où se trouvent les populations franciliennes vraiment sauvages.

HESLOP-HARRISON Y., *J. Ecology* **43**(2) : 719-734, 1955 | VOLKOVA P.A. & al., *Taxon* **59**(2) : 483-494, 2010.

## OLEACEAE

Toutes les espèces régionales appartiennent à la tribu des Oléées, considérée comme la plus évoluée de la famille. Elle possède un nombre de base de  $x'=23$ . Cette tribu provient sans doute de plantes voisines de la tribu des Jasminées ; or, les nombres de base de cette dernière tribu varient de 11 à 14. On peut donc penser que les Oléées ont évolué à partir d'une souche allotétraploïde, après hybridation entre deux taxons

diploïdes originels : l'un à 11 et l'autre à 12 chromosomes.

TAYLOR H., *Brittonia* 5(4) : 337-367, 1945 | WALLANDER E. & ALBERT V.A., *Amer. J. Bot.* 87 : 1827-1841, 2000.

### *Fraxinus*

Les trois espèces régionales sont diploïdes (2n=46).

### *Ligustrum vulgare*

Espèce diploïde (2n=46).

### *Syringa vulgaris*

Espèce diploïde (2n=46). Des nombres allant de 2n=44 à 48 ont été signalés ; il s'agit sans doute d'une aneuploïdie accidentelle, entretenue par multiplication végétative : situation peu surprenante pour une espèce ornementale introduite, à forte production de drageons.

## ONAGRACEAE

Le nombre de base  $x=11$  se retrouve chez plusieurs genres considérés comme anciens : circées, fuchsias..., ce qui pourrait suggérer ce nombre ancestral pour la famille. En fait, le nombre ancestral de la famille voisine des Lythracées est  $x=8$ , et l'on retrouve  $x=8$  chez *Ludwigia* qui est encore plus basal que les genres ci-dessus. Ce nombre aurait alors rapidement dérivé vers  $x'=11$ . L'évolution vers  $x=9/18$  pour *Epilobium* et  $x=7$  pour *Oenothera*, genres plus évolués, reste mystérieuse. Parmi les hypothèses, le passage de 11 à 7 aurait prévalu, se maintenant dans le phylum des Onagrées, suivi par une hybridation  $11 + 7$  pour le phylum des Epilobiées ; pour l'autre hypothèse de passage par  $x=9$  (que l'on trouve seulement chez *Clarkia* Pursh : genre plutôt instable avec  $x=9-7-6-5$ ), voir le genre *Epilobium* ci-dessous.

LEVIN R.A. & al., *American J. Bot.* 90(1) : 107-115, 2003 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, 50 : 107-116, 1976.

### *Circaea lutetiana*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  (2n=22).

RAVEN P.H., *Watsonia* 5(5) : 262-272, 1963 | SEAVEY S.R. & BOUFFORD D.E., *Amer. J. Bot.* 70(10) : 1476-1481, 1983.

### *Epilobium*

Pour les espèces européennes,  $x'=18$ . L'évolution du genre *Epilobium* pris au sens large fait l'objet d'hypothèses variées (voir la discussion dans BAUM & SYTSMAN, 1994). Le groupe d'épilobes présents en Europe se caractérise par  $x'=18$  avec une position basale. Certains auteurs suggèrent une base  $x=9$  donnant d'un côté une branche tétraploïde à  $x'=18$ , et de l'autre des dysploïdies successives suivies de polyplôidie systématique (ainsi *E. brachycarpum*

résulterait de 9-8-7-6, puis doublement à 12). Nous sommes très sceptique sur cette hypothèse : d'une part le chiffre 9 n'apparaît en amont que chez *Clarkia*, d'autre part il n'y a pratiquement plus de diploïdes (1 seule espèce possède le nombre  $2n=18$  !) alors que la polyplôidie affecterait toutes les branches ! Nous préférons l'hypothèse d'une paléopolyplôidie à la base des Epilobiées, suivie d'une série dysploïde descendante : 18-16-15-13-12-10-9 pour les épilobes xérophiles plus évolués. Par des analyses isoenzymatiques, il serait possible de vérifier la duplication originelle de ce phylum.

BAUM D.A. & SYTSMAN K.J., *Systematic Bot.* 19(3) : 363-388, 1994 | IZMAILOV R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* 20 : 101-111, 1977 | RAVEN P.H. & MOORE D.M., *Watsonia* 6(1) : 36-38, 1964 | SEAVEY S.R. & RAVEN P.H., *Plant Syst. Evol.* 130 : 79-83, 1978.

A part *E. brachycarpum*, plante américaine diploïde basée sur  $x'=12$  (2n=24), toutes les autres espèces régionales ont 2n=36 chromosomes. Or, le groupe de *E. angustifolium* se situe à la base de l'arbre phylogénétique ;  $x'=18$  que l'on retrouve pour tous les épilobes régionaux serait ancestral. Ce nombre résulte sans doute d'une ancienne polyplôidie (à partir de  $x=9$  ? ou  $11 + 7$ ), mais a dû se diploïdiser depuis. Des individus haploïdes apparaissent éventuellement après hybridation expérimentale ; la mention de comptages à 2n=18 dans la nature correspond certainement à ce phénomène, et ce nombre doit donc être considéré comme accidentel, même si la quantité de semences hybridogènes est importante dès que deux espèces se trouvent en contact.

HOLUB J. & al., *Folia Geobot. Phytotax.* 5(3-4) : 350-352 (n°9), 1970.

Seul *E. angustifolium* possède plusieurs cytotypes :  $2x'-4x'-6x'$ , sans doute autopolyplôïdes. Les populations hexaploïdes se localisent au Japon et en Chine. Les populations tétraploïdes, fréquentes en Amérique du Nord, s'étendent depuis l'Extrême-Orient jusqu'en Turquie : limite ouest à l'est de la Mer Noire. Il n'y aurait donc en Europe que le cytotype diploïde (2n=36). Ailleurs dans le Monde, les trois cytotypes se répartissent selon un gradient thermique, les diploïdes occupant les régions les plus froides. Quelques détails morphologiques semblent corrélés à ces cytotypes, ce qui a incité MOSQUIN (1966-1967) à créer une sous-espèce pour les polyplôïdes ; mais, il s'agit pour nous tout au plus d'écotypes autopolyplôïdes à maintenir à un niveau variétal !

MOSQUIN T., *Brittonia* 18(2) : 167-188, 1966 | MOSQUIN T., *Evolution* 21(4) : 713-719, 1967.

Devant l'homogénéité du nombre de chromosomes des espèces de la section *Epilobium*, certains chercheurs ont étudié les modifications structurelles des chromosomes qui expliqueraient en partie la spéciation. En fait, toutes les espèces franciliennes possèdent le même type ; seule l'espèce introduite, *E. ciliatum*, en diffère ; mais la facilité avec laquelle elle

s'hybride montre que ces restructurations n'ont que peu d'importance.

### *Ludwigia*

Nombre de base  $x=8$ .

DANDELLOT S. & al., *Hydrobiologia* **551** : 131-136, 2005 | KUO-HSIANG H. & al., *Taxon* **58**(4) : 1216-1226, 2009 | NESOM G.L. & KARTESZ J.T., *Castanea* **65**(2) : 123-125, 2000 | RAVEN P.H. & TAI W., *Annals Missouri Bot. Garden* **66**(4) : 862-879, 1979 | ZARDINI E.M. & al., *Taxon* **40** : 221-230, 1991.

*L. grandiflora* subsp. *hexapetala* – Taxon décaploïde ( $2n=80$ ). Cette plante contient sans doute le génome de la sous-espèce *grandiflora*, hexaploïde ( $2n=48$ ) ; les hybrides sont octoploïdes. Mais des différences morphologiques suggèrent l'intervention d'un autre génome, correspondant alors au complément tétraploïde encore indéterminé.

*L. palustris* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ).

### *Oenothera*

Nombre de base  $x=7$ .

CLELAND R.E., *Oenothera* : cytogenetics and evolution : 370 p., 1972 | DIETRICH W. & al., *Systematic Bot. Monographs* **50** : 1-234, 1997 | PRZYWARA L. & ROSTANSKI K., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **22**(2) : 155-162, 1980 | RAVEN P.H. & al., *Systematic Bot.* **4**(3) : 242-252, 1979.

Toutes les espèces locales sont diploïdes ( $2n=14$ ). Elles sont cependant hétérozygotes, définies par les deux génomes associés ; espèces dites PTH (Permanent Translocation Heterozygosity). Le mode de reproduction sexuée de ces onagres est très original : chacun des deux génomes nucléaires est intégralement retransmis soit par le pollen, soit par l'ovule (par les deux uniquement chez *O. glazioviana*, dite isogame) ; les homozygotes sont létaux. Ce système correspond à un clonage ; il permet de maintenir des populations hybrides fertiles, et d'installer localement des lignées originales. Les espèces naturalisées en Île-de-France sont donc toutes d'origine hybride ! Par le jeu des nouvelles hybridations, certaines populations peuvent retrouver un double génome : c'est peut-être le cas de la population que nous avons attribuée à *O. villosa* (double génome A) ? Nous renvoyons les passionnés à l'ouvrage très détaillé de CLELAND (1972) qui décrit très bien l'originalité de la reproduction de ces espèces et la complexité taxonomique qui en découle. Nous tenons à saluer ici l'approche intelligente des botanistes américains cités ci-dessus (DIETRICH & al., 1997) : enfin des spécialistes soucieux de la portée pratique de leurs études ! Un discours remarquable et rare auquel nous adhérons totalement. Nous avons donc adopté leur traitement systématique, même s'il nous semble possible d'aller un peu plus loin dans la synthèse, compte tenu du comportement de ces taxons en France : *O. glazioviana* pourrait être conçue comme sous-espèce de *O. biennis* (l'hybride fertile est, dans la région, presque plus fréquent que les parents !), et *O.*

*oakesiana* (à rechercher) pourrait être conçue comme sous-espèce de *O. parviflora*.

## OROBANCHACEAE

Le nombre originel de la famille semble difficile à prédire. Certains auteurs (par exemple SCHNEEWEISS & al., 2004) considèrent que les nombres  $x'=12-20-19$  des orobanches sont issus de nombres primitifs  $x=5-6$  maintenant disparus. Cette théorie reste litigieuse. En effet, deux genres très importants possèdent  $x=12$  : l'un hémiparasite, *Castilleja* L. fil., l'autre holoparasite, *Orobanche* groupe « *Phelipanche* » ; or, ces deux branches ne semblent pas du tout dérivées de taxons à  $x=6$ . Le fait que tous les genres encore plus ancestraux aient des nombres plutôt élevés (variant de 10 à 18, malheureusement sans stabilité) va dans le sens d'un nombre originel supérieur à 10. Si l'on admet  $x=12$  comme ancestral (commun à certaines orobanches et à *Parentucellia* ou *Odontites* p.p.), alors les genres hémiparasites se répartissent selon une série dysploïde descendante : 12 (*Parentucellia* et *Odontites*) - 11 (*Euphrasia*) - 10 (*Odontites* p.p.) - 9 (*Melampyrum* et *Odontites*) - 8 (*Pedicularis*) -  $7 + x$  (*Rhinanthus*). Cette vision est sans doute très simpliste ; il semble bien que plusieurs phénomènes de duplication-dysploïdie aient fortement perturbé l'évolution des chromosomes dans cette famille. Si l'on analyse par exemple le genre *Castilleja* cité ci-dessus, le nombre  $x=12$  semble plutôt dérivé par dysploïdie descendante d'un nombre paléotétraploïde caractérisant cette branche : peut-être doublement des 8 chromosomes des pédiculaires. Ce même nombre  $x=12$  chez les orobanches « *Phelipanche* » pourrait très bien avoir suivi une voie comparable indépendante !

HAMBLER D.J., *Nature* **174** : 838, 1954.

### *Euphrasia*

Nombre de base  $x=11$  (jusqu'à  $14x$  pour certaines espèces australes).

GUSSAROVA G. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **48** : 444-460, 2008 | KARLSSON T., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27** (2) : 61-71, 1986 | VITEK E. & KIEHN M., *Flora* **184** : 31-41, 1990 | YEO P.F., *Watsonia* **6**(4) : 216-245, 1966 | YEO P.F., *Botanical J. Linnean Soc.* **77** : 223-234, 1978.

*E. officinalis* – Espèce diploïde ( $2n=22$ ). Toutes les autres espèces sont tétraploïdes ( $2n=44$ ). La notion d'espèce demeure très floue dans ce groupe complexe des euphrasies tétraploïdes, la plupart pouvant générer des hybrides fertiles ! Ce groupe tétraploïde est monophylétique et génétiquement très distinct des taxons diploïdes, ce qui suggère un événement ancien créant un ancêtre commun allotétraploïde.

### *Lathraea*

Nombre de base méconnu. Ce genre isolé montre la difficulté d'interprétation des nombres de chromosomes dans cette famille où duplications et

dysploïdies se sont sans doute répétées. Les copies du gène codant pour le phytochrome A montrent que le genre *Lathraea* résulte d'une duplication (? à partir des 12 chromosomes de *Bartsia alpina* L.), suivie d'une dysploïdie.

*L. clandestina* – Espèce basée sur  $x'=21$ , diploïde sur cette base ( $2n=42$ ).

FAY M.F., *Curtis's Bot. Magazine* **26**(4) : 389-397, 2010.

*L. squamaria* – Espèce basée sur  $x'=18$ , diploïde sur cette base ( $2n=36$ ).

### *Melampyrum*

Nombre de base  $x=9$ . Les trois espèces régionales sont diploïdes ( $2n=18$ ).

SMITH A.J.E., *Watsonia* **5**(6) : 336-367, 1963.

### *Odontites*

Nombre ancestral peut-être de  $x=12$  (comme les genres voisins), avec dysploïdie descendante (12-10-9).

BOLLIGER M., *Willdenowia* **26** :37-168, 1996 | SNOGERUP B., *Bot. Notiser* **130** : 121-124, 1977 | SNOGERUP B., *Acta Bot. Fennica* **124** : 1-62, 1983.

*O. jaubertianus* – Espèce tétraploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=40$ ). Taxon certainement allotétraploïde, sans doute formé par l'association des génomes : *O. luteus* + *O. vernus* subsp. *serotinus*.

*O. vernus* – Espèce très variable dont la taxonomie devrait être révisée en France ; la définition et le comportement des deux sous-espèces envisagées par les auteurs ci-dessus méritent des études complémentaires. En théorie, la sous-espèce *vernus* serait tétraploïde ( $2n=40$  ; aneuploïdie accidentelle de 36 à 42) ; par contre, la sous-espèce *serotinus* serait diploïde, basée sur un nombre dysploïde  $x=9$  ( $2n=18$  ; aneuploïdie accidentelle avec  $2n=20$ ). La constitution du génome tétraploïde est encore controversée ; au moins la moitié correspond à la sous-espèce *serotinus*.

### *Orobanche*

Nombres de base  $x=12$  et 19.

HAMBLER D.J., *J. Linnean Soc. London, Bot.*, **55** (363) : 772-777 | KREUTZ C.A.J., *Orobanche*. Ed. Naturhistorisch. 159 pp | MANEN J.-F. & al., *Mol. Phylogenetics Evol.* **33** : 482-500, 2004 | PALOMEQUE T. & SANUDO A., in LÖVE A., *Taxon* **30**(2) : 507-508, 1981 | RUMSEY J. & JURY S.L., *Watsonia* **18** : 257-295, 1991 | SCHNEEWEISS G.M. & al., *Amer. J. Bot.* **91**(3) : 439-448, 2004 | SCHNEEWEISS G.M. & al., *Mol. Phylogenetics Evol.* **30** : 465-478, 2004.

La phylogénie du genre *Orobanche* est encore controversée. Les résultats obtenus avec l'ADN des plastides suggèrent, chez les orobanches du « groupe *ramosa* » (sect. *Trionychon*), une capture de séquence provenant des orobanches classiques ! Cependant, ces deux phylums semblent bien distincts, méritant une séparation en sous-genres ; le nombre de chromosomes de base les sépare nettement :  $x=12$  pour les espèces toujours diploïdes du « groupe *ramosa* », et  $x=19$  pour les autres orobanches. L'origine des deux nombres de base n'est pas vraiment confirmée. SCHNEEWEISS & al.

(2004) suggèrent que des taxons à  $x=5$  et 6 (tous disparus et donc hypothétiques) auraient donné naissance à des taxons à  $x'=10$  et 12. Ainsi, le nombre  $x''=19$  serait hypotétraploïde sur la base  $x'=10$ , alors que  $x''=12$  serait diploïde. Une autre vision considère un nombre ancestral déjà élevé de  $x=20$ , donnant d'abord  $x=19$ , puis  $x=12$  par restructurations des chromosomes. Or  $x=20$  existe dans les genres *Conopholis* Wallr. et *Cistanche* Link ; cependant la quantité d'ADN de *Cistanche* est nettement supérieure à celle des orobanches. Par contre, elle est peu différente entre les deux sous-genres d'*Orobanche*, ce qui est compatible avec 12 dérivé de 19 par dysploïdie descendante. L'observation de nombreuses anomalies lors des divisions cellulaires chez l'ensemble des orobanches va dans le sens d'une paléo-polyploïdie suivi d'une diploïdisation très imparfaite.

Avec  $x=12$  : *O. arenaria* – *O. purpurea* – *O. ramosa*, les trois diploïdes ( $2n=24$ ).

Avec  $x'=19$  : nombre partagé par toutes les autres espèces, la plupart diploïdes ( $2n=38$ ), sauf *O. gracilis* !

*O. gracilis* – espèce présentant deux principaux cytotypes, l'un tétraploïde ( $2n=76$ ), l'autre hexaploïde ( $2n=114$ ) ; une seule mention diploïde trouvée (Slovaquie), restant trop douteuse par son unicité. En fait, cette espèce montre une instabilité exceptionnelle du nombre de chromosomes. La majorité des individus sont tétraploïdes, mais, les comptages vont de (73-75) à 81(-91) chromosomes, avec cependant une majorité de cellules à 76-78. Les individus hexaploïdes ( $2n=114$ ) apparaissent au sein des populations tétraploïdes, et n'ont donc pas de répartition propre.

GREILHUBER J. & WEBER A., *Plant Systematics Evol.* **124** : 67-77, 1975 | WEBER A., *Plant Systematics Evol.* **124**(4) : 303-308, 1976.

### *Parentucellia viscosa* (= *Bellardia viscosa*)

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=12$  ( $2n=48$ ). Ce nombre tétraploïde est partagé avec l'autre espèce française *P. latifolia* (L.) Caruel (= *Bellardia latifolia* (L.) Cuatrec.). Dans un genre *Bellardia* All. élargi, comprenant *Bellardia*, *Parentucellia* et les espèces d'Amérique du Sud attribuées à *Bartsia*, le niveau diploïde est représenté en France par *Bellardia trixago* (L.) All. (= *Bartsia trixago* L.).

### *Pedicularis*

Nombre de base  $x=8$ . Les deux espèces régionales sont diploïdes ( $2n=16$ ). Un comptage tétraploïde chez *P. sylvatica*, aux Pays-bas, à considérer comme accidentel ; une endopolyploïdie ( $4x, 8x...$ ) a aussi été trouvée chez *P. palustris*.

### Rhinanthus

Nombre de base  $x=11$  (7+4). Le génome des rhinanthes est très original. Il a d'abord été réduit par les auteurs à 7 chromosomes. En fait, ces grands chromosomes (1 à 3 microns) sont associés à 4 très petits chromosomes (0,2 à 0,7 micron). Les petits chromosomes ont d'abord été conçus comme des chromosomes B. Mais, en fait, ils se comportent comme les autres lors des divisions, leur présence est systématique et leur nombre est stable chez toutes les espèces françaises. Il est donc préférable de les admettre comme faisant partie du génome de base. Ainsi, les deux espèces régionales sont diploïdes avec  $2n=22$  : 14 grands chromosomes et 8 petits.

CAMPION-BOURGET F., *C.R. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. D*, **264** : 2100-2102, 1967 | HAMBLER D.J., *Watsonia* **4** : 101-116, 1958 | HAMBLER D.J., *Cytologia* **27** : 343-351, 1962 | WITSCH H. V., *Nachrichten Akad. Wissenschaften Göttingen* **1950**(4) : 21-29, 1950.

## OXALIDACEAE

Le même problème se pose pour la famille et le genre *Oxalis* : le nombre de base de 6 ou 12 ? En effet, l'ensemble des familles voisines semble basé sur un nombre paléopolyploïde ; en particulier la proche famille des Connaracées, basée sur  $x'=14$ . Le raisonnement diverge suivant l'ancienneté de cette paléopolyploïdie. Sur une base  $x'=14$  commune, par dysploïdie descendante, les Oxalidacées auraient plutôt un ancêtre à  $x'=12$ . Dans le genre *Oxalis* ci-dessous, les diploïdes basés sur  $x=6$  sont rares dans le « groupe *corniculata* » et éventuellement secondaires, mais fréquents dans le sous-genre *Thamnoxys*. Une base  $x=6$  avec passage rapide à  $x'=12$  (puis dysploïdie descendante) reste l'hypothèse la plus vraisemblable. Cependant, le même phénomène aurait eu lieu dans les autres genres de la famille, considérés comme plus ancestraux, et chez lesquels les nombres suivraient une dysploïdie à partir de 11-12 :  $x'=11$  pour *Averrhoa* L.,  $x'=10-9-8-7$  pour *Biophytum* DC.. D'autres méthodes plus fondamentales pourraient estimer le moment où interviennent les différentes duplications.

MARKS G.E., *New Phytologist* **55**(1) : 120-129, 1956 | VAIO M. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **68** : 199-211, 2013.

### Oxalis

Nombre de base variable,  $x=5-6-7-8-9-11$  (autres nombres, dont 10-12..., considérés comme polyploïdes). Le nombre de base du genre *Oxalis* serait  $x=6$ . A partir de ce nombre une dysploïdie descendante conduit à 5 ;  $x=7$  serait à l'inverse dérivé par dysploïdie ascendante, en particulier chez le groupe de géophytes d'Afrique du Sud ou d'Amérique du Sud. La polyploïdie peut parfois dominer : rares diploïdes dans le groupe de *O. corniculata*.

*O. acetosella* – Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Cette espèce faisant partie d'un phylum très diversifié mais basé sur  $x=6$ , son nombre pourrait être hypo-tétraploïde ( $x'=2 \times 6 - 1$ ).

MATHEW P.M., *Cytologia* **23** : 200-210, 1958 | PACKAM J.R., *Journal Ecol.* **66**(2) : 669-693, 1978 | RANI S. & al., *Cytologia* **80**(3) : 295-302, 2015.

*O. groupe corniculata* : nombre de base  $x=6$ . Ce groupe comprend 3 espèces principales : *O. fontana* assez distincte, la seule naturalisée dans des milieux semi-naturels, et le couple *corniculata-dillenii* très complexe. Le niveau diploïde semble très rare : à rechercher dans les milieux primaires de la région d'origine, dans le Sud-Est de l'Asie ou plus vraisemblablement en Amérique du Sud.

*O. corniculata* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $4x-6x-7x-8x$  ( $2n=24$  à 48). Le cytotype  $7x$  n'est fréquent qu'en Amérique du Nord. Par contre, le cytotype  $8x$  semble dominer ailleurs : le plus souvent signalé en Europe (jusqu'en Extrême-Orient). Il pourrait avoir dérivé directement du cytotype  $4x$  plus disséminé (signalé au Royaume-Uni, mais à vérifier). Malheureusement, ces comptages ne sont jamais attribués à des morphotypes précis ; aussi est-il impossible de faire un parallèle entre cytotypes et taxons infraspécifiques. Devant le grand nombre de comptages divergents (aneuploïdie ?), des études complémentaires sont nécessaires, en prenant bien soin d'essayer de résoudre parallèlement la complexité de ce groupe.

*O. dillenii* – Espèce présentant deux cytotypes :  $3x$  et  $4x$  ( $2n=18$  à 24).

*O. fontana* – Espèce présentant deux cytotypes :  $3x$  et  $4x$  ( $2n=18$  à 24 ;  $8x$  à confirmer).

EITEN G., *American Midland Naturalist* **69**(2) : 257-309, 1963 | LOVETT DOUST L. & al., *Can. J. Plant Sci.* **65** : 691-709, 1985 | NAIR B.R. & KURIACHAN P., *Cytologia* **69**(2) : 149-153, 2004.

*O. debilis* – Espèce basée sur  $x=7$ , présentant plusieurs cytotypes :  $2x-4x-5x$  (en général  $2n=14$  ou 28), avec de très rares  $3x$  certainement d'origine hybride, et parfois des aneuploïdes au niveau tétraploïde. Cette variabilité est rendue possible par la forte multiplication végétative de clones, souvent stériles hors de leur aire d'origine en Amérique du Sud. La situation en France est totalement méconnue ; la variabilité des populations montre une introduction plurielle.

LUO S. & al., *Annals Bot.* **98** : 459-464, 2006.

*O. latifolia* – Espèce bulbeuse, comme la précédente, basée sur  $x=7$ , présentant, dans sa région d'origine (centrée sur le Mexique), trois niveaux de ploïdie :  $2x-4x-6x$  ( $2n=14-28-42$ ). Cette espèce étant clonale et autoincompatible, les populations sont souvent stériles.

WELLER S.G. & DENTON M.F., *American J. Bot.* **63**(1) : 120-125, 1976.

## PAPAVERACEAE

Nous admettons que cette famille comprend, en Île-de-France, deux sous-familles. La sous-famille des Fumarioïdées, plus spécialisée est nettement basée sur  $x=8$  ; chez la plupart des genres, les diploïdes sont rares, ce qui est le cas des fumeterres. La sous-famille des Papavéroïdées, plus ancestrale, présente une forte variabilité ( $2n=12$  à  $84$ ) et une instabilité chromosomique. La tribu des Eschscholziées, sans doute basale, dériverait de  $x=6$  ; la tribu des Papavérées aurait plutôt un nombre de base  $x=7$  (avec dysploïdie à  $6$ ) ; la tribu des Chélidoniées pourrait dériver de  $x=9$  ou  $10$ , avec dysploïdie jusqu'à  $6(-5)$ . Ce constat général donne l'impression d'une augmentation du nombre de base à partir de  $x=6$ , mais rien ne prouve cette évolution. Parmi les résultats surprenants de cette phylogénie, on pense que l'ancêtre commun à ces deux sous-familles devait posséder 4 étamines et 2 carpelles ; la multiplication des pièces sexuées des coquelicots a eu lieu secondairement. Des études génomiques ont montré que divers gènes avaient subi une duplication majeure ; mais ce phénomène, indépendant de la triplification basale de la plupart des dicotylédones, a sans doute eu lieu chez l'ancêtre commun des Renonculales, englobant Papavéracées et Renonculacées.

BLATTNER F.R. & KADEREIT J.W., *Plant Systematics Evol.* **219**(3-4) : 181-197, 1999 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **54** : 153-171, 1980.

### *Chelidonium majus*

Espèce diploïde, en général basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ), en particulier en France, mais ayant développé en Extrême-Orient des populations dysploïdes à  $2n=10$  (var. *asiaticum* (Hara) Ohwi, parfois élevée au rang d'espèce ce qui semble excessif : *C. asiaticum* (Hara) A. Krahulcova)).

KRAHULCOVA A., *Folia Geobotanica* **17**(3) : 237-268, 1982 | PAVEL A. & BUTNARU M., *G & BM* **4** : 102-107, 2003.

### *Corydalis solida*

Espèce basée sur  $x=8$ , en général diploïde ( $2n=16$ ). Des comptages  $3x$  et  $4x$  ( $2n=24-32$ ) ont été signalés, apparemment en jardins botaniques. En effet, tous les comptages effectués sur des populations sauvages en Europe correspondent au cytotypage diploïde ( $2n=16$ ). Les polyploïdes semblent tous accidentels ; cependant, la multiplication végétative efficace pourrait potentiellement générer une population polyploïde.

LIDEN M., *Nordic J. Bot.* **11**(1) : 129-133, 1991 | RIBERG M., *Acta Horti Bergiani* **15** : 207-283, 1950.

### *Fumaria*

Nombre de base  $x=8$ , mais très peu de diploïdes (toutes les espèces françaises sont polyploïdes). La série euploïde est remarquable, allant de  $2x$  à  $16x$  ! De nombreux comptages aneuploïdes ont été cités (avec  $x=7$  :  $4x=28$ , ou plus rarement  $8x=56$ ) ; mais il

s'agit plutôt d'erreurs liées à la petitesse des chromosomes (à vérifier). Cette difficulté de comptage, associée à des difficultés réelles de détermination, rendent douteux tous les nombres de chromosomes divergents ; nous avons donc fait confiance aux comptages répétés et argumentés de LIDEN (1986), éliminant du propos les mentions correspondant à des comptages ponctuels ou exempts de commentaires taxonomiques détaillés.

BERTRAND Y.J.K. & al., *Systematic Biol.* **64**(3) : 448-471, 2015 | LIDEN M., *Opera Botanica* **88** : 1-133, 1986 | MURPHY R.J., *BSBI Handbook* **12** : 121 p., 2009 | RYBERG M., *Acta Horti Bergiani* **19**(4) : 121-248, 1960 | SOLER A., *Lagascalia* **11**(2) : 141-228, 1983.

Niveau tétraploïde ( $2n=32$ ) : *F. densiflora*, *F. officinalis* subsp. *officinalis*, *F. parviflora*, *F. vaillantii*.

VAARAMA A., *Hereditas* **35** : 251-252, 1949.

Niveau hexaploïde ( $2n=48$ ) : *F. bastardii*, *F. muralis*, *F. officinalis* subsp. *wirtgenii*.

Niveau octoploïde ( $2n=64$ ) : *F. capreolata*.

L'explication de l'origine polyploïde de ces taxons sera difficile à établir, car les taxons diploïdes originels ont parfois disparu. On peut supposer que l'espèce diploïde *F. rostellata* Knaf a participé à la formation de *F. officinalis*. Ensuite, dans *F. officinalis*, on peut supposer que la subsp. *wirtgenii* contient le génome tétraploïde de la subsp. *officinalis* ; le génome supplémentaire pourrait, d'après la morphologie, être en commun avec *F. vaillantii*. De même, *F. capreolata* pourrait contenir le génome tétraploïde de *F. capitata* Liden. De nombreux travaux doivent donc compléter ce tableau phylogénétique à peine ébauché.

### *Papaver*

Nombre de base originel sans doute  $x=7$  ( $x=6$  dysploïde ;  $x'=11$  polyploïde), avec une série polyploïde allant de  $2x$  à  $12x$ . D'après certains auteurs anciens, le génome serait formé de deux ensembles : un groupe de 3 chromosomes qui pourrait venir des Chélidoniées, et un groupe de 4 chromosomes qui pourrait venir des Corydalées, mais aucune étude récente n'étaye vraiment cette hypothèse. Toutes les espèces ont très anciennement été introduites en Île-de-France (archéophytes), avec les lots de céréales, sans doute dès le néolithique pour la plupart des espèces, plus tardivement pour *P. somniferum*. Parmi les coquelicots, *P. rhoeas* est la seule espèce auto-incompatible. Par ailleurs, des études de phylogénie moléculaire montrent l'hétérogénéité du genre *Papaver*. On aboutit aux deux options habituelles : soit élargir le genre *Papaver*, en y incluant *Meconopsis* Vig., soit éclater le genre *Papaver* auquel cas les espèces *P. argemone* et *P. hybridum* rejoindraient le genre *Roemeria* Medikus.

HUMPHREYS M.O., *New Phytologist* **74** : 485-493 et 495-499, 1975 | KADEREIT J.W., *Notes RBG Edinburgh* **44**(1) : 25-43, 1986 | KADEREIT J.W., *Notes RBG Edinburgh* **45**(2) : 225-

286, 1988 | KADEREIT J.W., *Bot. J. Linnean Soc.* **103** : 221-231, 1990 | LAVANIA U.C. & SRIVASTAVA S., *Current Science* **77**(3) : 429-435, 1999 | MALIK C.P. & GROVER I.S., *Caryologia* **26**(1) : 13-25, 1973.

*P. argemone* – Espèce originaire de Grèce-Anatolie où existe un complexe de taxons 2x à 6x. La sous-espèce *argemone*, hexaploïde (2n=40,42), a migré vers l'ouest, sans doute avec l'agriculture. On trouve en France le cytotype hypoheptaploïde à 40 chromosomes. Le cytotype euploïde serait plutôt cantonné aux marges N de l'aire.

VERLAQUE R. & al., in KAMARI G., *Flora Mediterranea* **7** : 243, 1997.

L'origine de la sous-espèce, sans doute alloheptaploïde, pourrait s'expliquer par association des génomes de deux autres sous-espèces : par exemple subsp. *nigrotinctum* (Fedde) Kadereit 2x + subsp. *berlangeri* Taht. 4x.

*P. dubium* – Espèce très variable, représentée en France par deux sous-espèces que nous identifions à deux cytotypes. La sous-espèce *dubium* correspond au taxon hexaploïde (2n=42), alors que la sous-espèce *lecoqii* est tétraploïde (2n=28). En France, seule la subsp. *lecoqii* semble indigène dans les rocaillies calcaires méridionales, ou les dunes atlantiques. Le génome tétraploïde de la subsp. *lecoqii* pourrait être allopolyploïde, contenant un génome de *P. rhoeas* (ou d'un taxon homologue) associé à une espèce encore inconnue mais certainement proche. Le génome de la subsp. *dubium* contient sans doute celui de l'autre sous-espèce ; génome diploïde complémentaire à déterminer. Divers taxons diploïdes proches de *P. rhoeas* auraient pu participer, dans la mesure où ils peuvent s'hybrider avec *P. rhoeas* : *P. glaucum*, *P. syriacum* Boiss. & Bl. fil., et autres (cités sous *P. rhoeas*). D'autres études semblent nécessaires pour redéfinir les deux sous-espèces dont la limite n'est pas évidente, et préciser la variabilité des populations tétraploïdes (complexe différemment traité suivant les auteurs), peut-être polyphylétiques. Signalons par exemple les études de KUBAT (1980) qui conçoit plusieurs « espèces » tétraploïdes : les plantes françaises correspondent le plus souvent à « *P. confine* », et méritent donc des études complémentaires (à inclure pour l'instant dans la variabilité de la sous-espèce *lecoqii*).

HÖRANDL E., *Linzer biol. Beitr.* **26**(1) : 407-435, 1994 | KLAPPROTH H. & KADEREIT W., *Flora* **190** : 97-104, 1995 | KOOPMANS A., *NewPhytologist* **69**(4) : 1121-1130, 1970 | KUBAT K., *Preslia (Praha)* **52** : 103-115, 1980.

*P. hybridum* – Espèce diploïde (2n=14).

*P. rhoeas* – Espèce diploïde (2n=14). Ce taxon fait partie d'un complexe très diversifié au Proche-Orient (7 « espèces »). KADEREIT doute de l'existence d'un ancêtre indigène de l'écotype qui a migré avec l'agriculture dans le Monde entier ; il aurait évolué dans les champs à partir de *P. humile* Fedde, peut-être après hybridation avec une espèce voisine (*P. carmeli*

Feinbrun, *P. umbonatum* Boissier) : un regroupement en sous-espèces serait alors plus judicieux.

*P. somniferum* – Espèce basée sur x=11, présentant deux sous-espèces avec chacune deux cytotypes : 2x et 4x (2n=22-44). Un néotaxon allo-6x a été créé pour les besoins de l'expérimentation, à partir des deux sous-espèces, ainsi que des individus auto-4x de *P. somniferum*, grâce à la colchicine. Cette espèce est représentée en France par des cultivars ancestraux diploïdes (2n=22), et, dans la région méditerranéenne, par la sous-espèce *setigerum* tétraploïde. La découverte de populations diploïdes de la subsp. *setigerum* ayant la morphologie de la subsp. *somniferum*, suggère qu'elles constituent la base ancestrale de la sélection des cultivars. Le cytotype 4x de la subsp. *setigerum* pourrait avoir une origine récente faisant intervenir les deux sous-espèces. Le génome à 11 chromosomes est certainement allopolyploïde ; l'analyse précise permet de reconnaître 3 groupes de chromosomes : les deux groupes originels du genre *Papaver*, associés à un groupe de 4 chromosomes d'origine inconnue. KADEREIT a suggéré que le passage de 7 à 11 chromosomes avait dû se faire à partir d'un hybride triploïde dont les parents ne sont pas connus (*P. somniferum* peut avoir accidentellement 2n=20 sans perturbation de sa fertilité ; l'hybride triploïde originel aurait 2n=21). Bien que la morphologie de *P. somniferum* soit intermédiaire entre *P. glaucum* Boissier & Hausskn. et *P. gracile* Boissier, la parenté directe de ces espèces n'est pas encore prouvée.

ESPINASSE A. & DOSBA F., *Agronomie* **2**(3) : 281-286, 1982 | HAMMER K. & FRITSCH R., *Kulturpflanze* **25** : 113-124, 1977 | HRISHI N.J., *Genetica* **31** : 1-130, 1960 | KADEREIT J.W., *Bot. Jahrb. Syst.* **106**(2) : 221-244, 1986 | KADEREIT J.W., *Bot. Jahrb. Syst.* **108**(1) : 1-16, 1986 | KADEREIT J.W., *Plant Syst. Evol.* **156** : 189-195, 1987 | MALIK C.P. & al., *Cytologia* **44** : 59-69, 1979.

### *Pseudofumaria lutea*

D'après LIDEN, espèce basée sur x=8 et octoploïde (2n=64), alors que l'espèce voisine *P. alba* (Miller) Lidén serait tétraploïde. D'autres comptages basés sur x=7 ont été publiés (4x ou 8x), mais comme pour le genre *Fumaria*, nous les considérons douteux et donc à vérifier.

## PARNASSIACEAE

Le genre *Parnassia* comprend près de 70 espèces, surtout en Chine et au Japon ; le nombre de base peut varier : x=7-8-9, mais x=9 est beaucoup plus répandu et correspond sans doute au nombre ancestral. Ce nombre peut être admis pour la famille qui, en dehors des parnassies, ne contient qu'une espèce isolée : *Lepuropetalon spathulatum* Elliott. Bien que minuscule, cette espèce des berges de mares temporaires d'Amérique du Sud possède un grand

nombre de chromosomes ( $2n=46$ ) dont l'origine reste méconnue.

### *Parnassia palustris*

Espèce basée sur  $x=9$ , présentant en Europe deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  (avec des  $3x$  et de très rares  $5x$ , ces derniers sans doute formés par fécondation de gamètes non réduits) ; ces deux valences ( $2n=18$  et  $36$ ) apparaissent aussi bien chez le type que chez l'écotype littoral (var. *condensata* Travis & Wheldon). Les polyplodes sont donc autotétraploïdes. Les populations tétraploïdes sont plus nordiques ; existe une large zone de recouvrement au Royaume-Uni et dans le Sud de la Scandinavie. Des populations tétraploïdes existent aussi dans les Alpes orientales. La limite sud ou ouest des tétraploïdes n'est pas précisément connue, mais ne doit pas atteindre la France ; cette limite correspond au centre-est des Pays-Bas, zone couverte par les glaciers lors de la période glaciaire du Riss. Une synthèse détaillée sur cette espèce a été publiée par HULTGÅRD (1987).

BANACH-POGAN E., *Acta Soc. Botanicorum Poloniae* **25**(4) : 675-679, 1956 | BJORGAAS H.H., CEES Univ. Oslo, Master Thesis : 99 p., 2011 | BORGES L. & HULTGARD U.-M., *Bot. J. Linnean Soc.* **142**(4) : 347-372, 2003 | FUNAMOTO T. & KONDO K., *Journal Bot.* **2012** : ID 874256 | GADELLA W.J. & KLIPHUIS E., *Acta Bot. Neerl.* **17**(3) : 165-172, 1968 | GORNALL R.J. & al., *New J. Bot.* **1**(1) : 33-37, 2011 | HULTGÅRD U.-M., *Symbolae Bot. Upsalienses* **28**(1) : 1-128, 1987.

## PHYTOLACCACEAE

Le nombre de base de la famille,  $x=9$ , correspond sans doute au nombre ancestral de l'ensemble des Centrospermales. Cependant, la place des Phytolaccacées a énormément évolué après les études de phylogénie moléculaire. Autrefois considérée comme une famille archaïque dans les Caryophyllales, elle est maintenant placée dans les familles évoluées, les Caryophyllacées se trouvant en position basale. Beaucoup de genres autrefois inclus dans les Phytolaccacées en ont été séparés, pour former un ensemble de petites familles souvent monogénériques. La famille voisine des Pétivériacées, assez importante, semble entièrement basée sur  $x'=18$ . Or, dans les Phytolaccacées, le genre *Gisekia* L. serait aussi basé sur  $x'=18$ . Dans l'état actuel des connaissances cytotoxonomiques de ce groupe, les seules espèces signalées à  $2n=18$  seraient des *Phytolacca* ? Ces mentions devraient être vérifiées, car on pourrait avoir affaire à une paléopolyplodie commune à tout cet ensemble ; avec un nombre de base  $x'=18$ , les *Phytolacca* seraient alors  $2x'-4x'-6x'$ , ce qui placerait *P. americana* au niveau diploïde.

### *Phytolacca americana*

Espèce tétraploïde, sur la base  $x=9$  ( $2n=36$ ).

## PLANTAGINACEAE

Les classifications récentes ont regroupé dans une même famille des groupes très disparates morphologiquement, mais constituant un ensemble monophylétique ; cette famille très diversifiée, ici dénommée PLANTAGINACÉES, pourrait prendre le nom de VERONICACEES. Elle regroupe donc diverses tribus, souvent réduites, dans la région, à 1 ou 2 genres : Gratiolées (*Gratiola*), Antirrhinées (voir ci-dessous), Callitrichées (*Callitriche* et *Hippuris*), Sibthorpiées (*Sibthorpia*), Globulariées (*Globularia*), Digitalidées (*Digitalis*), Véronicées (*Veronica*), Plantaginées (*Litorea* et *Plantago*). La seule tribu très bien définie possédant un nombre important de genres, autrefois inclus dans les SCROFULARIACEES, est celle des Antirrhinées (tribu à nombre de base variable,  $x=6-7-8-9$ ). Le groupe basal de cette tribu comprend les genres *Anarrhinum* et *Kickxia*, tous deux à  $x=9$ . Ce nombre peut donc être considéré comme ancestral ; les autres en sont dérivés par dysploïdie descendante (de façon non linéaire !).

Avec  $x=9$  : genre *Kickxia* (*K. elatine* étant tétraploïde).

Avec  $x=8$  : genres *Antirrhinum* et *Misopates*.

Avec  $x=7$  : genres *Chaenorhinum* et *Cymbalaria*.

Avec  $x=6$  : genre *Linaria* (seule *L. pelisseriana* tétraploïde).

FERNANDES A. & al., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **51** : 37-90, 1977 | OGUTCEN E. & VAMOSI.C., *American J. Bot.* **103**(6) : 1071-1081, 2016 | SUTTON D.A., A revision of tribe *Antirrhineae*. Ed. Oxford Univ. Press, 1988 | VALDES B., *Bol. Real Soc. Espanola Hist. Nat., Biol.*, **67** : 243-256, 1969 | VARGAS P. & al., *Plant Syst. Evol.* **249** : 151-172, 2004 | VIANO J., *Caryologia* **24**(2) : 183-201, 1971.

### *Callitriche*

Nombre de base  $x=5$  (avec dysploïdie jusqu'à 3).

BACZKIEWICZ A. & al., *Biological Lett.* **44**(2) : 103-114, 2007 | DEMARS B.O.L. & GORNALL R.J., *Watsonia* **24** : 389-399, 2003 | PHILBRICK C.T. & LES D.H., *Aquatic Bot.* **68** : 123-141, 2000 | PIJNACKER L.P. & SCHOTSMAN H.D., *Acta Bot. Neerlandica* **37**(1) : 129-135, 1988 | PRANCL J. & al., *PLoS ONE* **9**(9) : e105997 | SCHOTSMAN H.D., Les *Callitriches*. Ed. P. Lechevalier, Paris, 1967 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **9**(1) : 19-52, 1972 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **11**(3) : 241-312, 1977 | VILIANI M. & al., *Israel J. Plant Sci.* **52** : 331-340, 2004.

Avec  $x=5$ .

Sur cette base, deux espèces sont diploïdes ( $2n=10$ ) : *C. obtusangula* et *C. stagnalis*. Deux autres sont tétraploïdes ( $2n=20$ ) : *C. palustris* et *C. platycarpa*. *C. brutia* fait bande à part pour deux raisons : d'une part son nombre de base, et d'autre part une divergence chromosomique entre ses deux sous-

espèces. L'histoire de ces remaniements ne pourra être établie qu'après d'autres études génétiques. Le type possède  $2n=28$  chromosomes ; alors que la sous-espèce *hamulata* en possède  $2n=38$ . Ce dernier chiffre pourrait s'expliquer par l'association du génome de la sous-espèce *brutia* avec celui d'une espèce à  $2n=10$  (pourquoi pas *C. cophocarpa* ?) ! Par contre le nombre de la sous-espèce *brutia* correspond à un taxon hypo hexaploïde :  $x'= (5 + 10) - 1$ . L'historique des autres taxons tétraploïdes n'est pas non plus prouvé. Malgré l'avis de SCHOTSMAN qui suggère une autopolyploïdie chez *C. platycarpa*, différents arguments vont dans le sens d'une origine hybride : la stérilité partielle, l'hétérozygotie de certains locus... La possibilité d'hybridation avec *C. cophocarpa* désigne un des parents (parent femelle) ; l'autre pourrait être *C. stagnalis* (parent mâle : conformité avec la morphologie et la diversité isoenzymatique). Reste *C. palustris*, sans doute aussi allotétraploïde. Nous n'avons pas tenu compte, dans ces commentaires, des comptages de VILIANI & al. (2004), pourtant récents, qui contredisent les résultats des auteurs précédents en signalant des populations diploïdes chez *C. platycarpa* et *C. palustris*. Les très grandes difficultés de détermination et le fait que SCHOTSMAN, spécialiste du genre, n'ait jamais repéré ces cytotypes, nous incitent à la prudence ; d'autres auteurs doivent confirmer ces chiffres avant de les admettre comme valables !

Avec  $x=3$ .

Ajoutons à cette liste une nouvelle espèce trouvée en Île-de-France (ARNAL G. & ANGLADE-GARNIER J., Flore et végétation de l'étang de St-Quentin-en-Yvelines et de ses abords, 2015) : *C. truncata* Gussone subsp. *occidentalis* (Rouy) Schotsman, très originale par son nombre de chromosomes dysploïde  $2n=6$ , basé donc sur  $x=3$  !

### *Chaenorrhinum minus*

Espèce en général diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ). Cette espèce semble très stable en France. Elle montre par contre une grande diversité en Méditerranée orientale. Les populations hexaploïdes doivent être rapportées à la subsp. *litorale* (Willd.) Hayek (et taxons voisins) ; des populations tétraploïdes attribuées à la subsp. *minus* notées aussi en Grèce... Afin de préciser cette variabilité, SPETA a analysé ce groupe, montrant bien que *C. minus* pris au sens strict a toujours  $2n=14$ . Malheureusement, cet auteur fait partie des « spécialistes » mégalos responsables de la déstructuration de la botanique appliquée ! Il réhabilite le genre *Microrrhinum* (Endlicher) Fourreau, position qui n'a qu'un intérêt biologique mineur et qui modifie une fois de plus la nomenclature ; il va sans dire que nous refusons cette proposition ! Nous prenons pour preuve *Microrrhinum praetermissum*, élevé au rang d'espèce. Ce taxon, présent en Île-de-France, correspond pour nous à une mutation de *C. minus*

entretenu par l'autogamie : si bien qu'il n'a aucune valeur taxonomique ! Heureusement, cette assertion est soutenue par des expériences de croisements qui prouvent, sans contestation possible, le caractère monogénique dominant de la mutation glabre. Que faut-il de plus pour ouvrir les yeux des « splitters » ? La conséquence est simple : il vaut mieux rejeter intégralement ce type de travaux et, en attendant des études plus sérieuses, revenir aux remarques sensées de FERNANDES dans *Flora Europaea*.

CHAMPAGNAT M., *Bull. Soc. Bot. France* **99**(7-9) : 301-304, 1952 | SPETA F., *Stapfia* **7** : 72 p., 1980.

### *Cymbalaria muralis*

Espèce diploïde, basée, comme la précédente, sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

EICHHORN A., *Revue Gén. Bot.* **57**(674) : 209-233, 1950.

### *Digitalis*

Nombre de base  $x'=28$ . Ce nombre correspond à une polyploïdie très ancienne, sans doute à partir de  $x=7$ .

*D. lutea* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=56-112$ ). La subsp. *lutea*, seule présente en Île-de-France, correspond au cytotype tétraploïde à  $2n=112$  (ou paléo-octoploïde). Les populations diploïdes se rencontrent en Italie et en Corse et peuvent être regroupées en une subsp. *australis* (Ten.) Arcangeli ; cependant, les populations de Corse semblent morphologiquement et phylogénétiquement plus proches du type. Cette distinction pourrait justifier un traitement différentiel, et s'expliquer par une origine allo-tétraploïde du type ?

CHÈNE P. & al., *Flora Mediterranea* **26** : 11-18, 2016.

*D. purpurea* – Espèce diploïde ( $2n=56$ ), ou paléo-octoploïde.

BUXTON B.H. & DARLINGTON C.D., *The New Phytologist* **31**(4) : 225-240, 1932 | HINZ P.-A., *Candollea* **45**(1) : 125-180, 1990.

### *Globularia bisnagarica*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ). Le nombre de base reste constant dans tout le genre *Globularia*.

CONTANDRIOPOULOS J., *Revue Biol. Ecol. Méditerranéenne* **5**(1) : 3-14, 1978 | LARSEN K., *Botaniska Notiser* **110**(2) : 265-270, 1957.

### *Gratiola officinalis*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=32$ ). Indépendamment de l'isolement phylogénétique qui justifie pour certains la séparation d'une famille des Gratiolacées, ce genre présente une diversité étonnante des nombres de chromosomes, et même des nombres de base ( $x=7-8-9-11-15$ ), encore peu expliquée.

ESTES D. & SMALL R.L., *Systematic Bot.* **33**(1) : 176-182, 2008.

### *Hippuris vulgaris*

Espèce tétraploïde, basée, comme la précédente, sur  $x=8$  ( $2n=32$ ).

### *Kickxia*

Nombre de base  $x=9$  ( $-10$ ).

GHEBREHIWET M., *Nordic J. Bot.* **20**(6) : 655-690, 2001.

*K. elatine* – Espèce tétraploïde ( $2n=36$ ). Nombre valable pour les deux sous-espèces présentes en France.

*K. spuria* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

AL MOUEMAR A. & GASQUEZ J., 6<sup>ème</sup> Colloque int. Ecol., Biol., Syst. Mauvaises Herbes **2** : 319-325, 1980.

### *Linaria*

Nombre de base  $x=6$ .

RANJBAR M., & NOURI S., *J. Cell Molecular Research* **7**(2) : 115-132, 2015.

Cinq espèces sont diploïdes ( $2n=12$ ) : *L. arvensis*, *L. repens*, *L. simplex*, *L. supina*, *L. vulgaris*. Une seule espèce est tétraploïde ( $2n=24$ ) : *L. pelisseriana*, plante pourtant très originale et à écologie très stricte. Il s'agit sans doute de populations autotétraploïdes ayant éliminé la plupart des diploïdes ; les 2x relictuels n'ont été trouvés que sur l'Etna : à rechercher ailleurs !

### *Littorella uniflora*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=6$  ( $2n=24$ ). Le genre n'est représenté que par trois taxons, souvent traités comme trois espèces distinctes, mais pouvant très bien être groupés en 3 sous-espèces. Un de ces taxons se localise à l'Amérique du Nord, un autre à la Patagonie, le dernier à l'Europe ; trois pôles issus d'une même souche et maintenant géographiquement isolés.

### *Misopates orontium*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ), nombre identique à celui du genre *Antirrhinum* auquel le genre *Misopates* pourrait être inclus.

### *Plantago*

Nombre de base  $x=6$ , comme pour *Littorella* ; dysploïdie conduisant à  $x=5$  ( $-4$ ), avec des polyploïdes atteignant 16x.

BRULLO S. & al., *Candollea* **40**(1) : 217-230, 1985 | DIETRICH H., *Wissenschaftliche Zeitschrift FSU Jena, Math.-Nat. Reihe*, **24** : 437-461, 1975 | DIETRICH H., *Wissenschaftliche Zeitschrift FSU Jena, Math.-Nat. Reihe*, **29** : 559-587, 1980 | FERNANDES A. & FRANÇA F., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **46** : 465-501, 1972 | PRAMANIK S. & SEN RAYCHAUDHURI S., *Botanical Review* **63**(2) : 124-139, 1997 | RHAN K., *Botanisk Tidsskrift* **53**(4) : 369-378, 1957 | RAHN K., *Bot. J. Linnean Soc.* **120** : 145-198, 1996 | RUNEMARK H., *Botaniska Notiser* **120** : 9-16, 1967.

Avec  $x=6$ .

Trois espèces sont toujours diploïdes en France ( $2n=12$ ) : *P. arenaria*, *P. lanceolata* et *P. major* (les deux sous-espèces françaises).

CZAPSKA D., *Acta Soc. Bot. Poloniae* **28**(1) : 129-142, 1959 | DHAR M.K. & al., *Annals Bot.* **97** : 541-548, 2006 | JAIN K.K., *Cytologia* **43** : 345-349, 1978 | SHARMA P.K. & al., *Annals Bot.* **57** : 145-154, 1986.

Concernant *P. lanceolata*, des populations tétraploïdes existent en Sicile ; l'origine et la valeur de ces populations méritent des études complémentaires : à considérer pour l'instant comme un cytotype autotétraploïde local. Concernant le complexe de *P. major*, les populations 4x (*P. asiatica* L.) ou 6x (*P. formosana* L.) d'Extrême-Orient ont été séparées de *P. major* strictement diploïde, car sans doute allopolyploïdes (même si *P. major* représente un des parents probable de ces taxons). Par contre, *P. media* présente trois cytotypes principaux : 2x-(3x)-4x-6x ( $2n=12-24-36$ ). Le cytotype 6x pourrait être accidentel, par doublement du nombre lors d'une hybridation entre 2x et 4x. Etant donnée la répartition des deux principaux cytotypes, les populations franciliennes devraient être toutes tétraploïdes ( $2n=24$ ). En France, le cytotype originel diploïde, essentiellement sibérien, n'a pour l'instant été signalé que dans le S des Alpes et l'O des Pyrénées.

EL-BAKATOUSHI R. & RICHARDS A.J., *Cytologia* **70**(4) : 365-372, 2005 | ISHIKAWA N. & al., *American J. Bot.* **96**(9) : 1627-1635, 2009 | JAIN K.K., *Caryologia* **31**(2) : 179-182, 1978 | PALERMO A.M. & al., *Plant Biosystems* **144**(3) : 573-581, 2010 | RHAN K., *Botanisk Tidsskrift* **51** : 300-307, 1954 | SAGAR G.R. & HARPER J.L., *J. Ecol.* **52**(1) : 189-221, 1964 | VAN DIJK P. & al., *Biol. J. Linnean Soc.* **46** : 315-331, 1992 | VAN DIJK P. & BAKX-SCHOTMAN T., *Molecular Ecology* **6**(4) : 345-352, 1997.

Avec  $x=5$ .

*P. coronopus* – Espèce très variable entièrement basée sur  $x=5$ . La sous-espèce *coronopus*, la seule présente en Île-de-France, est diploïde ( $2n=10$ ) ; la subsp. *weldenii* (Reichenbach) Arcangeli est tétraploïde et méditerranéenne. On trouve régulièrement des individus apparemment trisomiques ( $2n=11$ ), à étamines avortées, mais produisant des graines normales. En fait, le chromosome surnuméraire ne semble pas homologue d'un des 5 chromosomes de base, et a une taille plus petite. On peut donc le considérer comme un chromosome B, responsable d'une stérilité mâle. Les comptages tétraploïdes chez la subsp. *coronopus* correspondent à de l'endopolyploïdie.

BÖCHER T.W. & al., *Hereditas* **41**(3-4) : 423-453, 1955 | GORENFLOT R., *Adansonia* **4**(3) : 393-417, 1964 | PALIWAL R.L. & HYDE B.B., *American J. Bot.* **46**(6) : 460-466, 1959.

### *Sibthorpia europaea*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

HEDGERG O., *Caryologia* **28**(2) : 251-260, 1975.

### *Veronica*

Nombre ancestral sans doute  $x=9$ , avec plusieurs cas de dysploïdie descendante.

ALBACH D.C. & GREILHUBER J., *Annals of Bot.* **94** : 897-911, 2004 | ALBACH D.C. & al., *Annals Missouri Bot. Garden* **95**(4) : 543-566, 2008 | FISCHER M., *Österreichische Bot. Zeitschrift* **116** : 430-443, 1969 | PEEV D., *Phytology (Fitologiya)* **2** : 42-46, 1975 | SANCHEZ AGUDO J.A., in MARHOLD K. *Taxon* **60**(6) : 1795/E65-E70, 2011 | TASKOVA R.M. & al., *Plant Biology* **6** : 673-682, 2004.

Nous avons classé les espèces selon une dysploïdie descendante. Cependant, ce phénomène s'étant produit plusieurs fois dans différents groupes de véroniques, le même nombre se retrouve chez des véroniques appartenant à des séries indépendantes !

Avec  $x=9$  : 7-8 espèces appartenant à 4 phyllums. Deux espèces strictement diploïdes ( $2n=18$ ) : *V. praecox* et *V. scutellata*. Quatre espèces voisines ont une double valence,  $2x$  et  $4x$  ( $2n=18-36$ ) : d'une part *V. anagallis-aquatica* et *V. beccabunga*, et d'autre part *V. montana* et *V. officinalis*.

*V. anagallis-aquatica* correspond à un complexe assez inextricable, dont nous n'avons, en Île-de-France, que les éléments occidentaux. Sur les trois taxons de haut rang présents, l'un est diploïde (*V. anagalloides*,  $2n=18$ ), et les autres tétraploïdes (les deux sous-espèces de *V. anagallis-aquatica*,  $2n=36$ ). Nous avons maintenu le statut d'espèce pour *V. anagalloides* sur cette base. Cependant, une subsp. *lysimachioides* (Boissier) M.A. Fischer de *V. anagallis-aquatica* a été décrite au Proche-Orient bien que diploïde ; une subsp. *heureka* M.A. Fischer de *V. anagalloides* a aussi été décrite de cette région bien que tétraploïde, avec des caractères tendant vers *V. anagallis-aquatica* ; des intermédiaires semblent bien exister en France, malgré les deux niveaux de ploïdie ; enfin des populations tétraploïdes de *V. anagalloides* ont été trouvées en Espagne... Autant d'arguments pour atténuer la valeur de *V. anagalloides* qui peut être ramenée à une simple subsp. *anagalloides* (Gussone) Battandier, certains taxons de FISCHER devant sans doute être revus à la baisse.

LAWALREE A., *Bull. Jard. bot. Etat Bruxelles* **23**(3-4) : 383-389, 1953 | ÖZTÜRK A. & FISCHER M.A., *Plant Syst. Evol.* **140** : 307-319, 1982 | SAEIDI-MEHRVARZ S. & KHARABIAN A., *Turkish J. Bot.* **29** : 263-267, 2005.

Chez *V. beccabunga*, espèce proche du groupe précédent, la plupart des populations sont diploïdes ( $2n=18$  ; valable pour toutes les sous-espèces). Des individus tétraploïdes, sans doute favorisés par la forte multiplication végétative, apparaissent sporadiquement dans l'aire générale de la subsp. *beccabunga* (notés en Italie, Pologne, Suède...), et sont vraisemblablement dérivés des  $2x$  par autopolyploïdie.

Chez *V. montana*, presque toutes les populations sont diploïdes ( $2n=18$ ), au point que la valence tétraploïde pourrait s'avérer accidentelle (uniquement signalée dans le Var).

Chez *V. officinalis*, les populations diploïdes semblent localisées à des zones relictuelles,

disséminées dans l'aire générale (signalées au Portugal, en Sibérie, en Suède...). Elles ont partout été supplantées par les individus tétraploïdes, ce qui est certainement le cas en Île-de-France.

BOCQUET G. & al., *Bauhinia* **3**(2) : 229-242, 1967 | MUNOZ-CENTENO L.M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **155** : 65-81, 2007.

Reste le groupe de *V. hederifolia*.

*V. hederifolia* – Espèce basée sur  $x=9$ , formant un complexe polyploïde. La variété *hederifolia* est allohexaploïde ( $2n=54$ ), sans doute formée par l'association des génomes : var. *lucorum* Klett & Richter (= subsp. *lucorum* (Klett & Richter) Hartl) tétraploïde + subsp. *triloba* (Opiz) Celak. (taxon diploïde méditerranéen). Nous plaçons le taxon « *lucorum* » en variété car il est moins isolé que son cousin méridional : deux génomes en commun avec la variété type, et formation de populations intermédiaires.

FISCHER M., *Österr. Bot. Zeitschr.* **114** : 189-233, 1967 | FISCHER M., *Boletín Soc. Hist. Nat. Baleares* **18** : 5-20, 1973 | GADELLA W.J. & KLIPHUIS E., *Bot. Tidsskrift* **69**(4) : 245-247, 1975 | GADELLA W.J., *Gorteria* **10** : 29-40, 1980 | NORDENSTAM B. & NILSSON Ö., *Botaniska Notiser* **122** : 233-247, 1969 | SAARISALO A., *Annales Bot. Fennici* **8**(2) : 152-155, 1971.

Avec  $x=8$  : 4 espèces appartenant à 2 phyllums.

Deux de ces espèces sont diploïdes ( $2n=16$ ) : *V. arvensis* et *V. verna*.

*V. austriaca* – Espèce appartenant à un groupe très complexe encore mal résolu, surtout en France, et très controversé. On y trouve cinq niveaux de ploïdie :  $2x-4x-6x-8x(-10x)$ , basés sur  $x=8$  ( $2n=16-32-48-64-80$ ). Les remarquables travaux de PADILLA-GARCIA & al. permettent enfin de mieux comprendre la situation en France, pays de transition entre deux zones de diversification de ce complexe : la péninsule ibérique et l'Europe centrale. Malheureusement, défaut inhérent aux traitements modernes des complexes polyploïdes, ce groupe est éclaté en une vingtaine d'espèces, ce qui nous paraît nettement excessif. En analysant objectivement les résultats concernant la France, nous acceptons trois espèces. Un premier taxon correspond aux populations diploïdes ( $2n=16$ ) localisées à la région méditerranéenne, depuis l'Espagne jusqu'à l'Italie : *V. orsiniana* Tenore. Un deuxième taxon correspond aux populations continentales diploïdes qui n'atteignent la France que dans les Alpes : *V. prostrata* L. En dehors de ces deux taxons nettement localisés (très éloignés de l'Île-de-France), les populations françaises appartiennent toutes à un ensemble polyploïde en réseau ; conformément aux dispositions prises dans la Flore d'Île-de-France nous préférons un regroupement en une seule espèce collective, position bien illustrée par le manque de résolution de l'arbre phylogénétique basé sur le séquençage d'ADN. Cette espèce doit prendre le nom de *V. austriaca* ! Le type de *V. austriaca*, hexaploïde, n'atteint pas la France. Cependant, un taxon voisin, lui aussi hexaploïde, a été signalé en France : la « subsp. *dentata* (F.W.

Schmidt) Watzl ». Ce taxon, lui aussi hexaploïde, ne nous paraît pas assez distinct du type pour mériter un niveau de sous-espèce ; la preuve d'une différenciation des génomes nous paraît indispensable, car les parents pourraient être les mêmes. Il n'est de toute façon présent que dans le NE, et toutes les populations méritent une confirmation. La subsp. *teucrium* (L.) D.A. Webb, taxon octoploïde (2n=64) à larges feuilles, atteint seulement le Nord-Est de la France ; les autres signalements dans le Bassin parisien semblent erronés, mais tout dépend des limites assignées à cette sous-espèce. Restent deux taxons polyploïdes pour le reste de la France, séparés en deux espèces par les spécialistes, mais que nous traiterons en sous-espèces de *V. austriaca* ! La sous-espèce *scheereri* paraît stable sur toute son aire, toujours tétraploïde (2n=32). Sa morphologie la rapproche de *V. prostrata*, d'Europe centrale et orientale (voir ci-dessus), à laquelle elle a souvent été subordonnée ; elle pourrait posséder son génome diploïde. Il faut cependant envisager un autre parent pour expliquer la couleur bleu vif des fleurs ; à rechercher parmi les populations diploïdes apparentées à *V. austriaca* en Europe de l'Ouest : pourquoi pas *V. orsiniana* ? Au niveau espèce, le nom doit devenir *V. satureiifolia*. Ce nom a été attribué par POITEAU & TURPIN dans leur flore parisienne ; l'imprécision du dessin a obligé à désigner un épitype pour valider ce nom : il provient de la forêt de Fontainebleau ! La plupart des populations françaises appartiennent cependant à l'autre taxon, octoploïde (2n=64), que nous avons rapporté dans la Flore d'Île-de-France à la subsp. *dubia*, nom parfaitement adapté à la situation. Cependant, faute de typification, on ne sait pas à quel taxon se rapporte ce nom ; nous avons pensé, étant donnée la localisation des populations (pelouses d'altitude dans le Dauphiné ou les Pyrénées), qu'il pouvait s'agir du même taxon que celui largement réparti en France ; mais les auteurs espagnols ont plutôt rapporté ce binôme à *V. orsiniana* diploïde (à confirmer). Au niveau sous-espèce, il semble donc plus pertinent d'utiliser le nom de subsp. *vahlilii* (Gaudin) D.A. Webb. Pour ceux qui souhaitent élever ce taxon au rang d'espèce le nom doit devenir *V. angustifolia* (Vahl) Bernh. Pour nous, dans l'état actuel des connaissances, le niveau de sous-espèce est maximal ! En effet, la phylogénie moléculaire sépare tellement peu les deux taxons franciliens que l'on peut penser à des octoploïdes directement dérivés des tétraploïdes, et possédant donc les deux mêmes génomes de base. La philosophie suivie dans notre flore conduit à un niveau de variétés ! Ce phénomène se retrouve d'ailleurs chez diverses véroniques (*V. chamaedrys*, *V. montana*, *V. officinalis*, *V. serpyllifolia*...). Rappelons que le seul critère de distinction est très secondaire : la pilosité des capsules !

ANDRES-SANCHEZ S. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **159** : 68-87, 2009 | BRANDT J.-P., *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat., Sér. Bot.*, **84** : 35-88, 1961 | KÜPFER P., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. Nat.* **92** : 31-48, 1969 | MARTINEZ-ORTEGA M.M. & al.,

*Systematic Bot.* **29**(4) : 965-986, 2004 | PADILLA-GARCIA N. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **119** : 196-209, 2018 | ROJAS-ANDRES B.M. & MARTINEZ-ORTEGA M.M., *Phytotaxa* **285**(1) : 1-100, 2016.

*V. chamaedrys* – Espèce possédant deux cytotypes : 2x et 4x (2n=16-32). En Europe de l'Est, les tétraploïdes apparaissent indépendamment du profil génétique, montrant que la polyploïdie n'est pas corrélée aux caractères morphologiques : elle est polyphylétique. Tout au plus, les populations tétraploïdes élargissent-elles l'aire vers le nord, reléguant les diploïdes à des zones plus méridionales. Seule la subsp. *chamaedrys* est présente en Europe occidentale (remplacée en Grèce par la subsp. *chamaedryoides* (Bory & Chaub.) M.A. Fischer) ; on peut supposer que le comportement est comparable chez nous : les populations autotétraploïdes dominent certainement (2n=32), mais il faudrait rechercher des populations diploïdes relictuelles.

BARDY K.E. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **57** : 771-786, 2010.

Avec  $x=7$  : 7(-8) espèces appartenant à 3 phyllums. Quatre de ces espèces sont diploïdes (2n=14) : *V. acinifolia*-*V. triphyllus*-*V. filiformis* et *V. polita*. Des individus tétraploïdes accidentels ont été repérés parmi les diploïdes chez *V. acinifolia* (Espagne). Deux de ces espèces sont tétraploïdes (2n=28) : *V. agrestis*-*V. persica*-(plus *V. opaca* douteuse en Île-de-France). Seule l'origine de *V. persica* a été argumentée. Ce taxon allotétraploïde aurait pour parents diploïdes *V. polita*, plante archéophyte originaire du N de l'Iran, et *V. ceratocarpa* C.A. MEYER, plante s'étendant du Caucase au N de l'Iran. L'origine de *V. agrestis* reste hypothétique. Un des parents serait aussi *V. polita*, cette fois associée à *V. francispetae* Fischer.

FISCHER M.A., *Plant Syst. Evol.* **155** : 105-132, 1987.

Une seule posséderait deux valences : *V. serpyllifolia*, 2x ou 4x (2n=14-28). La plupart des populations sont cependant diploïdes ; les comptages tétraploïdes n'ont, pour l'instant, été signalés qu'en Europe centrale et orientale (stabilité à confirmer !).

MARTINEZ-ORTEGA M.M. & RICO E., *Bot. J. Linnean Soc.* **135** : 179-194, 2001.

Avec  $x'=26$ .

Seule l'espèce américaine *V. peregrina* possède ce nombre (2n=52). Il est en fait dérivé d'un groupe à  $x=9$  (sous-genre *Beccabunga*) : il s'agit donc d'un taxon hypohexaploïde (6 x 9 – 2), sans doute obtenu par fusion de deux chromosomes.

Avec  $x'=17$ .

Ce nombre caractérise un ensemble de véroniques très originales, parfois séparées dans un genre (= sous-genre *Pseudolysimachium*). Ce nombre paléopolyploïde pourrait correspondre à une hypotétraploïdie (2 x 9 – 1), car ce groupe semble génétiquement éloigné de taxons à  $x=8$ . Ce groupe ne comprend chez nous que *V. spicata*, qui possède deux cytotypes : 2x' et 4x' (2n=34-68). En fait, cette espèce appartient à un complexe très diversifié en

Europe de l'Est. Mais, comme chez *V. chamaedrys*, les cytotypes ne correspondent pas aux entités morphologiques ; les deux niveaux existent chez les trois taxons : « *barrelieri* » et « *orchidea* » plus souvent diploïdes, et *spicata* plus souvent tétraploïde. Entre ces trois pôles morphologiques (auxquels on peut ajouter « *incana* ») existent des nuages hybridogènes qui ont parfois été décrits en taxons infraspécifiques, ou même en espèces ! Les 4 groupes cités ci-dessus ne devraient donc constituer que 4 sous-espèces, impliquant un abaissement des niveaux taxonomiques de tous les autres taxons de ce groupe. Plus près de nous, la « sous-espèce » *hybrida* (L.) Gaudin, décrite du Royaume-Uni, ne semble pas avoir plus de valeur (écotype tétraploïde). La plupart des populations diploïdes se localisent à l'Europe de l'Est ; justement au contact avec les autres taxons diploïdes du groupe. En dehors de cette zone d'origine, nous n'avons trouvé mention de populations diploïdes qu'en Suisse et en Espagne ; peut-être zones refuges de populations relictuelles de l'ancêtre diploïde. En Île-de-France, l'espèce est certainement tétraploïde ( $2n=68$ ) ; impossible, pour l'instant de savoir s'il s'agit d'un simple doublement du nombre de chromosomes, ou si un des nombreux taxons d'Europe de l'Est a participé à sa formation.

BARDY K.E. & al., *Taxon* **60**(1) : 108-121, 2011 | KUKKONEN I., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 35-46, 1986 | TRAVNICEK B. & al., *Folia Geobot.* **39** : 173-203, 2004 | WILSON G.B. & al., *J. Ecol.* **88** : 890-909, 2000.

## PLUMBAGINACEAE

On peut considérer deux sous-familles. Les Staticoïdées, plus spécialisées, contiennent les deux grands genres *Armeria* et *Limonium* Miller ; elles sont basées sur  $x=9$  (avec dysploïdie descendante 8-7-6) ! L'autre sous-famille, celle des Plumbaginoïdées, a une position plus basale et semble dériver de  $x=7$ . Le passage entre ces deux phylums n'étant pas résolu, un doute subsiste sur le nombre de chromosomes de l'ancêtre commun. Le genre *Armeria* contient plus d'une centaine d'espèces, avec un pôle de diversité centré sur l'Espagne. Genre très homogène : pratiquement toutes les espèces sont diploïdes ( $2n=18$  ; rares populations  $3x$  ou  $4x$ ). La seule espèce d'Île-de-France présente une homogénéité dans toutes les plaines tempérées du territoire, toujours sur des sols filtrants et calcaires ; la situation se complique dans le Midi, et en particulier dans le Sud-Est de la France où plusieurs sous-espèces ont été décrites, mais sans variation du nombre de chromosomes.

BAUMEL A. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **159** : 255-267, 2009 | LLEDO M.D. & al., *Plant Systematics Evol.* **229** : 107-124, 2001.

## *Armeria arenaria*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

## POLYGALACEAE

D'après PAIVA, le nombre de base de la famille pourrait être  $x=7$  ; mais cette proposition découle uniquement de la fréquence des multiples de 7, sans tenir compte des variations encore méconnues des genres ancestraux.

### *Polygala*

Nombre de base variable (5-6-7-8-9), sans qu'il soit possible de déterminer le nombre ancestral ( $x=5$  pour PAIVA, mais les données sont insuffisantes ; 10 est plus vraisemblable). Toutes les espèces régionales sont basées sur le nombre secondaire  $x'=17$  dont l'origine est encore incertaine.

FEARN G.M., *Watsonia* **10** : 371-383, 1975 | GLENDINNING D.R., *Nature (London)* **188** : 604-605, 1960 | HEUBL G.R., *Mitt. Bot. München* **20** : 205-428, 1984 | LACK A.J., *New Phytologist* **130** : 217-223, 1995 | PAIVA J., *Collectanea Bot. (Barcelona)* **17**(2) : 191-203, 1988 | PAIVA J.A.R., *Fontqueria* **50** : 1-346 (70-82), 1998.

Sur les 5 espèces régionales, quatre sont diploïdes ( $2n=34$ ) : *P. amarella*, *P. calcarea*, *P. comosa*, *P. serpyllifolia*.

Par contre, *P. vulgaris* est sans doute toujours allotétraploïde ( $2n=68$  ; autres comptages douteux, les diploïdes tous à vérifier). Il associe sans doute les génomes de *P. serpyllifolia*, auquel il ressemble beaucoup dans les milieux frais, et d'un taxon du groupe *comosa-nicaeensis*. Certains phénomènes de convergence avec *P. calcarea* sur les pelouses calcaires seraient dus à une introgression de certains gènes dans *P. vulgaris*.

## POLYGONACEAE

Les ancêtres de cette famille isolée sont encore assez méconnus ; la souche se situe parmi les genres tropicaux ligneux dont on ne connaît pas encore l'évolution chromosomique. A partir de ces genres archaïques se sont séparés deux sous-familles, les Eriogonoïdées, non représentées en France (diversifiées en Amérique), et les Polygonoïdées. Toutes les espèces françaises appartiennent à cette sous-famille, dont le nombre de base se situe vers 11-12-13, ce dernier nombre caractérisant un des genres les plus ancestraux : *Oxygonum* Campd. d'Afrique de l'Est.

LOUSLEY J.E. & KENT D.H., *BSBI Handbook* n°3 : 205 p., 1981 | PAUWELS L., *Bull. Soc. Royale Bot. Belg.* **91**(2) : 291-297, 1959 | WCISLO H., *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **20** : 153-165, 1977.

### *Bistorta officinalis*

Espèce basée sur  $x=12$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=24-48$ ). Cependant, presque tous les comptages aboutissent à une valence tétraploïde. Le cytotype  $2x$  mérite une vérification et, s'il est stable, une précision de son aire de répartition ; pour l'instant mentionné en Italie, et à l'étage alpin au Maroc (ou encore plus loin au Japon) : populations relictuelles ?

### *Fallopia*

Nombre de base  $x=10$  ou  $11$

BAILEY J. & STACE C.A., *Plant Syst. Evol.* **180** : 29-52, 1992.

Avec  $x=10$ .

*F. convolvulus* – Espèce tétraploïde ( $2n=40$ ).

Le signalement de populations diploïdes n'a jamais été confirmé : plus vraisemblablement allo-tétraploïde. Cette espèce a migré en France, sans doute avec l'agriculture (archéophyte). Son origine reste mystérieuse : sans doute Asie orientale.

*F. dumetorum* – Espèce diploïde ( $2n=20$ ).

Avec  $x=11$  (espèces parfois séparées dans un genre *Reynoutria*).

BAILEY J.P. & WISSKIRCHEN R., *Nordic J. Bot.* **24** : 173-200, 2006 | BAILEY J.P. & al., *Ecol. Res.* **22** : 920-928, 2007 | HOLLINGSWORTH M.L. & BAILEY J.P., *Watsonia* **23** : 111-121, 2000 | KIM J.Y. & PARK C.-W., *Brittonia* **52**(1) : 34-48, 2000 | MANDAK B. & al., *Annals Bot.* **92** : 265-272, 2003 | MANDAK B. & al., *Plant Systematics Evol.* **253** : 219-230, 2005 | SUDA J. & al., *Preslia* **82** : 97-106, 2010 | TIEBRE M.-S. & al., *American J. Bot.* **94**(11) : 1900-1910, 2007.

*F. japonica* présente deux cytotypes :  $4x$  et  $8x$ . Il faudrait vérifier si la situation rencontrée au Royaume-Uni ou en Europe centrale se retrouve en France. Deux types de populations ont été introduites : la var. *compacta*, toujours  $4x$  ( $2n=44$ ), et la var. *japonica* dont seul le cytotype  $8x$  ( $2n=88$ ) est pour l'instant signalé (le cytotype  $4x$  existe dans la nature au Japon). Tous les auteurs ayant analysé les populations européennes semblent confirmer qu'un seul clone de *F. japonica* var. *japonica* a été introduit ; ils ne trouvent aucune variabilité, et les populations seraient toujours mâles-stériles ! Ce cytotype octoploïde semble dominant en Île-de-France. Des comptages effectués à partir de semences montrent  $2n=env. 54$  ; ils ont été interprétés comme le résultat d'une hybridation par du pollen de *F. baldschuanica* (Regel) Holub, liane souvent utilisée comme plante ornementale. On pourrait penser à des plantules pentaploïdes à  $2n=55$ , la petite taille des chromosomes rendant les comptages difficiles ; cependant, BAILEY a confirmé la fécondation par *F. baldschuanica* en analysant le caryotype : présence de 10 chromosomes plus grands. Nous avons vérifié  $2n = env. 54$  sur plantules à Beynes !

BAILEY J.P., *Watsonia* **17** : 163-164, 1988.

*F. sachalinensis* est généralement tétraploïde ( $2n=44$ ) ; les populations pures semblent très rares dans la région. En Extrême-Orient existeraient des

cytotypes  $4x-6x-8x$  ; en Corée, ce taxon devient dodécaploïde ( $2n=132$  ; avec des intermédiaires  $9x$ ), mais ce cytotype, confiné sur une île, n'a semble-t-il jamais été exporté. Les hauts polyploïdes ont été confirmés en Europe de l'Est ; il faudrait vérifier qu'il ne s'agit pas de rétrocroisements avec « *F. japonica* ». En fait, de nombreuses populations doivent correspondre à l'hybride entre ces deux espèces, et plus particulièrement celui issu du cytotype octoploïde de *F. japonica* avec le cytotype tétraploïde de *F. sachalinensis*. L'hybride possède donc en général  $2n=66$  chromosomes. Nous avons réalisé quelques comptages sur des populations franciliennes correspondant à de tels hybrides. Or les comptages offrent tous les niveaux de ploïdie depuis  $4x$  jusqu'à  $8x$  ! De rares populations  $4x$  ou  $8x$  pourraient se former par rétrocroisements. Mais cette diversité fait penser à de la mixoploïdie, phénomène non signalé et donc à confirmer.

### *Persicaria*

Nombre de base  $x=10$  ou  $11$ .

CONSAUL L.L. & al., *Canadian J. Bot.* **69**(10) : 2261-2270, 1991 | KIM S.-T. & DONOGHUE M.J., *Amer. J. Bot.* **95**(9) : 1122-1135, 2008 | KIM S.-T. & al., *PNAS* **105**(34) : 6 pp., 2008.

Deux espèces annuelles sont diploïdes ( $2n=20-22$ ) : *P. hydropiper* et *P. lapathifolia*. *P. hydropiper* possède fondamentalement  $2n=20$ . Des individus à  $2n=22$  ont été signalés (Inde ; Amérique du Nord), mais leur présence sporadique incite à les considérer comme accidentels (voire douteux) : à confirmer. Par contre, toutes les populations de *P. lapathifolia* d'Europe semblent posséder  $2n=22$ . Les travaux de KIM & al. modifient cependant la conception que nous avons de *P. lapathifolia*. Nos observations rejoignent celles de TIMSON, pour considérer l'absence de réel hiatus entre les différents morphotypes, aussi distincts soient-ils ! Les comptages effectués sur ces différents morphotypes donnent toujours  $2n=22$ , aussi bien en Europe qu'au Moyen-Orient ou en Sibérie. L'allotétraploïdie des populations américaines (?) correspond-elle à un phénomène local : néo-taxons formés lors d'une phase d'expansion, comme chez les salsifis ? Etant données les espèces parentes, il s'agirait plutôt de taxons d'Extrême-Orient non décrits, et sans doute différents des noms attribués par l'auteur.

TIMSON J., *Watsonia* **5**(6) : 386-395, 1963.

Trois espèces annuelles sont tétraploïdes ( $2n=40-44$ ) : *P. maculosa* - *P. minor* - *P. mitis* (mentions diploïdes sans doute erronées). L'origine de ces trois plantes sans doute allotétraploïdes n'est pas totalement résolue.

*P. maculosa* – Sans doute formée de l'association des génomes de *P. foliosa* (H. Lindberg) Kitagawa + *P. lapathifolia*.

*P. minor* – Contiendrait aussi un génome de *P. foliosa*, mais l'autre parent n'est pas connu (peut-être *P. hydro Piper*).

*P. mitis* – Origine à rechercher : la morphologie suggère une parenté avec *P. hydro Piper*.

Reste *P. amphibia*, plante vivace rhizomateuse basée sur  $x=11$ , qui présente au moins 3 cytotypes : surtout  $6x-8x$  ( $2n=66-88-96/100$ ). Les comptages compris entre 92 et 100 pourraient, sur cette base, correspondre à des populations nanoploïdes, avec une fréquente aneuploïdie, peut-être liée au génome non balancé. Les populations octoploïdes semblent les plus fréquentes.

### *Polygonum*

Nombre de base  $x=10$ .

GASQUEZ J. & al., *Annales Amélioration Plantes* **28**(5) : 567-577, 1978 | KRZAK J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* **24** : 1-10, 1982 | McNEILL J., *Canadian J. Bot.* **59**(12) : 2744-2751, 1981 | MEERTS P., *Oecologia* **92** : 442-449, 1992 | MEERTS P. & al., *Plant Syst. Evol.* **173** : 71-89, 1990 | MEERTS P. & al., *Plant Syst. Evol.* **211** : 239-256, 1998 | RAFFAELLI M., *Webbia* **35**(2) : 361-406, 1982 | STYLES B.T., *Watsonia* **5**(4) : 177-214, 1962 | WOLF S.J. & McNEILL J., *Canadian J. Bot.* **65**(4) : 647-652, 1987.

*P. aviculare* – Espèce présentant deux valences :  $4x$  et  $6x$ . Certains auteurs ont découpé cette espèce à l'excès : ainsi KRZAK ne distingue pas moins de 5 espèces, plusieurs d'entre elles présentant les deux cytotypes. Il est très difficile de comparer les différentes publications, car les auteurs n'ont pas toujours la même compréhension des taxons de ce complexe. SI KRZAK a raison sur certains points (les  $4x$  de la subsp. *aviculare* correspondent à son « *P. monspeliense* », ses signalements de « *P. aequale* » (= subsp. *depressum*) hexaploïdes ou de « *P. neglectum* » (sans doute attribuables à la subsp. *rurivagum*) tétraploïdes doivent être vérifiés : peut-être des populations hybridogènes ? Il vaut mieux revenir à des comptages plus raisonnés (travaux de MEERTS & al.), quitte à recomplexifier le tableau dans l'avenir. La sous-espèce *rurivagum* semble la plus distincte : nous la considérons par défaut comme toujours hexaploïde ( $2n=60$ ). A l'inverse, la sous-espèce *depressum*, adaptée aux milieux tassés et piétinés, semble toujours tétraploïde ( $2n=40$ ). Reste la sous-espèce *aviculare*, faisant le milieu entre les deux précédentes, et possédant deux cytotypes : l'un hexaploïde très commun dans les cultures et autres milieux secondaires, et l'autre tétraploïde se distinguant par son cycle court et sa floraison abondante et précoce. L'origine de ces plantes polyploïdes n'est pas du tout déterminée. Le signalement récent, en Russie, d'un taxon diploïde attribué à *P. aviculare* pourrait apporter une réponse partielle à ce problème. Ce taxon  $2x$  (s'il n'est pas accidentel) ne peut cependant être qu'un des parents du complexe, car les sous-espèces et cytotypes  $4x$  et  $6x$  semblent plutôt allopolyploïdes.

*P. bellardii* – Espèce diploïde ( $2n=20$ ).

RAFFAELLI M., *Webbia* **33**(2) : 327-342, 1979.

### *Rumex*

Nombre de base  $x=7(-8)$  pour les oseilles,  $x=10$  pour les patiences. Le nombre de base ancestral semble  $x=10$  ; suit une disploïdie descendante :  $x=10-9-8-7$  (rarement jusqu'à 4), compliquée, à partir de  $x=8$  d'une dioécie. Ce genre a été éclaté, par certains auteurs, en quatre genres pour la flore française, dont trois présents en Île-de-France (*Acetosa-Acetosella-Rumex*) ; le niveau de sous-genres nous paraît amplement suffisant pour rendre compte de cette diversité.

DEGRAEVE N., *Caryologia* **28**(2) : 187-201, 1975 | GARCIA C. & al., *Acta Bot. Malacitana* **14** : 129-140, 1989 | ICHIKAWA S. & al., *Canadian J. Genet. Cytol.* **13**(4) : 842-863, 1971 | LÖVE A., *Hereditas* **28**(3-4) : 289-296, 1942. | LÖVE A., in LÖVE A., *Taxon* **35**(3) : 611-613, 1986 | LÖVE A. & KAPOOR B.M., *Cytologia* **32** : 328-345, 1968 | NAVAJAS-PÉREZ R. & al., *Mol. Biol. Evol.* **22**(9) : 1929-1939, 2005 | NAVAJAS-PÉREZ R. & al., *Cytogenetic Genome Res.* **124** : 81-89, 2009.

Avec  $x=7$ .

*R. acetosa* et *R. thyrsoiflorus* sont deux espèces diploïdes basées sur  $x=7$ , mais font partie des rares espèces ayant des chromosomes sexuels. Ainsi, les pieds femelles ont bien  $2n=14$  chromosomes, mais les pieds mâles ont  $2n=15$  chromosomes ! Chez *R. acetosa*, le caryotype peut être résumé par : pieds femelles à  $2n=12+XX$ , et pieds mâles à  $2n=12+XY^1Y^2$ .

SHIBATA F. & al., *Chromosome Research* **8** : 229-236, 2000 | SWIETLINSKA Z., *Acta Soc. Bot. Poloniae* **32**(2) : 215-279, 1963 | ZUK J., *Acta Soc. Bot. Poloniae* **32**(1) : 5-67, 1963.

*R. acetosella* – Espèce basée sur  $x=7$ , formant une série polyploïde ( $2x$  à  $8x$ ) ; présence de chromosomes sexuels sans modification du nombre ( $XX$  et  $XY$ ). Seules les populations angiocarpes (valves soudées à l'akène) semblent présentes dans le Bassin parisien ; elles correspondent à la subsp. *pyrenaicus*, dans la classification de DEN NIJS. Or, cette sous-espèce a trois cytotypes principaux :  $2x-4x-6x$  (plus de rares  $3x-5x-7x-8x$ ). Les populations diploïdes restent confinées à des zones refuges : sud-est de la France. Les populations tétraploïdes sont plus répandues, en particulier dans le Massif Central : leur limite nord reste imprécise. Pour l'instant, seule l'aire des plantes angiocarpes hexaploïdes ( $2n=42$ ) recouvre l'Île-de-France. Cependant, les deux cytotypes  $4x$  et  $6x$  poussent souvent en mélange et s'hybrident aisément : à rechercher ! Certains auteurs abordent la variabilité de cette espèce sous un angle très différent de celui de DEN NIJS ! En effet, le caractère angiocarpe ne semble lié qu'à 1 gène ; des populations méridionales montrent des individus portant les deux types de fruits. Auquel cas il semble impossible de séparer des sous-espèces sur une base si ténue. La découpe des oreillettes (phénomène non observé en France) ne semble pas avoir plus de valeur. Il faut donc reprendre ces travaux avec des moyens phylogénétiques avant d'accepter un découpage infraspécifique !

DEN NIJS J.C.M., *Acta Bot. Neerl.* **23**(5-6) : 655-675, 1974 | DEN NIJS J.C.M., *Feddes Repertorium* **95**(1-2) : 43-66, 1984 | DEN NIJS J.C.M. & al., *Botanica Helvetica* **95**(2) : 141-156, 1985 | FERNANDES A., *Memorias Soc. Broteriana* **27** : 89-128, 1984 | LÖVE A., *Hereditas* **30** : 1-135, 1944 | LÖVE A., *Bot. Helvetica* **93**(2) : 145-168, 1983 | STERK A.A. & al., *Acta Bot. Neerlandica* **18**(5) : 597-604, 1969 | STERK A.A. & DEN NIJS J.C.M., *Acta Bot. Neerlandica* **20**(1) : 100-106, 1971.

Avec  $x=10$ .

Toutes les autres espèces régionales (patiences) sont basées sur  $x=10$ .

Deux espèces proches semblent toujours diploïdes ( $2n=20$ ) : *R. conglomeratus* et *R. sanguineus*.

*R. crispus* – Espèce hexaploïde ( $2n=60$ ) ; l'hybride fréquent avec *R. obtusifolius*, taxon en général tétraploïde, varie entre 44 et 54 chromosomes, ce qui ne l'empêche pas d'être en partie fertile.

CAVERS P.B. & HARPER J.L., *J. Ecology* **52**(3) : 737-766, 1964.

*R. cristatus* – Espèce octoploïde ( $2n=80$ ). Très proche de *R. patientia*, qui est en général hexaploïde, *R. cristatus* pourrait contenir une partie du génome de cette espèce.

*R. hydrolapathum* – Espèce hautement polyploïde, jusqu'à  $20x$  ( $2n=\text{env. } 200$ ). Cette espèce est proche de plusieurs complexes d'espèces hautement polyploïdes. Elle forme, en Europe du N, des populations hybridogènes avec le groupe de *R. aquaticus* L. : rares populations relictuelles en France. LÖVE a reconnu les difficultés de comptage dans ce groupe : il a signalé pour *R. aquaticus* environ 200 chromosomes en 1942, puis 140 chromosomes en 1975, pour finalement affirmer qu'il n'y avait que 120 chromosomes en 1986 ! En Pologne, des comptages précis faits sur *R. hydrolapathum*, ont donné des nombres compris entre  $2n=162$  et  $2n=216$ , la plupart s'approchant de 190. L'origine de cette polyploïdie reste à déterminer.

*R. maritimus* – Espèce tétraploïde ( $2n=40$ )

*R. obtusiflorus* – Espèce en général tétraploïde ( $2n=40$  pour toutes les sous-espèces). Les comptages à  $2n=50$  correspondent certainement à des hybrides ; en particulier, l'hybride F1 avec *R. crispus*, assez commun en Île-de-France, doit avoir ce nombre.

*R. palustris* – Deux cytotypes signalés :  $4x$  et  $6x$  ( $2n=40$  et  $60$ ). Nous n'avons pas trouvé d'études abordant la valeur ou la répartition de ces cytotypes. Cependant, seuls les comptages hexaploïdes nous paraissent fiables ; les comptages à  $2n=40$  devraient être confirmés (risques de confusion avec *R. maritimus*). D'autre part, on trouve sur les berges d'étangs l'hybride *R. conglomeratus* x *maritimus*, morphologiquement assez proche. On pourrait ainsi penser à une origine allohexaploïde de *R. palustris* à partir de ces deux parents.

MIHALIKOVA T. & al., in MARHOLD K. & KUCERA J., *Taxon* **65**(5) : 1202.

*R. patientia* – Espèce hexaploïde ( $2n=60$  pour toutes les sous-espèces). Certains auteurs signalent des

populations  $4x$ , voire même  $8x$  : valences à confirmer, en tenant bien compte des risques importants d'hybridation.

*R. pulcher* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=20-40$ ). Cependant, les populations tétraploïdes semblent toutes appartenir à la subsp. *woodsii* (De Not.) Arcangeli, plante méditerranéenne ayant donc deux cytotypes ( $4x$  trouvés pour l'instant en Espagne et Baléares). Le type serait toujours diploïde ( $2n=20$ ).

RAYCHEVA T. & al., *Phytologia Balcanica* **13**(3) : 321-330, 2007.

## PORTULACCACEAE

Cette famille a récemment été restreinte au genre *Portulacca*. Son nombre de base est donc  $x=9$ , nombre partagé par la famille voisine des Anacampsérotacées. Si l'on élargit le tableau, on peut penser que ce nombre découle d'une dysploïdie descendante à partir de  $x=12$ . Ce type de dysploïdie s'observe chez les Cactacées (avec diversification à  $x=11$ ), et la plupart des petites familles situées en amont possèdent ce nombre  $x=12$  (voir les Montiacées).

DANIN A. & al., *Israel J. Bot.* **27** : 177-211, 1978 | DANIN A. & al., *Flora Medit.* **18** : 89-107, 2008 | DANIN A. & al., *Plant Biosystems* **148**(4) : 622-634, 2014 | OCAMPO G. & COLUMBUS J.T., *Molecular Phylogenetics Evol.* **63** : 97-112, 2012 | EL-BAKATOUSHI R. & al., *Flora* **208** : 464-477, 2013.

Le genre *Portulacca* est certainement basé sur  $x=9$ . Une dysploïdie descendante a pu ensuite conduire à 8, puis 4 (*P. suffrutescens* Engelm., avec  $2n=8$ , a une position très évoluée). Une polyploïdie, en particulier chez le Pourpier maraîcher, aboutit à des  $4x$  puis  $6x$ . A partir des tétraploïdes, une aneuploïdie donne chez certaines espèces  $2n=20$ .

### *Portulacca oleracea*

Espèce basée sur  $x=9$ , avec des cytotypes  $2x-4x-(5x)-6x$ . Les plantes de la région ont certainement été importées anciennement, et appartiennent sans doute à des taxons hexaploïdes ( $2n=54$ ). Les populations hexaploïdes existaient en Europe de l'Ouest dès l'époque romaine et sont donc archéophytes. En revanche les tétraploïdes n'ont été importées que beaucoup plus tard et doivent être classées dans les taxons naturalisés ; leur répartition en France reste méconnue : à rechercher dans le Midi. Deux taxons poussent souvent en mélange : le type (correspondant à « *P. stellata* ») et « *P. trituberculata* ». Ces deux taxons ne se différenciant que par l'ornementation des graines, plus lisse et luisante chez le type, leur valeur taxonomique nous paraît surestimée. La pulvérisation de cette espèce est parfaitement déraisonnable ; d'ailleurs, les premiers essais de différenciation moléculaire confirment la faible valeur de l'ornementation des graines. De plus, les

populations sont fréquemment mixtes en région méditerranéenne, et des flux de gènes semblent exister, même entre taxons de ploïdie différente. Beaucoup de ces microespèces devraient revenir à un niveau variétal !

## PRIMULACEAE

Certains auteurs séparent cette famille en trois, distinguant les Myrsinacées (*Lysimachia*...) et les Téophrastacées (*Samolus*). Quel que soit le choix (nous avons opté pour des sous-familles), la détermination du nombre de base paraît difficile dans les trois groupes. Trois nombres dominant :

-x=10 existe à la base de cet ensemble chez les Maésacées, caractérise les androsaces (genres *Androsace* - *Douglasia* Lindl. - *Pomatosace* Maxim.), puis le groupe *Hottonia-Soldanella* L., et enfin se retrouve à la base de *Lysimachia* chez les anciens genres *Asterolinon* Link et *Anagallis* (groupe de *A. arvensis*)

-x=11 pourrait être basal chez les primevères (sous-genre *Auricula*), et se retrouve chez *Lysimachia* (dont le groupe de *Anagallis tenella*)

-x=12 représente une autre solution à la base des primevères car ce nombre est commun au sous-genre *Auganthus* et à *Cortusa* L., se retrouve chez *Omphalogramma* (Franch.) Franch., et domine dans le grand genre *Lysimachia*. Privilégier une dysploïdie descendante à partir de x=12 semble logique puisque ce nombre caractérise un groupe de primevères assez archaïques de Chine (zone probable originelle), est à l'origine du genre *Myrsine* L. (hypotétraploïde à x'=23), et que ce phénomène dysploïde se reproduit à l'intérieur du genre *Lysimachia*.

KRESS A., *Phyton (Austria)* **13**(3-4) : 211-225, 1969 | TRIFT I. & al., *Systematic Bot.* **27**(2) : 396-407, 2002.

### *Anagallis*

Nombre de base x=10-11. Les récents travaux de phylogénie moléculaire incitent à inclure le genre *Anagallis* dans le genre *Lysimachia* (voir la synonymie ci-dessous).

GIBBS P.E. & TALAVERA S., *Annals Bot.* **88** : 139-144, 2001 | KOLLMANN F. & FEINBRUN N., *Notes Royal Bot. Garden Edinburgh* **27** : 173-186, 1968 | MANN S. U. & ANDERBERG A.A., *Molecular Phylogenetics Evol.* **45** : 971-980, 2007 | SVEREPOVA G., *Preslia (Praha)* **40** : 143-146, 1968 | SVEREPOVA G., *Folia Geobot. Phytotax.* **13** : 175-224, 1978.

*A. arvensis* (= *Lysimachia arvensis* et *L. foemina*) – Les deux taxons régionaux sont tétraploïdes (2n=40). SVEREPOVA a construit l'arbre relationnel des principaux mourons, montrant que les plantes tétraploïdes sont vraisemblablement issues d'une hybridation entre les deux taxons diploïdes « *A. parviflora* » et « *A. linifolia* = *monelli* ». Bien que dans notre région les deux mourons 4x soient bien

distincts, ne produisant que des hybrides stériles, nous maintenons le niveau de sous-espèces compte tenu du comportement de cette espèce dans les régions méridionales. Les résultats d'hybridations obtenus par SVEREPOVA confirment ce point de vue (voir pp. 202-203 et 214). Malgré de remarquables contributions moléculaires, toutes malheureusement partielles, nous sommes de plus en plus convaincu que cet ensemble (inclus *A. monelli* L.) doit être traité de façon infrasécifique ; des hybrides parfois fertiles, des populations intermédiaires entre tous les taxons, un système en réseau, des allopolyploïdes dont la parenté est assez évidente, une détermination globalement très délicate..., autant d'arguments très forts qui n'arrivent pas à briser l'aveuglement des spécialistes. Nous ne sommes que très peu concernés, en Île-de-France, par cet imbroglio ; en région méditerranéenne, on observe 3 niveaux principaux de ploïdie : 2x-4x-(6x)-8x. En France méditerranéo-atlantique nous avons sans doute, en plus des plantes tétraploïdes habituelles, des populations diploïdes correspondant à la var. *parviflora* (Hoffmanns. & Link) Salis (= subsp. *parviflora* (Hoffmanns. & Link) Arcangeli). Quand aux populations octoploïdes, elles correspondraient, d'après KOLLMANN & FEINBRUN (1968) à des individus géants identiques par ailleurs aux populations à fleurs bleues de la subsp. *arvensis* (var. *latifolia* (L.) Lange) ; leur description fait penser à des individus autooctoploïdes dont la stabilité devrait être vérifiée, ainsi que leur fréquence en France ; thèse à confirmer !

*A. minima* (= *Lysimachia minima*) – Espèce diploïde, basée sur x=11 (2n=22).

*A. tenella* (= *Lysimachia tenella*) – Espèce diploïde, basée sur x=11 (2n=22).

### *Androsace maxima*

Espèce basée sur x=10, sans doute nombre ancestral du genre *Androsace*. Sur l'ensemble de son aire, cette espèce possède de nombreux cytotypes : 2x-4x-6x compliqués par des individus aneuploïdes. Toutes les populations d'Europe de l'Est et Moyen-Orient sont polyploïdes. Les diploïdes sont localisés dans la portion occidentale de l'aire : Maroc-Espagne-France, ce qui prouve l'origine ibéro-maghrébine de cette espèce. La limite des diploïdes, perturbée par les migrations liées à la céréaliculture, n'est pas connue précisément. Les populations franciliennes, ayant migré depuis le Midi, correspondraient sans doute aux diploïdes ancestraux, confirmés en Provence (2n=20).

SCHNEWEISS G.M. & al., *Systematic Biol.* **53**(6) : 856-876, 2004.

### *Hottonia palustris*

Espèce diploïde, basée sur x=10 (2n=20).

### *Lysimachia*

Nombre de base très variable (voir aussi *Anagallis* ci-dessus). Si l'on admet un nombre ancestral hypothétique de  $x=12$  (voir ci-dessus les commentaires pour la famille), ce genre présente une dysploïdie descendante  $x=11-10-9-8-7$  (9-8-7 pour les trois espèces d'Île-de-France). Mais on trouve une telle diversité chez les lysimaques ancestrales (10-15-17), qu'il est pour l'instant impossible de comprendre les nombreuses restructurations.

HEUBL G.R., *Mitt. Bot. Staatssamml. München* **28** : 297-311, 1989.

*L. nemorum* – Espèce basée sur  $x=8$ , en général diploïde ( $2n=16$ ).

*L. nummularia* – Espèce présentant divers cytotypes (certains sans doute aneuploïdes) entretenus par un comportement clonal des populations. On peut cependant retenir deux cytotypes principaux basés sur  $x=9$  :  $4x$  et  $5x$  ( $2n=36$  et  $45$ ). Aux Pays-Bas la plupart des populations semblent pentaploïdes ; leur stérilité et les irrégularités méiotiques pourraient simplement s'expliquer par ce niveau pentaploïde. L'aneuploïdie complique ce schéma : les nombres signalés varient de 30 (Allemagne ; Tchécoslovaquie) à 36 pour les  $4x$ , et de 43 à 45 pour les  $5x$ .

BITTRICH V. & KADEREIT J., *Nordic J. Bot.* **8**(4) : 325-328, 1988.

*L. vulgaris* – Espèce apparemment basée sur  $x=7$ , possédant plusieurs cytotypes :  $4x-6x-8x-10x-12x$  ( $2n=28-42-56-70-84$ ). Les populations dodécaploïdes dominant depuis les Pays-Bas jusqu'en Pologne ; les hexaploïdes semblent fréquentes en Europe de l'Est. Les autres cytotypes paraissent plus disséminés ( $4x$  cités en Slovaquie,  $8x$  en Norvège,  $10x$  aux Pays-Bas). Il est donc difficile, d'après ces résultats localisés, de préciser la répartition des cytotypes, en particulier pour la France.

### *Primula*

Nombre de base variable, suivant sans doute une dysploïdie descendante ( $x=12-11-10-9-8$ ), peut-être à partir de 11, nombre largement dominant dans le genre. Cependant, certains auteurs contredisent cette hypothèse en proposant une dysploïdie ascendante à partir de  $x=8$  ; cette seconde voie ne semble pas en accord avec les premiers résultats de phylogénie moléculaire, encore insuffisants pour statuer. D'autre part, les genres voisins situés à la base des Primuloïdées possèdent  $x=10$ .

ABOU-EL-ENAIN M.M., *Bot. J. Linnean Soc.* **150** : 211-219, 2006 | MAST A.R. & al., *Int. J. Plant Sci.* **162**(6) : 1381-1400, 2001.

Les trois espèces régionales sont diploïdes, basées sur  $x=11$  ( $2n=22$ ) ; elles s'hybrident librement.

### *Samolus valerandi*

Espèce diploïde, basée sur  $x=13$  ( $2n=26$ ).

## RANUNCULACEAE

Les nombres de base sont très variables : le plus souvent  $x=5-6-7-8-9-10$ . Le nombre originel de la famille reste difficile à préciser : 7-8-9 ? Le chiffre 7 a été suggéré pour un ancêtre commun aux Renonculacées et Papavéracées, mais rien n'est moins sûr. Sans aller aussi loin, la phylogénie de la famille place en position basale les genres *Coptis* et *Xanthorhiza* basés sur  $x=9$ . Ensuite, diverses approches s'affrontent, aboutissant à des classifications très variables suivant les critères retenus et le type d'ADN séquencé. Certains mettent en avant la taille et la forme des chromosomes, les taxons plus ancestraux ayant des chromosomes plus courts (**T**(halictum)-type), les plus évolués ayant des chromosomes longs et fortement courbés (**R**(anunculus)-type) ; malgré la difficulté d'appréciation de ce caractère, la famille peut alors être scindée en deux phylums corrélés aux nombres de chromosomes dominants : chromosomes **T** basés sur  $x=7$  dans la sous-famille des Thalictroïdées (*Aquilegia-Isopyrum-Thalictrum*), et chromosomes **R** basés sur  $x=8$  (dysploïdie secondaire pouvant conduire à 7 par fusion, puis 6 chez *Nigella*) dans la sous-famille des Renonculoïdées. Cette option semble la mieux confortée par la phylogénie moléculaire.

HOOT S.B., *Plant Systematics Evol. (Suppl.)* **9** : 241-251, 1995 | JOHANSSON J.T., *Plant Systematics Evol. (Suppl.)* **9** : 253-261, 1995 | QUEIROS M., *Collectanea Botanica* **18** : 45-57, 1990 | TAMURA M., *Plant Systematics Evol. (Suppl.)* **9** : 201-206, 1995.

### *Aconitum*

Nombre de base  $x=8$  ( $2x$  à  $8x$ ). Le genre *Aconitum* pourrait être originaire du sud-ouest de la Chine. Les espèces européennes à fleurs bleues montrent une faible variabilité génétique résultant sans doute de leur ancienne migration. Des taxons diploïdes existent en France, aussi bien chez les aconits à fleurs jaunes (*A. lycoctonum* L.) que chez ceux à fleurs bleues (*A. variegatum* L.).

MOLERO J. & al., *Flora Mediterranea* **26** : 229-239, 2016 | SCHAFFER B. & LA COUR L., *Annals Bot.* **48**(191/3) : 693-713, 1934 | SEITZ W. & al., *Bot. Jahrb. Syst.* **92**(4) : 490-507, 1972.

*A. napellus* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ). Cette espèce appartient à un complexe à large répartition ; l'origine des tétraploïdes est encore méconnue (éventuellement participation de l'espèce diploïde *A. variegatum* L.).

### *Actaea spicata*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ). Une variabilité intrapopulationnelle a été notée : présence de cellules à nombres aneuploïdes très variables.

### *Adonis*

Nombre de base  $x=8$  ( $2x$  à  $6x$ ).

HEYN C.C. & PAZY B., *Plant Syst. Evol.* **168** : 181-193, 1989.

Les espèces annuelles constituent le sous-genre *Adonis*, et se séparent nettement des espèces vivaces par la biologie, le pollen...

*A. aestivalis* – Trois cytotypes ont été signalés chez cette espèce :  $2x$ - $4x$ - $6x$  ( $2n=16$ - $32$ - $48$ ). Cependant, la prudence est de mise dans ce genre de détermination délicate ; il faudrait déjà bien distinguer dans les comptages la subsp. *parviflora* (DC.) N. Busch, d'Asie centrale, qui pourrait représenter le taxon originel. Au Proche-Orient, on observe des populations hexaploïdes. Les seuls comptages effectués en France (Provence) correspondent au cytotype  $4x$ , le seul largement réparti.

*A. annua* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=16$ - $32$ ). En Israël, les populations semblent toujours diploïdes (les tétraploïdes y appartiennent à *A. microcarpa* DC., taxon très voisin). Cependant les comptages effectués en France signalent bien  $2n=32$  (Provence) ; on peut donc penser que l'espèce originaire du Proche-Orient a généré des populations tétraploïdes qui ont migré avec les céréales. Indépendamment de la pilosité, très variable suivant les populations, il serait intéressant de tester la validité d'une subsp. *cupaniana* (Guss.) C. Steinberg basée par exemple sur la taille des akènes ; elle mériterait ce rang à condition de correspondre aux populations diploïdes, et de confirmer une répartition plus méditerranéenne (vérifié en Italie).

*A. flammea* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ) ; l'absence de tétravalents fait penser à une allotétraploïdie.

### *Anemone*

Nombre de base  $x=8$  (7 par dysploïdie descendante).

BAUMBERGER H., *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **80** : 17-95, 1971 | HOOT S.B. & al., *Syst. Bot.* **19**(1) : 169-200, 1994 | HOOT S.B., *Plant Systematics Evol. (Suppl.)* **9** : 295-300, 1995 | LAMPRECHT H. Von, *Beiträge Biol. Pflanzen* **37**(1) : 107-146, 1962 | MLINAREK J. & al., *Plant Biology* **14** : 525-536, 2012 | MLINAREK J. & al., *Botanical J. Linnean Soc.* **182** : 80-99, 2016 | SCHUETTPELZ E. & al., *Plant Syst. Evol.* **231** : 143-151, 2002 | TRELA Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **1** : 151-158, 1958.

Le nombre ancestral  $x=8$  s'est maintenu dans la plupart des groupes, sauf dans un phylum, surtout localisé en Asie et Amérique, et représenté en France uniquement par l'Hépatique.

Avec  $x=7$  : seulement *A. hepatica*, diploïde ( $2n=14$ ). Ce nombre de base dérive de  $x=8$  par fusion/translocation.

Le nombre diploïde semble homogène sur la plus grande partie de l'aire, depuis la France... jusqu'au Japon (var. *japonica* (Nakai) Ohwi aussi diploïde). C'est cependant au Japon qu'existent des populations polyploïdes ( $4x$  et  $6x$ ), essentiellement dans la variété endémique *pubescens* Hiroe. En plus des chromosomes normaux, cette espèce peut présenter, au Japon, jusqu'à 15 chromosomes B (seulement 1/3 des individus n'en possèdent pas) ! Cependant, l'isolement géographique des populations japonaises plaide en faveur de la reconnaissance d'une espèce différente, malgré la ressemblance morphologique.

MABUCHI T. & al., *J. Plant Research* **118** : 37-41, 2005 | PFOSSER M. & al., *Stapfia* **95** : 16-27, 2011 | SUDA Y., *Cytologia* **40** : 693-711, 1975 | WEISS-SCHNEEWEISS H. & al., *New Phytologist* **174**(3) : 669-682, 2007.

Avec  $x=8$  : les quatre autres espèces.

BERNSTRÖM P., *Hereditas* **32**(3-4) : 514-520, 1946 | SHIRREFFS D.A., *Bot. J. Linnean Soc.* **92**(3) : 255-262, 1986 | SOPOVA M. & al., *Acta Musei Macedonici Sci. Nat.* **19** : 111-146, 1992 | TRELA Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **1** : 151-158, 1958 | TRELA Z., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **4** : 65-74, 1961.

*A. nemorosa* – Espèce présentant deux cytotypes principaux :  $4x$  et  $6x$ . La plupart des populations montrent une aneuploïdie instable, avec une domination d'un nombre hypo- $4x$  ( $2n=30$ ), donnant naissance localement à des populations hypo- $6x$  ( $2n=env. 45$ ). Cependant, nous n'avons trouvé aucune indication sur l'autonomie potentielle des  $6x$  ; il semble que ce cytotype apparaisse toujours accidentellement dans les populations  $4x$  et s'y maintienne localement par multiplication végétative. L'hybride avec *A. ranunculoides* a ainsi en général  $2n=31$ .

*A. pulsatilla* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ). Ce taxon appartient à un complexe présentant divers niveaux de ploïdie ( $2x$ - $3x$ - $4x$ - $6x$ ). Aucun travail de phylogénie ne permet pour l'instant de préciser les relations entre espèces de pulsatilles, si ce n'est pour confirmer que l'espèce régionale est allotétraploïde.

BÖCHER T.W., *Botanisk Tidsskrift* **51** : 33-47, 1954.

*A. ranunculoides* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ), avec des individus aneuploïdes. De rares populations hexaploïdes, maintenues par multiplication végétative, ont été signalées (Macédoine : ailleurs ?) : sans doute issues d'une fécondation par un gamète non réduit.

*A. sylvestris* – Espèce sans doute toujours diploïde ( $2n=16$ ). Les rares comptages tétraploïdes semblent accidentels (endopolyploïdie ?).

### *Aquilegia vulgaris*

Espèce basée sur  $x=7$ , diploïde ( $2n=14$ ) ; comptages tétraploïdes accidentels). Ce nombre reste très uniforme dans le genre *Aquilegia*.

TAYLOR R.J., *Brittonia* **19**(4) : 374-390, 1967.

### *Caltha palustris*

Espèce étonnante par la diversité de ses nombres chromosomiques (signalements de  $2n=16$  à  $2n=120$ ), sans relation avec les modifications morphologiques. SMIT a interprété ces nombres par une double série  $2x$  à  $10x$  se basant sur deux chiffres (7 et 8). Une telle dysploïdie descendante s'observe chez de nombreux genres de Renonculacées ; *Caltha* illustre bien la facilité de passage de 8 à 7 par aneuploïdie. Cependant, il paraît plus simple de considérer un seul nombre de base  $x=8$  et de tout expliquer par l'aneuploïdie : le nombre  $2n=28$ , considéré par SMIT comme  $4x7$ , résulte en fait de  $n=16-2$  (hypotétraploïde) ! Si l'on ne tient pas compte des nombres aneuploïdes variés, on peut résumer la panoplie de *Caltha* à 4 cytotypes principaux :  $4x-6x-7x-8x$ , présents sur l'ensemble de l'aire. Deux de ces cytotypes ont mieux réussi et dominant en Europe : tétraploïde ( $2n=32$ ) et heptaploïde ( $2n=56$ ). Sur la dizaine d'espèces du genre, *C. palustris* est la seule à présenter cette diversité ; c'est aussi la seule à présenter une aussi large répartition circumboréale. En dehors de *C. palustris* et d'une espèce basale tétraploïde (il n'y a aucun autre diploïde !), la plupart des espèces du genre sont hexaploïdes à  $2n=48$ .

CIESLAK E. & al., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **42**(1) : 121-129, 2000 | CHRTKOVA A. & JAROLIMOVA V., *Preslia (Praha)* **71** : 349-360, 1999 | KOOTIN-SANWU M. & WOODSELL S.R.J., *Heredity* **26** : 121-135, 1971 | MAUGINI E., *Caryologia* **9**(3) : 408-435, 1957 | REESE G., *Planta* **44** : 203-268, 1954 | SCHUETTPELZ E. & HOOT S.B., *Amer. J. Bot.* **91**(2) : 247-253, 2004 | SMIT P.G., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci. (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C*, **70** : 500-510, 1967 | SMIT P.G., *Blumea* **21**(1) : 119-150, 1973 | WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **10** : 1-23, 1967 | WOODSELL S.R.J. & KOOTIN-SANWU M., *New Phytol.* **70** : 173-186, 1971.

### *Clematis*

Nombre de base  $x=8$ .

KUMAR P. & al., *Cytologia* **73**(4) : 381-385, 2008 | SHEIDAI M. & al., *Acta Bot. Croat.* **68**(1) : 67-77, 2009.

*C. flammula* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ). Des populations tétraploïdes ont été signalées en Iran (douteuses : à confirmer). Des anomalies à la méiose aboutissent parfois à la formation de grains de pollen irréguliers. La présence de chromosomes B peut expliquer le signalement de  $2n=18$ .

*C. vitalba* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ).

### *Consolida regalis* = *Delphinium consolida*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

AL-KELIDAR R.K. & RICHARDS A.J., *Cytologia* **46** : 623-633, 1981 | BLANCHE C. & al., *Bocconea* **5** : 535-547, 1997 | JABBOUR F. & RENNER S.S., *Mol. Phylogenetics Evol.* **62** : 928-942, 2012.

Presque toutes les espèces du genre *Consolida* ont  $2n=16$ , sauf un cas de dysploïdie descendante avec *C. persica* (Boissier) Schrödinger à  $2n=14$ . La phylogénie des dauphinelles conduit à une inclusion du genre *Consolida* dans le genre *Delphinium* afin

d'éviter un éclatement de ce dernier (à moins de garder un genre *Delphinium* paraphylétique).

### *Ficaria verna*

Espèce basée sur  $x=8$ , présentant deux cytotypes principaux :  $2x$  ( $2n=16$ ) et  $4x$  ( $2n=32$ ), avec des  $3x$  d'origine hybride et des  $5x-6x$  accidentels. Ces deux cytotypes ont été corrélés à deux stratégies différentes. Les plantes diploïdes, à fleurs un peu plus voyantes, gardent une fertilité importante, alors que les tétraploïdes (type de *F. verna*) investissent dans une multiplication végétative plus efficace : production de bulbilles axillaires (racines adventives tubérisées). Dans les populations mixtes, fréquentes dans la région, apparaissent des individus intermédiaires triploïdes ( $2n=24$ ). Le taxon tétraploïde a acquis la possibilité de migrer plus au nord, alors que la limite N des diploïdes atteint juste le Danemark. Au niveau des Pays-Bas, les populations diploïdes semblent déjà rares. Sur l'ensemble de son aire, le problème se complique avec une différenciation de taxons méditerranéens à grandes fleurs, ou continentaux à feuilles charnues et port ramassé. Cette variabilité ne touche pas l'Île-de-France, mais, suivant les approches plus ou moins synthétiques, risque de modifier la nomenclature. Le traitement taxonomique peut difficilement rendre compte d'une variation à deux dimensions indépendantes : l'une cytologique et reproductive, l'autre géographique et climatique. En France (en l'absence du taxon continental « *calthifolius* »), le hiatus entre les populations fertiles tempérées/sciaphiles du N ou subméditerranéennes/héliophiles du S n'est pas très saillant ; on a plutôt affaire à deux écotypes (donc niveau variétal). Pour certains, la différence de valence a une importance accrue car elle induit une relative stérilité des hybrides triploïdes, et pourrait justifier un niveau de sous-espèce : si l'on inclut les écotypes méridionaux dans une sous-espèce diploïde, le nom serait alors subsp. *ficariiformis* (F.W. Schultz) Hayek. Cependant, les populations tétraploïdes sont de toute façon presque stériles sans intervention d'une hybridation, et il s'agit sans doute d'autotétraploïdes (en grande partie diploïdisés) : nous n'avons donc pas admis de sous-espèce dans la Flore d'Île-de-France, position confortée régionalement par une imbrication constante entre diploïdes et tétraploïdes !

DIOSDADO J.C. & PASTOR J., *Acta Bot. Malacitana* **18** : 77-88, 1993 | GADELLA W.J., *Proc. Kon. Ned. Acad. Wetenschappen, ser. C*, **80** : 80-82, 1977 | GILL J.J.B. & al., *Annals Bot.* **36** : 31-47, 1972 | MARCHANT C.J. & BRIGHTON C.A., *Annals Bot.* **38** : 7-15, 1974 | NICHOLSON G.G., *Watsonia* **14** : 321-328, 1983 | POGAN E. & WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **18** : 79-99, 1975 | POGAN E. & WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **28** : 87-92, 1986 | SELL P.D., *Watsonia* **20** : 41-50, 1994.

### *Helleborus*

Nombre de base  $x=8$ . Les deux espèces régionales sont tétraploïdes ( $2n=32$ ), comme la plupart des hellébore. On peut sans doute envisager un nombre de base paléopolyploïde  $x'=16$ .

MEINERS J. & al., *Scientia Horticulturae* **128**(1) : 38-47, 2011 | ZANOTTI A.L. & CRISTOFOLINI G., *Webbia* **49**(1) : 1-24, 1994.

### *Isopyrum thalictroides*

Espèce diploïde basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

### *Myosurus minimus*

Espèce diploïde basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

### *Nigella*

Nombre de base  $x=6$ , valable pour toutes les espèces, sauf *N. integrifolia* Regel à  $x=7$  que certains auteurs séparent dans un genre *Komaroffia*.

*N. arvensis* – Espèce diploïde basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ) : nombre valable pour toutes les sous-espèces. Nous n'avons en France que la subsp. *arvensis*, plante archéophyte sans doute originaire de Grèce.

CORNEANU G.C. & al., *Revue Roumaine Biol., Biol. Végét.* **30**(2) : 89-99, 1985 | GILOT-DELHALLE J. & al., *Caryologia* **29**(2) : 139-154, 1976 | STRID A., *Opera Botanica* **28** : 1-169, 1970.

### *Ranunculus*

Nombre de base  $x=8$ , avec dysploïdie à  $x=7$ .

BALTISBERGER M. & HÖRANDL E., *Perspectives Plant Ecol. Evol. Systematics* **18** : 1-14, 2016 | DIOSDADO J.C. & PASTOR J.E., *Anales Jard. Bot. Madrid* **54** : 166-178, 1996 | GOEFFERT D., *Botaniska Notiser* **127** : 464-489, 1974 | HÖRANDL A. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **36** : 305-327, 2005.

Le genre est découpé en deux sous-genres (plus le sous-genre *Ficaria* si l'on y inclut la Ficaire printanière) : *Subgen. Ranunculus* et *Subgen. Auricomus* Spach. Les renoncules aquatiques (section *Batrachium*) font partie du deuxième ; leur position ne permet pas de les distinguer en sous-genre. Cependant, l'originalité de ce groupe, et l'acuité des problèmes qu'il pose nous ont incité à le traiter à part.

*Ranunculus* section *Batrachium* : nombre de base  $x=8$ .

Les comptages restent souvent incertains à cause des difficultés de détermination, et ceci malgré les importants progrès initiés par les travaux de COOK. La littérature concernant cette section devient pléthorique, sans que les problèmes s'éclaircissent vraiment pour les botanistes de terrain ; on peut même dire que la détermination de populations infertiles est impossible sans confirmations moléculaires. La difficulté réside aussi dans la fréquence d'hybrides entre les principales espèces ; peut-on croire qu'il soit possible de différencier un hybride récent, d'une « espèce hybridogène » plus ou moins fixée ? Les travaux de phylogénie moléculaire

demeurent très incomplets. L'origine de la polyploïdie de nombreux taxons n'est pas expliquée ; cette lacune maintiendra une instabilité de la nomenclature, car elle entretient des divergences de conception entre les auteurs.

COOK C.D.K., *Watsonia* **5**(3) : 123-125, 1962 | COOK C.D.K., *Watsonia* **5**(5) : 294-303, 1963 | COOK C.D.K., *Mitteilungen Bot. Staatssammlung München* **6** : 47-237, 1966 | DAHLGREN G., *Plant Systematics Evol.* **177** : 193-211, 1991 | DAHLGREN G. & CRONBERG N., *Symbolae Bot. Upsalienses* **31**(3) : 91-104, 1996 | DE-YUAN H., *Nordic J. Bot.* **11**(1) : 41-59, 1991 | DIOSDADO J.C. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **112**(1) : 75-87, 1993 | HONG D.-Y., *Nordic J. Bot.* **11** : 41-59, 1991 | PIZARRO J., *Lazaroa* **15** : 21-113, 1995 | TURALA K., *Acta biol. Cracoviensis, Ser. Bot.*, **12** : 9-20, 1969 | WIEGLEB G. & al., *Phytotaxa* **319**(1) : 1-55, 2017 | ZALEWSKA-GALOSZ J. & al., *Aquatic Botany* **120** : 160-168, 2014.

Trois taxons semblent toujours diploïdes dans la nature : *R. circinatus*, *R. hederaceus* et *R. ololeucos* (nommé *peltatus* subsp. *fucoïdes* dans la Flore d'Île-de-France). Pour des raisons expérimentales, des individus tétraploïdes de *R. hederaceus* ont été créés artificiellement avec de la colchicine.

COOK C.D.K., *Watsonia* **6**(4) : 246-259, 1966.

Deux taxons semblent stables car allohexaploïdes ( $2n=48$ ) : *R. aquatilis* (sans doute issu d'une association *R. peltatus* + *R. trichophyllus*), et *R. tripartitus* (origine inconnue : les hybrides avec *R. ololeucos* étant parfois fertiles, ce dernier taxon pourrait représenter un candidat valable). Les hybrides entre *R. aquatilis* et son parent *R. trichophyllus* sont fertiles avec le cytotype hexaploïde de ce dernier ; mais la méiose n'a pas été étudiée en détail pour vérifier le nombre de chromosomes homologues. Plusieurs cytotypes ont été signalés chez les autres taxons ci-après.

*R. fluitans* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-3x$  (stérile)- $4x$  ( $2n=16-24-32$ ). Ces cytotypes semblent avoir la même répartition géographique ; les populations triploïdes, sans doute d'origine hybride, sont plus rares, mais se maintiennent localement en l'absence des deux autres cytotypes. Les populations tétraploïdes sont peu fertiles, ce qui peut s'expliquer chez un taxon autotétraploïde.

TURALA-SZYBOWSKA K., *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **20** : 1-21, 1977.

*R. peltatus* subsp. *peltatus* – Taxon présentant trois cytotypes :  $2x-4x-6x$  (plus de rares  $3x$  et  $5x$  d'origine hybride). La plupart des populations sont cependant tétraploïdes ( $2n=32$ ). La sous-espèce type est ici opposée aux sous-espèces *baudotii* (Godron) C.D.K. Cook et *fucoïdes* (Freyn) Munoz Garmendia (= subsp. *saniculifolius* (Viv.) C.D.K. Cook), génétiquement très proches : *baudotii* reste localisée en zone sublittorale (remontant les rivières sur une cinquantaine de km), *fucoïdes* a une répartition méditerranéenne. Les populations diploïdes ont été signalées surtout dans la péninsule ibérique, ainsi qu'en Italie. Elles pourraient toutes être rapportées à la subsp. *fucoïdes* sans doute hétérogène. Au sens large, cette sous-espèce comprend d'une part « *R.*

*oleucos* » à répartition atlantique, présente en Île-de-France, et « *R. saniculifolius* Viv. » à répartition méditerranéenne ; des études phylogénétiques complémentaires semblent nécessaires pour confirmer l'individualité de « *R. oleucos* ». Les populations hexaploïdes semblent disséminées, toujours rares et sans déterminisme géographique : Royaume-Uni, Grèce... Les populations 5x peuvent aussi correspondre aux hybrides *peltatus* x *aquatilis*, localement fertiles.

*R. penicillatus* – Espèce à rajouter à la Flore d'Île-de-France, mais dont la répartition n'est pas encore certifiée ; elle remplace *R. fluitans* dans les eaux courantes eutrophes, risquant même de l'éliminer. Comme pour l'espèce précédente, trois valences principales sont signalées : 2x-4x-6x. Les populations hétérophylles (développant des feuilles flottantes), généralement rapportées à la subsp. *penicillatus*, sont vraisemblablement des hybrides entre *R. fluitans* et *R. peltatus*, fixés par un niveau tétraploïde (voire hexaploïde) qui les rapproche du parent *peltatus*. Les populations à feuilles toutes laciniées (homophylles), généralement rapportées à la subsp. *pseudofluitans* (Syme) S.D. Webster, posent de réels problèmes de détermination ; elles méritent des études complémentaires quant à la fréquence des cytotypes, et au rapport avec *R. fluitans*. Dans l'état actuel des connaissances, il vaut mieux concevoir une espèce collective, *R. penicillatus*, sans formaliser la variabilité infrasécifique. En effet, pour certains auteurs, la présence ou absence de limbes flottants ne permet pas de caractériser les deux sous-espèces ci-dessus. Une des voies de recherche (faisant intervenir la cytotaxonomie) concerne la détermination des parents de ce complexe hybridogène, sans doute polyploïde (plantes diploïdes à redéterminer, douteuses, à moins qu'existent des populations dihaploïdes), et sans doute polyphylétique. Certains auteurs ont tenté une proposition qui reste à confirmer : le nom « *penicillatus* » réservé à un taxon allopolyploïde formé à partir de *fluitans* et *peltatus* (théoriquement les valences 4x-6x-8x seraient possibles), et le nom « *pseudofluitans* » réservé à un taxon allopolyploïde formé à partir de *fluitans* et *circinnatus* (valences possibles 4x ou 6x). S'ajoute le nom « *vertumnus* », plante hexaploïde dont l'individualité en tant qu'espèce autonome reste à vérifier : interprétée par certains comme hybridogène entre *aquatilis* et *trichophyllus* (à considérer alors comme simple hybride).

DAHLGREN G., *Nordic J. Bot.* **13** : 593-605, 1993 | TURALA K., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* **13** : 119-123, 1970.

*R. trichophyllus* – Espèce présentant trois cytotypes : 2x-4x-6x. La plupart des populations sont cependant tétraploïdes (2n=32). Les comptages diploïdes appartiennent peut-être tous à *R. sphaerospermus* Boissier & Blanche (non signalée en France) ; d'ailleurs *R. trichophyllus* pourrait correspondre à des populations autotétraploïdes issues de *R. sphaerospermus* (ce taxon méritant alors de lui être

subordonné). Quant aux populations hexaploïdes, elles mériteraient des études complémentaires, étant donnée leur proximité avec *R. aquatilis*. Ce cytotype a été signalé (avec des populations pentaploïdes intermédiaires) en Crète et en Turquie : à confirmer, car sans doute hybridogène. Les rares résultats de phylogénie moléculaire indiquent d'ailleurs un polyphylétisme chez cette espèce à très large répartition : études à poursuivre.

Bilan théorique du sous-genre *Batrachium* pour l'Île-de-France (excepté le nuage hybridogène de *R. penicillatus*) :

- 2x : *R. circinatus*, *R. fluitans* (cytotype 4x à rechercher ; comparer les deux cytotypes aux populations de *R. penicillatus* !), *R. hederaceus*, *R. oleucos*
- 4x : *R. peltatus* subsp. *peltatus* (autres cytotypes à rechercher), *R. trichophyllus*
- allo-6x : *R. aquatilis*, *R. tripartitus*.

*Ranunculus* : autres sections

Nombre de base x=8 (rare dysploïdie descendante à x=7).

BALTISBERGER M., *Botanica Helvetica* **91** : 61-74, 1981 | DIOSDADO J.C. & PASTOR J.E., *Candollea* **46**(2) : 303-313, 1991 | DIOSDADO J.C. & PASTOR J.E., *Candollea* **47**(2) : 555-576, 1992. | DIOSDADO J.C. & PASTOR J.E., *Lagascalia* **17**(1) : 71-86, 1993 | D'OVIDIO R. & al., *Atti Soc. Toscana Sci. Nat., Memorie, Serie B*, **92** : 299-309, 1985 | D'OVIDIO R. & MARCHI P., *Caryologia* **43**(2) : 99-115, 1990 | TOMASZEWSKI A., *Acta Soc. Bot. Poloniae* **28**(4) : 695-704, 1959.

De nombreux phénomènes d'apomixie ont été signalés dans ce sous-genre ; il s'agit en général d'une pseudogamie, où le pollen semble nécessaire pour déclencher le phénomène mais sans effectuer de fécondation. Ce mode de reproduction, souvent facultatif, devient presque exclusif chez *R. auricomus*.

Avec x=7

Nombre dérivé par dysploïdie de x=8 (voir aussi *R. lingua* sous x=8).

*R. acris* – Espèce diploïde (2n=14) : valable pour les deux sous-espèces présentes dans la région. Les comptages 4x correspondent à des sous-espèces absentes de France : subsp. *granatensis* (Boiss.) Nyman d'Espagne, ou subsp. *strigulosus* (Schur) Hyl. d'Europe centrale (parfois séparées en espèces distinctes).

COLES S.M., *Watsonia* **8** : 237-261, 1971.

*R. parviflorus* – Espèce tétraploïde (2n=28). D'autres cytotypes ont été signalés mais restent douteux. Les comptages basés sur x=8 sont certainement erronés. À l'inverse certains auteurs ont signalé des populations diploïdes. Or, les populations classiques semblent allotétraploïdes car la méiose montre 14 bivalents ; les populations diploïdes, si elles existent ne peuvent représenter qu'un des parents. Une confusion a aussi pu se faire avec *R. chius* DC., taxon diploïde absent de France, et candidat très probable à la formation des tétraploïdes.

Avec  $x=8$ .

De rares comptages à  $2n=14$  ou  $28$  ont été signalés chez certaines des espèces suivantes ; il s'agit soit d'erreurs d'analyse, soit de cas d'aneuploïdie accidentelle.

*R. arvensis* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ) ; taxon sans doute allotétraploïde d'origine inconnue, car très isolé.

*R. auricomus* – Espèce appartenant à un complexe apomictique inextricable, présentant divers niveaux de ploïdie :  $2x$  à  $8x$ . La plupart des populations sont cependant tétraploïdes ( $2n=32$ ), avec une fréquence non négligeable d'individus triploïdes dont l'origine est méconnue : peut-être issus d'anciennes hybridations avec des individus diploïdes éliminés depuis par compétition, alors que les triploïdes se maintiennent grâce à l'apomixie. On trouve également des individus hexaploïdes à proximité des tétraploïdes ; ils proviennent soit du doublement du stock d'un triploïde, soit directement des tétraploïdes ; ces anomalies ne sont pas rares chez les espèces apomictiques et, même si elles donnent parfois naissance à des populations isolées, nous les considérons comme accidentelles. En Europe centrale le seul taxon diploïde du « groupe *auricomus* » ayant persisté a été nommé « *R. notabilis* Hörandl & Guterm. ». Comme la plupart des diploïdes originels, ce taxon est sexué.

HÖRANDL E. & al., *Botanica Helvetica* **107**(2) : 195-209, 1997 | MELZHEIMER G. & al., *Botanische Jahrbücher Syst.* **95**(3) : 339-372, 1976 | ROUSI A., *Annales Bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae « Vanamo »* **29**(2) : 1-62, 1956 | VUILLEMIN F., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **112** : 19-28, 1989.

*R. bulbosus* – Espèce diploïde ( $2n=16$  ; jusqu'à 13 chromosomes B dans les méristèmes foliaires). Des individus tétraploïdes artificiels ont été créés par adjonction de colchicine.

COLES S.M., *Watsonia* **9** : 207-228, 1973.

*R. flammula* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ) ; taxon sans doute allotétraploïde. L'espèce voisine diploïde *R. ophioglossifolius* Vill. pourrait représenter un parent potentiel.

*R. gramineus* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ).

KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 152-153, 1974.

*R. lingua* – Espèce  $16x$  ( $2n=\text{env. } 112$  ou  $128$ ). La plupart des populations seraient  $16x$ , mais les différents auteurs hésitent entre une base  $x=7$  ou  $x=8$  ; les difficultés de comptages ne permettent pas de confirmer si deux cytotypes existent. La proximité de *R. flammula* suggère  $x=8$  (avec une possible dysploïdie à  $x=7$ ), mais l'origine de la polyploïdie reste à déterminer.

*R. nodiflorus* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ) : taxon sans doute allotétraploïde dont l'origine est méconnue, mais pourrait faire intervenir l'espèce diploïde *R. lateriflorus* DC. qui occupe les mêmes milieux en région méditerranéenne.

*R. paludosus* – Espèce chez laquelle deux cytotypes principaux ont été signalés :  $2x-4x$  ( $2n=16-32$ ) ; des populations pentaploïdes à  $2n=40$  existent seulement en Crète (stériles mais à forte multiplication végétative). Les deux principaux cytotypes ne semblent pas avoir de répartitions différentes, et ne peuvent se distinguer par aucun caractère morphologique. Aux Baléares, où le taxon a été distingué comme subsp. *barceloi* (Grau) L. Saez & al., les deux cytotypes existent, mais sur des îles différentes !

DIOSDADO J.C. & PASTOR J.E., *Lagascalía* **16**(2) : 269-290, 1990.

*R. repens* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  (et localement des intermédiaires) ; les populations diploïdes ne sont signalées que dans la partie orientale de l'aire, au-delà de l'Europe centrale (par exemple Géorgie, Pologne...). Toutes les populations françaises sont donc tétraploïdes ( $2n=32$ ).

COLES S.M., *Watsonia* **11**(4) : 353-366, 1977.

*R. sardous* – Espèce chez laquelle deux cytotypes ont été signalés :  $2x-4x$  ( $6x$  à confirmer, appartenant sans doute à *R. trilobus* Desf.). Les populations tétraploïdes, signalées en Crimée, Espagne, ou Italie sont rapportées tantôt à *R. sardous*, tantôt à *R. trilobus* (pourquoi pas des hybrides ?) : étude à poursuivre en région méditerranéenne ! Ce problème taxonomique ne devrait pas toucher le Bassin parisien, où ne doivent exister que des diploïdes ( $2n=16$ ).

*R. sceleratus* – Espèce chez laquelle trois cytotypes ont été signalés :  $2x-4x-8x$  ( $2n=(16-)\text{32-64}$ ). Des populations diploïdes n'ont été trouvées qu'aux Pays-Bas (à confirmer !). Les populations octoploïdes semblent disséminées en zones boréales (Canada et Sibérie : avec de rares populations  $7x$ , surtout en Extrême-Orient) : écotype (var. *multifidus* Nuttall) jamais détecté dans les régions plus tempérées. On peut donc considérer cette espèce comme tétraploïde ( $2n=32$ ) chez nous.

DIOSDADO J.C. & PASTOR J.E., *Bol. Soc. Brot., Sér. 2*, **66** : 29-40, 1993

*R. serpens* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ) : valable pour les deux sous-espèces. Le nombre de chromosomes rapproche cette espèce de *R. bulbosus*, avec laquelle elle peut s'hybrider.

BALTISBERGER M., *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **90**(3-4) : 143-188, 1980 | BÖCHER T., *Botanisk Tidsskrift* **54** : 160-164, 1958 | HESS H., *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **65** : 272-301, 1955 | JASINSKA T., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **22**(1) : 21-35, 1980.

### *Thalictrum*

Nombre de base  $x=7$  ( $2x$  à  $12x$ ).

FAVARGER C. & al., *Naturalia Monspelienis, Sér. Bot.*, **29** : 26-28 (comptages p. 51, carte p. 55), 1980 | HAND R., *Bot. Natur. Heissen, Beiheft* **9** : 1-358, 2001 | KUZMANOV B.A. & al., *Fitologija* **33** : 14-21, 1987.

*T. flavum* – Espèce dodécaploïde ( $2n=84$ ) ; certainement allopolyploïde, mais origine encore méconnue (éventuellement *T. lucidum* L. + *T. simplex* L.).

*T. minus* – Espèce très complexe, présentant des cytotypes allant de  $4x$  (diploïdes non confirmés) à  $12x$ . Seule la sous-espèce *saxatile* existe en Île-de-France. Pour la subsp. *saxatile*, trois cytotypes ont été signalés :  $6x-10x-12x$  ( $2n=42-70-84$ ). Seules les populations  $6x$  et  $12x$  ont été vérifiées en France. Les études n'ont cependant porté que sur les Alpes et les Pyrénées. Le cytotype hexaploïde étant de loin le plus répandu (hors régions méridionales et montagnardes), les populations franciliennes possèdent sans doute  $2n=42$  chromosomes.

## RESEDACEAE

En analysant les méioses, les auteurs espagnols ont considéré que tous les nombres élevés des Résédacées ( $x=10-12-14$ ) étaient tétraploïdes et correspondaient à des nombres primaires  $x=5-6-7$  qui suivent une dysploïdie ascendante. Ils considèrent donc que le nombre de base ancestral de la famille serait  $x=5$ , même si les taxons diploïdes ont disparu : nombre secondaire  $x'=10$  pour *Sesamoides* et *Reseda* sect. *Leucoreseda*. Cette théorie est envisageable. Cependant, les seuls taxons diploïdes sont voisins de *R. phyteuma* avec  $2n=12$  ; plantes annuelles évoluées, très éloignées de l'ancêtre ligneux ! Pourquoi ne pas envisager une paléo-polypléidie antérieure à la création de la famille : les Gyrostémonacées, proches parentes, sont basées sur  $x=14$  ! Des phénomènes d'aneuploïdie au niveau  $4x$  ( $10-12-14$ ) seraient tout aussi crédibles qu'une dysploïdie suivie de la disparition répétée de tous les diploïdes originels dans chacun des phylums de la famille. Le nombre ancestral peut donc être soit  $x=5$ , soit  **$x=10$** .

MARTIN-BRAVO S. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **44** : 1105-1120, 2007.

### *Reseda*

Nombre ancestral peut-être  $x=5$ , passant par dysploïdie à 6 (polyphylétique), puis 7 (hypothèse soutenue par les auteurs cités ci-dessous).

GONZALEZ-AGUILERA J.J. & al., *Boletim Soc. Broteriana* **53** : 519-536, 1980 | GONZALEZ-AGUILERA J.J. & FERNANDEZ-PERALTA A.M., *Genetica* **64** : 185-197, 1984 | GORI C., *Caryologia* **10**(2) : 391-401, 1957 | MARTIN-BRAVO S. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **44** : 1105-1120, 2007.

*R. alba* – Espèce tétraploïde, basée sur  $x'=10$  ( $2n=40$ ). Cette espèce a très bien pu se former directement à partir de l'espèce diploïde *R. undata* L. (auquel cas les deux taxons pourraient être regroupés), mais plus vraisemblablement après hybridation de *R. undata* avec une autre espèce diploïde comme *R. pavi* Valdès-Bermejo.

GONZALEZ-AGUILERA J.J. & FERNANDEZ-PERALTA A.M., *Plant Syst Evol.* **142** : 223-237, 1983.

*R. lutea* – Espèce basée sur  $x'=12$ , présentant deux cytotypes :  $2x'$  ( $2n=24$ ) et  $4x'$  ( $2n=48$ ), le deuxième sans doute autopolyploïde. Le taxon tétraploïde est largement répandu ; il a sans doute colonisé secondairement les milieux perturbés par l'homme. Les populations franciliennes lui appartiennent vraisemblablement. Les populations diploïdes semblent réfugiées sur des milieux primaires localisés : signalées en Espagne, à rechercher ailleurs.

*R. luteola* – Espèce basée sur  $x'=12$ , diploïde sur cette base ( $2n=24$ ). Existente localement des populations aneuploïdes : en particulier avec  $x'=13$  ( $2n=26$ ).

FERNANDEZ-PERALTA A.M. & GONZALEZ-AGUILERA J.J., *Taxon* **31**(1) : 1-8, 1982.

*R. phyteuma* – Espèce basée sur  $x=6$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  ( $2n=12$ ) et  $4x$  ( $2n=24$ ) autotétraploïde. La plupart des comptages correspondent à la valence diploïde ( $2n=12$ ) : depuis l'Espagne jusqu'en Europe de l'Est, en passant par le Midi de la France (Hérault et Bouches-de-Rhône). Des populations tétraploïdes n'ont pour l'instant été signalées que dans le Sud de l'Espagne (province de Grenade et Sierra Nevada). Les populations franciliennes (celles non adventices) pourraient appartenir à la frange occidentale de l'aire satellite centrée sur la Champagne ; difficile de dire si ce noyau est archéophyte en provenance du Midi, ou relictuel d'une période à climat plus chaud.

### *Sesamoides purpurascens*

Espèce basée sur  $x'=10$ , nombre que l'on retrouve chez les résédas du « groupe *alba* », phylogénétiquement situé à la base du genre *Reseda*. Elle forme une série euploïde :  $2n=20-40-60-80$ . En Espagne, les cytotypes semblent avoir des écologies différentes. Le cytotype  $2x$  a un cycle annuel très court, et affectionne les sables plus mobiles planitiaires. Le cytotype  $4x$  n'a été signalé que dans l'extrême Sud du pays. Le cytotype  $6x$  occupe les pelouses à une altitude moyenne. Enfin, le cytotype  $8x$  se réfugie en altitude. Mais cette répartition altitudinale n'a peut-être qu'une valeur locale : climat du centre de l'Espagne. En France, les populations de Sologne possèdent  $2n=60$  chromosomes. Le Sud de l'Île-de-France correspond à la limite nord de l'aire des populations solognotes ; on peut donc penser que cette espèce a une valence hexaploïde dans notre région.

GONZALEZ-AGUILERA J.J. & FERNANDEZ-PERALTA A.M., *Plant Syst. Evol.* **139**, 147-154, 1981 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz* **8**(1) : 21-63 (41-42), 1970.

## RHAMNACEAE

Le nombre de base de la famille devrait être  **$x=12$** , très stable dans la plupart des genres, avec dysploïdie à  $x=10$ .

### *Frangula alnus*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

### *Rhamnus*

Nombre de base  $x=12$ . Les deux espèces régionales sont diploïdes ( $2n=24$ ), comme la plupart des nerpruns.

## ROSACEAE

La famille est scindée en deux phylums, l'un basé sur  $x=7$  avec la sous-famille des ROSOIDEES, l'autre basé sur  $x=9$  comprenant surtout la sous-famille des SPIREOIDEES. On peut considérer  $x=9$  comme le nombre ancestral de la famille, avec dysploïdie rapide à  $x=7$  pour la branche des ROSOIDEES.

DICKINSON T.A. & al., *Plant Syst. Evol.* **266** : 59-78, 2007 | POTTER D. & al., *Plant Syst. Evol.* **266** : 5-43, 2007 | XIANG Y. & al., *Molecular Biol. Evol.* **34**(2) : 262-281, 2016.

A part *Physocarpus opulifolius*, plante diploïde basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ), les autres Rosacées franciliennes peuvent être distribuées dans trois groupes bien distincts : Rosoïdées, Spiréoidées-Amygdalées (genre *Prunus*) et Spiréoidées-Pyrées (genres ligneux à ovaires infères).

### Sous-famille des ROSOIDEES

Nombre de base ancestral sans doute  $x=7$  (passant à  $x=8$  seulement chez *Alchemilla* / *Aphanes*).

### *Agrimonia*

Nombre de base  $x'=14$  (paléotétraploïdie).

*A. eupatoria* – Espèce présentant divers cytotypes :  $2x-4x-5x-6x$  ( $2n=28-56-70-84$ ). Cependant, les polyploïdes n'ont été trouvés que dans la région himalayenne, en particulier dans le Nord et l'Est de l'Inde ; les  $5x$  ont certainement une origine hybride ; les  $4x$  et  $6x$  ne forment que des bivalents, ce qui suggère une origine allopolyploïde. Des populations tétraploïdes ont également été trouvées en Sibérie et au Japon. Toutes ces populations appartiennent sans doute à la subsp. *asiatica* (Juzepczuc) Skalicky (ou à d'autres taxons comme *A. pilosa* Ledeb.).

KUMAR P. & al., *Cytologia* **76**(1) : 81-88, 2011 | KUMAR P. & al., *Protoplasma* **251**(4) : 781-795, 2014.

Tous les comptages d'Europe occidentale correspondent au cytotype diploïde ( $2n=28$ ). Des études complémentaires seraient à envisager en France concernant la subsp. *major* (Boissier) Iamonico, taxon méridional dont la limite nord reste très floue.

*A. procera* – Espèce tétraploïde ( $2n=56$ ). Cette espèce, très proche de la précédente, contient sans doute son génome. L'hybride avec l'espèce précédente possède  $2n=42$  : stérile !

### *Aphanes*

Nombre de base  $x=8$ . Peu d'arguments justifient de maintenir ce genre face à *Alchemilla*. Le nombre  $x=8$  est dérivé par dysploïdie ascendante de  $x=7$  du genre *Potentilla*.

IZMAILOW R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **41** : 197-203, 1999 | LAWALREE A., *Bull. Soc. Royale Bot. Belgique* **83**(1) : 129-132, 1950.

*A. arvensis* – Espèce pour laquelle ont été cités des cytotypes  $4x$  et  $6x$  ( $2n=32-48$ ). Cependant les populations des parcelles cultivées seraient généralement  $6x$ . Il serait intéressant de rechercher des populations  $4x$  (apparemment peu fréquentes) et de vérifier si elles ne correspondraient pas aux populations naines de milieux primaires, où elles miment *A. australis*. Une origine allotétraploïde méditerranéenne a été suggérée, issue d'un croisement hypothétique entre *A. floribunda* (Murb.) Rothm. et *A. microcarpa* (Boiss. & Reut.) Rothm. Mais d'autres espèces diploïdes, dont *A. australis*, pourraient très bien convenir comme parents potentiels. Les individus hexaploïdes pourraient s'expliquer par intervention d'un gamète non réduit... ou par la participation d'une troisième espèce diploïde.

*A. australis* – Espèce diploïde ( $2n=16$ ).

### *Comarum palustre*

Espèce basée sur  $x=7$ , présentant de nombreux cytotypes :  $2x-4x-5x-6x-9x$  ( $2n=14-28-35-42$ -env. 63). Les cytotypes  $5x$  (hybridation) et  $9x$  (gamètes non réduits) semblent accidentels. Deux cytotypes semblent dominer : d'une part les tétraploïdes, peut-être plus septentrionaux (largement répartis depuis l'Islande jusqu'en Sibérie), et d'autre part les hexaploïdes beaucoup plus fréquents. Faute de données en France, nous ne pouvons présager de la répartition des différents cytotypes ; statistiquement, les populations franciliennes devraient correspondre aux hexaploïdes ( $2n=42$ ).

### *Filipendula*

Nombre de base  $x=7$  ( $2x$  à  $6x$  ; dysploïdie à  $x=8$  ?)

BAKER G. & BAKER I., *American J. Bot.* **54**(8) : 1027-1034, 1967.

*F. ulmaria* – Espèce dont deux cytotypes ont été signalés, tous les deux diploïdes :  $2n=14$  et  $2n=16$ . Cependant BAKER & BAKER (1967) ne trouvent que  $2n=14$ , nombre confirmé en Pologne par SKALINSKA & al. (1976). Les comptages à  $2n=16$  correspondent à une région comprenant la Scandinavie et l'Europe de l'Est ; une vérification semble nécessaire pour confirmer l'existence d'un tel cytotype, mais il s'agit

plutôt de deux chromosomes B, parfois signalés aussi chez l'espèce suivante.

*F. vulgaris* – Espèce diploïde (2n=14).

### *Fragaria*

Nombre de base x=7 (2x à 10x). Ce genre rend les potentilles paraphylétiques ; pour les auteurs qui veulent rendre tous les taxons monophylétiques, il y a deux solutions : certains ont proposé un éclatement du genre *Potentilla*, d'autres ont adopté l'inclusion des fraisiers dans le genre *Potentilla*.

DIMEGLIO L.M. & al., *PLoS ONE* **9**(7) : e102237, 12p., 2014 | IWATSUBO Y. & NARUHASHI N., *Cytologia* **54** : 493-497, 1989 | NATHWET P. & al., *Cytologia* **74**(3) : 355-364, 2009 | NOSRATI H. & al., *New J. Bot.* **1**(2) : 88-92, 2011 | NOSRATI H., *Agriculture & Forestry* **60**(1) : 191-201, 2014 | POTTER D. & al., *Syst. Bot.* **25**(2) : 337-348, 2000 | ROUSSEAU-GUEUTIN M. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **51** : 515-530, 2009.

Deux espèces sont diploïdes (2n=14) : *F. vesca* (= *Potentilla vesca* (L.) Scop.) et *F. viridis* (= *Potentilla viridis* (Weston) Prantl). Des cultivars tétraploïdes de *F. vesca* ont été créés pour les besoins de l'amélioration des plantes.

*F. moschata* (= *Potentilla moschata* (Weston) Prantl) – Espèce hexaploïde (2n=42), certainement allopolyploïde. Une hypothèse vraisemblable serait l'association des génomes de *F. orientalis* Losinsk. (tétraploïde) et de *F. vesca* ou plutôt *F. viridis* ; *F. orientalis* étant elle-même issue de l'association de deux génomes du groupe *vesca/mandshurica*, on peut envisager une origine plus directe à partir de *F. vesca* et *F. viridis*. Divers comptages ont été signalés par LIPPERT (1985), 4x-5x-6x-8x, mais ces résultats ont ensuite été dénoncés par STAUDT & al. (1997), ce qui incite à une grande prudence, même avec des données récentes ! En revanche existaient des cultivars 12x.

LIPPERT W., *Bot. Jahrb. Syst.* **107**(1-4) : 195-202, 1985 | STAUDT G. & al., *Bot. Jahrb. Syst.* **119**(1) : 93-97, 1997.

### *Geum*

Nombre de base x=7 (2x à 16x si le genre est pris au sens large ; en général 4x à 10x). Les deux espèces (*G. rivale* et *G. urbanum*) sont hexaploïdes (2n=42). Ce groupe des benoïtes à style crochu, sans doute allohexaploïde, est proche de *G. montanum* dont le style est long et plumeux. Cette espèce tétraploïde a certainement apporté son double génome ; le génome supplémentaire doit expliquer la morphologie particulière du style. Une hypothèse pourrait être l'hybridation avec « *Waldsteinia* », plante diploïde dont le style s'articule sur l'akène ; cependant l'héritage génétique de « *Waldsteinia* » n'apparaît pas ailleurs que sur la morphologie du style.

GAJEWSKI W., *Monographiae Botanicae* **4** : 3-414, 1957 | GAJEWSKI W., *Evolution* **13**(3) : 378-388, 1959 | RAYNOR L.A., *American J. Bot.* **39**(10) : 713-719, 1952 | SMEDMARK J.E.E. & ERIKSSON T., *Systematic Bot.* **27**(2) : 303-317, 2002.

### *Potentilla*

Nombre de base x=7 (2x à 16x).

ACHARYA GOSWAMI D. & MATFIELD B., *New Phytol.* **73** : 1243-1247, 1974 | ACHARYA GOSWAMI D. & MATFIELD B., *New Phytol.* **75** : 135-146, 1975 | ASKER S., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 199-205, 1986 | DELGADO L. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **132** : 263-280, 2000 | DOBES C. & al., *New Phytologist* **198**(2) : 605-616, 2013 | GAGNIEU A. & al., *Bull. Soc. bot. France* **106** : 148-154 | SKALINSKA M. & CZAPIK R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **1** : 137-149, 1958.

Chez de nombreuses espèces de ce genre, on observe une pseudogamie ; les graines sont apomictiques, mais le pollen est indispensable (stimulation par le tube pollinique). Parfois, la stimulation peut être provoquée par le pollen compatible d'une espèce voisine.

*P. anglica* – Espèce allooctoploïde (2n=56) issue de l'hybridation entre les deux espèces tétraploïdes *P. erecta* + *P. reptans*. Elle peut s'hybrider avec ses deux parents, produisant des individus stériles à 2n=42 chromosomes. Les seules populations que nous connaissons (étangs de St Quentin-en-Yvelines et des Noës) ne permettent pas un diagnostic précis ; la faible fertilité peut être due aux conditions peu favorables (zones surpiétinées), ou tout simplement à une multiplication clonale : seul le nombre de chromosomes confirmerait la détermination !

CZAPIK R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **11** : 187-197, 1968 | LEHT M. & PAAL J., *Ann. Bot. Fennici* **41** : 53-61, 2004 | MATFIELD B. & al., *New Phytologist* **69** : 171-186, 1970 | MATFIELD B. & ELLIS J.R., *Heredity* **29**(3) : 315-327, 1972 | VON SCHWENDENER J., *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **79** : 49-92, 1969.

*P. anserina* (= *Argentina anserina*) – Espèce présentant deux cytotypes : 4x-6x (2n=28-42), avec de très rares pentaploïdes d'origine sans doute hybride. La plupart des populations sont tétraploïdes. Les hexaploïdes semblent dispersées, sans véritable déterminisme écologique ; il s'agit sans doute d'individus apparaissant parmi les tétraploïdes par intervention d'un gamète non réduit : la multiplication végétative leur permet une expansion locale.

COBON A.M. & MATFIELD B., *Watsonia* **11** : 125-129, 1976 | OCKENDON D.J. & WALTERS S.M., *Watsonia* **8** : 135-144, 1970 | ROUSI A., *Annales Botanici Fennici* **2**(1) : 47-112, 1965.

*P. argentea* – Espèce présentant divers cytotypes : 2x-4x-5x-6x-8x. Les populations diploïdes sont souvent fertiles (pollen bien conformé), ou présentent une apomixie facultative. Par contre, les populations polyploïdes fonctionnent presque exclusivement par apomixie ; elles se stabilisent souvent au niveau hexaploïde (2n=42). Les auteurs analytiques séparent les polyploïdes sous le nom de *P. neglecta* Baumg. (= *P. impolita* Wahlenberg), position qui n'est justifiée que par leur origine allopolyploïde (vraisemblable pour les 6x, mais à confirmer : peut-être issu du croisement entre *P. argentea* s.s. maternelle et « *P. calabra* Ten. », avec l'intervention possible d'un troisième taxon qui expliquerait le polymorphisme génétique). Les populations diploïdes existent en France dans les Alpes, le Massif Central et les

Pyrénées, sur des sols graveleux et acides ; les polyploïdes ont par contre colonisé divers milieux moins extrêmes ou planitiaires (4x signalés en Alsace), se répandant ensuite dans toute l'Europe centrale et la Sibérie.

HOLM S., *Hereditas* **123**(2) : 127-139, 1995 | HOLM S. & GHATNEKAR L., *Hereditas* **125**(1) : 53-60, 1996 | MÜNTZING A., *Botaniska Notiser* **111**(1) : 209-227, 1958 | PAULE J. & al., *Taxon* **60**(3) : 721-732, 2011.

*P. erecta* – Espèce tétraploïde (2n=28), avec de rares 5x accidentels. D'autres valences ont été signalées dans le Caucase, mais une vérification précise des taxons s'impose.

*P. inclinata* – Espèce d'origine sans doute hybride entre *P. argentea* et *P. recta*, présentant divers cytotypes : 2x-4x-(5x)-6x-12x (signalés en Bulgarie). C'est le cytotype hexaploïde qui semble le plus répandu. Cependant, la plante a sans doute été volontairement introduite dans les bois périurbains de Paris, et doit s'y réduire à un seul cytotype à déterminer.

*P. indica* – Espèce présentant divers cytotypes : 2x-4x-6x-7x-8x-10x-12x (2n=14-28-42-49-56-70-84). Certains auteurs séparent en espèce *P. wallichiana* Seringe (= *Duchesnea chrysantha* (Zollinger & Moritzi) Miquel) – taxon toujours diploïde – sur la base d'une mauvaise homologie entre les génomes ; des hybrides spontanés avec *P. indica* 12x se forment cependant au Japon : ils sont le plus souvent 7x ou 8x : 7x entièrement stériles, 8x peu fertiles. On retrouve dans l'Himalaya des populations 2x, mais aussi 4x ; on peut supposer que les 4x dérivent directement des 2x (autopolyploïdes maintenus par multiplication végétative). Jusqu'à preuve du contraire, d'après les auteurs japonais, il n'y aurait que deux taxons, l'un fondamentalement diploïde, et l'autre fondamentalement dodécaploïde ; les mentions 7x à 10x pourraient correspondre à des hybrides. Cependant, si la plupart des populations naturalisées semblent dodécaploïdes (2n=84), des comptages hexaploïdes ont été effectués çà et là ; la répartition de ces deux cytotypes qui pourraient posséder le même génome n'est pas connue, pas plus que l'origine géographique des 6x (12x indigènes en Chine et au Japon). Les populations franciliennes, d'origine horticole, sont plus vraisemblablement dodécaploïdes.

KALKMAN C., *Blumea* **16**(2) : 325-354, 1968 | NARUHASHI N. & IWATSUBO Y., *Bot. Magazine, Tokyo* **104** : 137-143, 1991 | NARUHASHI N. & IWATSUBO Y., *Cytologia* **56** : 143-149, 1991 | RANI S. & al., *Plant Syst. Evol.* **298** : 485-497, 2012.

*P. montana* – Espèce tétraploïde (2n=28). Ce taxon n'a fait l'objet que d'un comptage, méritant donc confirmation.

*P. norvegica* – Espèce en général décaploïde (2n=70), fonctionnant surtout par apomixie. Cependant des cytotypes 6x et 8x ont été signalés ; ils devraient être comparés à la variabilité infraspécifique de l'espèce. Le cytotype octoploïde

(2n=56) correspondrait à la subsp. *monspeliensis* qui est justement le taxon présent en Île-de-France (le type, subsp. *norvegica*, étant bien décaploïde). Malgré son nom, la Potentille de Montpellier serait originaire d'Amérique du Nord. Ce cytotype semble le seul présent dans toute la partie orientale de la Russie.

ASKER S., *Hereditas* **66** : 101-108, 1970 | WERNER P.A. & SOULE J.D., *Canadian J. Plant Sci.* **56** : 591-603, 1976.

*P. recta* – Espèce apomictique présentant divers cytotypes : 2x-(3x)-4x-(5x)-6x-8x, mais en général tétraploïde (2n=28) ou hexaploïde (2n=42, confirmé en Alsace). La plante ayant migré récemment vers l'ouest, toutes les populations du Bassin parisien pourraient s'avérer hexaploïdes. On retrouve des populations tétraploïdes dominantes en Espagne ; il s'agit cependant de plantes indigènes.

*P. reptans* – Espèce généralement tétraploïde (2n=28) ; des populations hexaploïdes ont été trouvées en Pologne.

*P. sterilis* – Espèce tétraploïde (2n=28).

*P. supina* – Espèce présentant divers cytotypes : 2x-4x-6x-8x (2n=14-28-42-64 ; de rares 5x accidentels, et quelques individus aneuploïdes chez les polyploïdes supérieurs). Cette espèce largement répartie en Europe-Asie-Amérique du Nord, comprend diverses sous-espèces. Les populations hexaploïdes correspondent à la subsp. *costata* Sojak, asiatique (Sibérie, Afghanistan, Mongolie). Les populations 2x (Kashmir) et 8x ne sont connues que des régions himalayennes occidentales. En Europe occidentale n'existe que la subsp. *supina*, apparemment toujours tétraploïde (2n=28).

JEELANI S.M. & al., *J. Syst. Evol.* **50**(3) : 244-257, 2012 | MESICEK J. & SOJAK J., *Folia Geobot. Phytotax.* **27**(2) : 167-176, 1992.

*P. verna* (= *P. tabernaemontani*) – Espèce basée sur x=7, présentant divers cytotypes : tous les niveaux entre 4x et 12x (plus des individus aneuploïdes, et rares 18x). Les populations tétraploïdes (plutôt continentales ; pour la France, signalées en Alsace) sont souvent fertiles, alors que les polyploïdes supérieures fonctionnent presque exclusivement par apomixie ; elles se stabilisent souvent au niveau hexaploïde (2n=42). Les hauts polyploïdes (8x à 12x) restent très localisés.

ASKER S., *Hereditas* **102** : 39-45, 1985 | DOBES C., *Annalen Naturhist. Mus. Wien* **101 B** : 599-629, 1999 | DOBES C. & al., in MARHOLD K., *Taxon* **61**(4) : 894/E16-E17, 2012 | MÜNTZING A., *Hereditas* **44** : 280-329, 1959 | SMITH G.L., *New Phytologist* **70**(3) : 607-618, 1971.

## *Poterium*

Voir à *Sanguisorba*

## *Rosa*

Nombre de base x=7 (2x à 8x(-9x) : 3x et 7x chez les hybrides seulement). Ce genre très complexe ne risque pas de faire un jour l'unanimité. Les auteurs,

n'étant pas d'accord avec la définition des taxons, emploient les noms dans des sens différents, ce qui complexifie l'analyse des articles scientifiques. On observe dans ce genre une asymétrie des recherches ; déficience de travaux de phylogénie moléculaire pour l'ensemble du genre *Rosa*, mais excès délirant de recherches concernant la section *Caninae*, avec pour résultat une taxonomie beaucoup trop analytique. Cette pléthore de résultats alimente une science à part : la rhodologie !

DE COCK K., Thèse (Ghent Univ.) : 239 p., 2008 | GRAHAM G.G. & PRIMAVESI A.L., *Roses of Great Britain and Ireland*, BSBI Handbook n°7, 1993 | JICINSKA D., *Preslia, Praha*, **48** : 225-229, 1976 | KLASTERSKA I., *Folia Geobot. Phytotax.* **4**(2) : 175-189, 1969 | KLASTERSKA I. & KLASTERSKY I., *Botaniska Notiser* **127** : 328-337, 1974 | KONCALOVA M.N. & KLASTERSKY I., *Folia Geobot. Phytotax.* **13**(1) : 67-93, 1978 | LIM K.Y. & al., *Heredity* **94** : 501-506, 2005 | MALECKA J. & POPEK R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **24** : 79-90, **26** : 43-54, **28** : 97-105, 1982-84-86 | MALECKA J. & al., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **32** : 189-196, 1990 | RITZ C.M. & al., *J. Heredity* **96**(1) : 4-14, 2005.

*R. arvensis* – Seule espèce diploïde (2n=14).

*R. spinosissima* – Espèce toujours tétraploïde (2n=28), sans doute allotétraploïde.

MAYLAND-QUELLHORST E. & al., *J. Ecology* **100** : 561-576, 2012 | ROBERTS A.V., *Bot. J. Linnean Soc.* **74** : 309-328, 1977.

Toutes les autres espèces appartiennent au « groupe *canina* » (section *Caninae*) caractérisé par un génome le plus souvent pentaploïde (4x à 6x, mais en général 2n=35, avec des aneuploïdes favorisés par l'hybridation), formé de deux lots de chromosomes : un ensemble de deux génomes homologues participant à la fécondation croisée, et un ensemble de trois génomes différents à transmission strictement maternelle. Ces 21 chromosomes maternels lèguent à la descendance les principaux caractères végétatifs : les éventuels hybrides auront ainsi le même aspect général que l'églantier qui a disséminé les semences.

ROWLEY G., *J. Genetics* **57**(2-3) : 253-268, 1960.

Cette section comprend, en Île-de-France, 3 groupes assez distincts (sous-sections) : les Rubiginées caractérisées par les feuilles portant dessous de grosses glandes à odeur de pomme reinette (*R. agrestis* – *R. micrantha* – *R. rubiginosa*), les Vestitées représentées uniquement par *R. tomentosa*, et les Caninées très diversifiées mais inséparables au niveau spécifique et regroupées sous *R. canina*. On peut distinguer de cet ensemble les Stylosées (*R. stylosa*) dont nous reparlerons plus loin.

*R. agrestis* serait toujours 6x pour certains, mais aussi 5x pour d'autres (avec des 6x d'origine hybride).

*R. canina* serait presque toujours 5x (incluse la sous-espèce *dumalis*, taxon regroupant tous les morphotypes à orifice du cynorhodon large et à répartition plutôt montagnarde ; rares 4x, et quelques 6x d'origine hybride) .

*R. micrantha* aurait deux cytotypes : 5x et 6x (voir commentaires ci-après).

*R. rubiginosa* serait toujours 5x, à moins d'y inclure *R. micrantha* ci-dessus.

*R. stylosa* aurait deux cytotypes : 5x et 6x (voir commentaires ci-après).

*R. tomentosa* serait toujours 5x, mais proche d'un groupe d'églantiers pouvant varier de 4x à 6x.

La classification des Caninées change avec chaque auteur suivant les caractères dominants choisis. Ainsi, certains prennent la pilosité comme marqueur prioritaire, séparant alors *R. canina* de *R. corymbifera* Borkh. à feuilles velues non glanduleuses, et de *R. balsamica* Besser à feuilles velues et glanduleuses ; nous ne pensons pas que la faible base génétique permette de mettre en avant ces critères ! La base génétique ne paraît pas plus solide pour la plupart des autres caractères qui induisent une variabilité parallèle pour chaque groupe ; ainsi, la glandulosité des feuilles ou des pédicelles ou l'indentation des marges des folioles, caractères transmis de façon maternelle, doivent être traités au même niveau : toutes les combinaisons sont possibles !

DE RIEK J. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **67**(3) : 547-559, 2013.

Dans la Flore d'Île-de-France, nous avons adopté deux sous-espèces : le type et la subsp. *dumalis*. Elles correspondent au deux morphotypes L (*canina*) et D (*dumalis*) des articles allemands. D, sous son profil typique, combine les caractères (la plupart transmis par le pollen) de buisson dense, avec des sépales dressés et persistants, un orifice du cynorhodon large et des stigmates en tête globuleuse. Cette distinction a un intérêt dans la mesure où ce phénotype D correspond à des taxons plutôt montagnards : donc rares en Île-de-France. Une particularité de ces phénotypes réside dans la transmission pollinique de deux caractères liés : diamètre de l'orifice du cynorhodon et persistance des sépales. Ces caractères s'imposent sur la descendance face aux quatre génomes maternels : phénomène de dominance du mâle !

RITZ C.M. & WISSEMANN V., *Plant Systematics Evol.* **241**(3-4) : 213-221, 2003.

## Problèmes posés par les Caninées

- D/L

WISSEMANN et ses collaborateurs ont testé ces phénotypes à l'aide de croisements entre *R. canina* subsp. *canina* (phénotype L) et *R. rubiginosa* (phénotype D). Ils aboutissent à une hypothèse à confirmer : ce phénotype serait un « syndrome » ayant certes une base génétique transmissible, mais dominée par d'autres facteurs en particulier environnementaux. Cette conclusion ne remet pas en cause notre position qui donne à ce phénotype une valeur sélective supérieure à un simple caractère morphologique, se traduisant par une répartition globalement différente.

WISSEMANN V. & al., *Trees* **20** : 340-347, 2006.

- La classification se base sur deux groupes de caractères très distincts par leurs modes de transmission

Lors des divisions cellulaires, on observe deux types de chromosomes chez les Caninées pentaploïdes. Deux génomes s'apparient normalement, alors que les trois autres génomes ne sont pas homologues et forment uniquement des univalents. Or, ces génomes transmettent des caractères très différents. Les univalents portent les caractères de morphologie des feuilles et des sépales : ils participent à une sorte de clonage maternel des populations. Par contre le pollen transmet les caractères de diamètre du canal stigmatique ou d'orientation et de persistance des sépales ; ces caractères sont donc dispersés dans les populations en cas de fécondation croisée. Difficile donc de concevoir une classification claire sur de telles bases, d'autant plus que l'origine et la diversité des génomes maternels n'ont pas encore fait l'objet d'études précises. Même si localement certaines combinaisons manquent, donnant l'illusion de taxon stables, on s'aperçoit qu'à grande échelle les caractères maternels ont tous une valeur équivalente ; cela s'explique par une oligogénie de chacun d'entre eux : aucun n'a un poids suffisant pour justifier même un niveau variétal.

- Les niveaux de ploïdie varient donc entre eux suivant le nombre de génomes maternels

Si l'on met de côté l'intervention possible de gamètes non réduits, et compte tenu de la présence de deux chromosomes homologues, les génomes strictement maternels sont d'autant plus nombreux que le niveau de ploïdie augmente : 2 pour les 4x, 3 pour les 5x, 4 pour les 6x. Ces génomes n'étant pas homologues, l'information transmise varie suivant la valence.

- Plusieurs modes de fécondation

Certes, la fécondation croisée semble dominante chez les églantiers, ce qui donne un poids important au génome paternel. Elle permet l'apparition d'hybrides, souvent sous-estimés à cause de leur phénotype maternel : potentiellement, toutes les espèces régionales peuvent s'hybrider. Mais l'autofécondation et/ou l'apomixie apparaissent comme des processus non négligeables pour les hauts niveaux de ploïdie : déjà importants au niveau 5x. La plupart des auteurs ne différenciant pas autogamie et apomixie, nous ne pouvons donner d'estimation de la part de chaque mode ; globalement, plus de la moitié des semences peuvent être concernées, permettant en particulier de fixer les 6x.

JICINSKA D., *Preslia, Praha* 47 : 267-274, 1975 | JICINSKA D., *Preslia, Praha* 48 : 225-229, 1976 | WERLEMARK G., *Sex Plant Reprod.* 12 : 353-359, 2000.

- Les deux sens de l'hybridation

Le pollen ne transmettant que quelques caractères liés aux fleurs, l'essentiel de l'information morphologique provient des génomes maternels : l'hybride ressemble donc avant tout à l'individu où le fruit s'est formé. Si les deux parents montrent des

caractères très différents, le sens de l'hybridation détermine deux modèles d'hybrides, chacun difficile à déterminer car très proche du parent femelle.

WISSEMANN V. & RITZ C.M., *Plant Systematics Evol.* 266(1-2) : 79-89, 2007.

Globalement, tous les taxons de la section *Caninae* s'hybrident en donnant des individus fertiles. Ces individus sont fréquents au sein des populations mixtes, mais difficiles à repérer à cause de leur phénotype maternel.

JICINSKA D., *Preslia, Praha* 53 : 239-246, 1981.

### Deux exemples de taxons ambigus

Sur les nombreux taxons décrits, beaucoup doivent avoir une origine hybride récente. La définition de ces taxons hybridogènes pose des problèmes complexes : faut-il donner des noms différents suivant le sens de l'hybridation entre deux parents, étant donné que les génomes et la morphologie diffèrent ? D'autre part, le phénomène d'hybridation pouvant se répéter, ces taxons hybridogènes sont forcément polyphylétiques : ils maintiennent ainsi un polymorphisme considérable quand l'un des parents appartient aux Caninées.

RITZ C.M. & WISSEMANN V., *Plant Systematics Evol.* 241 : 213-221, 2003.

Le cas de *R. micrantha* illustre bien ce problème. D'après RITZ & WISSEMANN, ce taxon serait d'origine hybride entre *R. canina* et *R. rubiginosa*. Il mérite d'être distingué seulement par un système de régulation qui maintient un niveau hexaploïde, alors que les parents sont pentaploïdes ; les populations dites pentaploïdes à morphologie « *micrantha* » seraient génétiquement différentes ! Ce système n'est possible que par l'intervention de gamètes non réduits. Ainsi, les rétrocroisements avec le parent *rubiginosa* génèrent des hexaploïdes quel que soit le sens du croisement : logique si *rubiginosa* sert de parent mâle ( $5 + 1 = 6$ ), mais nécessitant un gamète femelle non réduit (5x au lieu de 4x) dans l'autre sens. L'autonomie de *micrantha* ne serait préservée que grâce à un meilleur fonctionnement des méioses quand interviennent ces gamètes non réduits, et éventuellement à une augmentation du clonage (proportion dominante de semences formées par autogamie/apomixie). D'autres auteurs estiment que le concept de *micrantha* englobe deux entités : certes des individus 6x d'origine hybride (environ 60%) mais aussi des pentaploïdes dont l'origine hybride n'est pas évidente : ces individus 5x sont génétiquement très proches de *R. rubiginosa* à laquelle ils devraient être subordonnés. En parallèle avec les Caninées, *R. micrantha* 5x correspond au phénotype L (comme *canina* subsp. *canina*) et *R. rubiginosa* au phénotype D (comme *canina* subsp. *dumosa*). L'hypothèse d'une origine hybride de *micrantha* ne nous semble pas pour autant compromise ; les 5x auraient bien récupéré le phénotype L lors d'une ancienne hybridation de type *rubiginosa* femelle x *canina* subsp. *canina* mâle. *R. micrantha* correspond alors à deux types d'individus

bien distincts : des 5x résultant d'une paléo-hybridation, et des 6x dominants issus d'une hybridation récente.

HERKLOTZ V. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **184**(2) : 254-271, 2017 | RITZ C.M. & WISSEMAN V., *J. Heredity* **102**(2) : 217-227, 2011 | WISSEMAN V. & RITZ C.M., *Plant Systematics Evol.* **266**(1-2) : 79-89, 2007.

Le cas de *R. stylosa* paraît très proche, avec des populations stables seulement au niveau hexaploïde. Il en diffère cependant par des parents supposés beaucoup plus éloignés. En effet, le caractère de styles plus ou moins coalescents serait issu de *R. arvensis*, mais avec un phénotype rappelant plutôt les Caninées. Suivant les propos ci-dessus, ce taxon serait hybridogène avec une constitution « canina maternelle x *arvensis* paternelle ». Dans ce sens le croisement avec *arvensis* est relativement fertile ; très peu fertile dans l'autre sens.

### *Rubus*

Nombre de base  $x=7$  ( $2x$  à  $14x$ ). Ce genre difficile présente sa plus grande complexité en Europe occidentale, à travers le sous-genre *Rubus*. Certains botanistes analytiques ont multiplié les taxons en leur attribuant un niveau spécifique sur la base d'un isolement génétique entre lignées apomictiques ; nous avons déjà détaillé notre opinion à ce sujet : tout ensemble en réseau d'origine hybride doit être conçu comme une seule espèce biologique ! Dans certains ouvrages où une place importante est accordée à la batologie, le genre *Rubus* devient un des genres les plus importants : plus de 300 espèces dans « *Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands* », ce qui représente près de 10% de la flore ! Cette situation apporte un biais très regrettable à la notion de biodiversité spécifique, en laissant croire à une richesse en fait très subjective. Les conséquences pourraient s'avérer désastreuses si un batologue (ou dans cette même famille un rhodologue, pour le genre précédent) siégeait dans des instances de préservation de la biodiversité avec l'objectif de protéger ces taxons mineurs au détriment d'espèces autrement plus patrimoniales !

ALICE L.A. & CAMPBELL C., *American J. Bot.* **86**(1) : 81-97, 1999 | HESLOP-HARRISON Y., *New Phytologist* **52**(1) : 22-39, 1953 | KURTO A. & al., *Atlas Florae Europaeae* **15** : 1-362, 2010 | MAVRODIEV E.V. & SOLTIS D.E., *Taxon* **50**(2) : 469-474, 2001 | ROYER J.-M., *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N. S.* **40** : 29-48, 2009 | THOMPSON M.M., *HortScience* **30**(7) : 1447-1452, 1995 | THOMPSON M.M., *Annals Missouri Bot. Garden* **84**(1) : 128-164, 1997 | SARHANOVA P. & al., *Sex Plant Reprod.* **25** : 319-335, 2012 | WEBER H.E., *Folia Geobot. Phytotax.* **31** : 373-380, 1996.

*R. caesius* – Espèce tétraploïde ( $2n=28$ ), à pollen très fertile ; hybridation très aisée avec les autres espèces. Le ou les taxons originels ayant donné naissance à cette espèce sont méconnus, et ont peut-être disparu. Les populations polyploïdes  $3x-5x$  attribuées à cette espèce sont sans doute hybrides.

*R. fruticosus* – Espèce complexe, regroupant une multitude inextricable de taxon apomictiques

(fonctionnant comme des clones). A partir de quelques taxons originels diploïdes et fertiles, s'est créé par hybridation un réseau de clones agamospermes formant une série polyploïde très polymorphe allant de  $2x$  ( $2n=14$ ) à  $8x$  ( $2n=56$ ). Concernant les taxons originels fertiles, certains ont sans doute disparu ; en Île-de-France, deux fonctionnent toujours de façon sexuée : « *R. canescens* » et « *R. ulmifolius* » (auxquels on peut ajouter l'espèce suivante : le framboisier) ; ils sont diploïdes ( $2n=14$ ). Parmi les autres, la valence  $4x$  domine (plus de 80% des taxons), suivie par les  $3x$ , puis les  $5x$ . En dehors de l'ensemble hybridogène *R. x corylifolius* Smith, les rares populations  $5x-6x$  semblent accidentelles, apparaissant chez des taxons tétraploïdes et maintenues par apomixie. Parmi les taxons susceptibles de pousser en Île-de-France, les triploïdes appartiennent exclusivement aux deux séries « *Rubus* » et « *Discolores* » ; ils représentent près du tiers de ces séries. Tous les taxons inclus dans les autres séries seraient tétraploïdes.

*R. idaeus* – La sous-espèce *idaeus*, seule présente en Île-de-France, est diploïde ( $2n=14$ ). En Europe de l'Est existent des populations tétraploïdes attribuées à la subsp. *melanolasius* Focke. Des populations clonales apomictiques  $3x$  n'ont pour l'instant été signalées que chez la subsp. *strigosus* (Michx.) Focke d'Amérique du Nord. Des cultivars polyploïdes ont été sélectionnés :  $3x-4x-5x-6x$ .

POOL P.A. & al., *Cytologia* **46** : 125-132, 1981 | PRATT C. & al., *Bull. Torrey Bot. Club* **85**(4) : 242-254, 1958.

### *Sanguisorba*

Nombre de base  $x=7$  ( $2x$  à  $8x$ ). Des études sur la structure des chromosomes ont permis d'envisager l'hypothèse d'un nombre ancestral  $x'=14$ , correspondant à une paléopolyploïdie apparue sur l'ancêtre commun entre *Agrimonia* et *Sanguisorba*. Cependant, cette hypothèse se heurte à l'existence d'une pimprenelle diploïde : *S. annua* (Nuttall) Nuttall = *Poteridium annuum* (Nuttall) Spach, espèce d'Amérique du Nord. Il faudrait que cette espèce ait subi une dysploïdie descendante aboutissant juste au nombre  $2n=14$  : hasard assez improbable (à moins d'un passage par un dihaploïde), qui serait lié à l'adoption d'un cycle strictement annuel. Des preuves complémentaires semblent nécessaires avant d'adopter cette stratégie ; divers taxons diploïdes ont très bien pu disparaître ; et la polyploïdisation est tellement aisée chez les plantes qu'elle peut sans problème s'avérer polyphylétique !

MISHIMA M. & al., *Chromosoma* **110** : 550-558, 2002 | NORDBORG G., *Botaniska Notiser* **111**(1) : 241-248, 1958 | NORDBORG G., *Opera Botanica* **16** : 1-166, 1967.

*S. minor* (= *Poterium sanguisorba*) – Espèce présentant deux cytotypes :  $4x$  ( $2n=28$ ) et  $8x$  ( $2n=56$ ). Le cytotype octoploïde ne s'observe que chez la subsp. *balearica* ; il a été trouvé sur les coteaux de Thiverval. La répartition des cytotypes risque d'être

fortement perturbée par la fréquente utilisation de cultivars semés sur les bermes routières.

BÖCHER T.W. & LARSEN K., *Dansk Botanisk Tidsskrift* **53** : 284-290, 1957.

*S. officinalis* – Espèce présentant divers cytotypes : 4x-(6x-)8x (2n=28-42-56). Cette espèce représente le type du genre *Sanguisorba s.s.* ; l'ancêtre de ce genre serait un taxon allotétraploïde (x'=14) formé par hybridation entre un diploïde disparu et une plante proche de *Sanguisorba annua*.

Les populations hexaploïdes sont rares et disséminées : sans doute issues d'hybridations entre les deux cytotypes principaux. Les populations octoploïdes semblent surtout présentes en Europe du Nord-Ouest et de l'Est (signalées seulement dans les Alpes pour la France). Les populations tétraploïdes (2n=28) semblent dominer vers l'ouest, et correspondent sans doute aux populations franciliennes. Or, elles disparaissent au contact avec les octoploïdes ; on peut penser que les octoploïdes se sont progressivement répandues en éliminant les tétraploïdes, sans atteindre encore la frange occidentale relictuelle de l'aire.

NORBERG G., *Botaniska Notiser* **116**(2) : 267-288, 1963.

Sous-famille des **SPIREOIDEES** – tribu des **Amygdalées** (= Sous-famille des **AMYGDALOIDEES**). Nombre de base x=8, très stable pour la sous-famille ; sans doute dérivé par dysploïdie descendante de x=9 plus ancestral.

### *Prunus*

Nombre de base x=8 (en général 2x à 8x, rarement jusqu'à 22x). Les pruniers (sous-genre *Prunus* L.) et les cerisiers (sous-genre *Cerasus* Pers.) sont fondamentalement diploïdes : polyploïdie toujours récente. Par contre tous les « cerisiers à grappes » dérivent d'ancêtres 4x ; cette allopolyploïdie serait polyphylétique pour certains auteurs, avec un seul parent maternel, mais des parents paternels différant entre les sous-genres. Ainsi le deuxième génome sépare le sous-genre *Padus* (Moench) Koehne (*P. padus* et *P. serotina*), du sous-genre *Laurocerasus* Koehne (*P. laurocerasus*, génétiquement proche de *P. lusitanica* L. qui est 8x).

HANELT P., *Bocconea* **7** : 401-408, 1997 | REALES A. & al., *Tree Genetics Genomes* **6** : 37-45, 2010 | ZHAO L. & al., *PLoS ONE* **11**(6) : e0157123, 2016.

*P. avium* – Espèce diploïde (2n=16).

*P. cerasus* – Espèce tétraploïde (2n=32). Cet arbre allotétraploïde comprend sans doute les génomes de *P. avium* et de *P. fruticosa* (taxon autotétraploïde) ; l'espèce a pu se former par fécondation de *P. fruticosa* par un gamète non réduit de *P. avium*.

BEAVER J.A. & IEZZONI A.F., *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **118**(6) : 873-877, 1993 | HRUBY K., *Prestlia* **34** : 85-97, 1962 | TAVAUD M. & al., *Heredity* **93** : 631-638, 2004.

*P. laurocerasus* – Espèce hautement polyploïde : signalée 18x-22x (2n=144, et entre 170 et 190). Une aneuploïdie importante a été observée (n variant de 84 à 92, avec optimum à 88), ainsi que de nombreux multivalents (associant jusqu'à 7 chromosomes). L'origine de cette polyploïdie reste méconnue. Cette espèce répartie depuis la Méditerranée orientale jusqu'au Moyen-Orient pourrait avoir pour parent *P. lusitanica* L., taxon octoploïde sud-atlantique, atteignant tout juste les Pyrénées occidentales françaises.

MEURMAN O., *J. Genetics* **21**(1) : 85-94, 1929.

*P. mahaleb* – Espèce diploïde (2n=16).

*P. padus* – Espèce tétraploïde (2n=32). Taxon sans doute allotétraploïde, mais ses parents restent pour l'instant méconnus ; cette paléopolyploïdie (peut-être aux alentours de 20 millions d'années) est suffisamment ancienne pour considérer que les ancêtres ont disparu ou ont fortement évolué.

*P. serotina* – Espèce tétraploïde (2n=32) ; génomes proches de ceux de l'espèce précédente.

PAIRON M.C. & JACQUEMART A.-L., *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **130**(5) : 729-734, 2005 | PAIRON M.C. & JACQUEMART A.-L., *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **133**(3) : 390-395, 2008.

*P. spinosa* – Espèce en général tétraploïde (2n=32). Le prunellier présente, pour certains auteurs divers cytotypes : 4x-5x-6x-7x-8x (2n=16 à 64). Cependant, cette espèce est fondamentalement allotétraploïde ; divers comptages supérieurs appartiennent sans doute à des hybrides (en particulier les 5x et 7x) ou à l'intervention de gamètes non réduits. Un des parents serait *P. cerasifera* Ehrh., l'autre parent restant pour l'instant méconnu. Divers travaux contradictoires ont essayé d'expliquer l'origine des populations plus robustes à gros fruits dénommées *P. x fruticans* (Flore d'Île-de-France tome I p. 907). Nous avons admis leur origine hybride. En fait il s'agit sans doute d'anciennes hybridations suivies de rétrocroisements, datant de l'époque où « *P. insititia* » était largement cultivé. On peut donc parler d'introgession historique, plus que d'hybrides récents.

LEINEMANN L., *Forest Genetics* **7**(3) : 205-209, 2000 | REYNDERS-ALOISI S. & GRELLET F., *Plant Cell Reports* **13** : 641-646, 1994 | SALESSES G., *Annales Amélioration Plantes* **20**(4) : 469-483, 1970 | SALESSES G. & BONNET A., *Cytologia* **58** : 257-262, 1993.

Sous-famille des **SPIREOIDEES** – tribu des **Pyrées** (= Sous-famille des **MALOIDEES**). Le nombre de base x'=17 est ancestral ; il a fait l'objet de nombreuses hypothèses. A proximité de cette sous-famille on trouve les Spirées avec un nombre de base x=9 ; or, le genre Nord-américain *Gillenia*, situé à la base des Maloïdées, possède aussi x=9. On peut donc penser que le nombre x'=17 est hypo-allotétraploïde : (9+9)-1.

EVANS R.C. & CAMPBELL C.S., *Amer. J. Bot.* **89**(9) : 1478-1484, 2002.

### *Amelanchier ovalis*

Espèce présentant deux valences principales : 2x' et 4x', et éventuellement des individus 3x' sans doute hybrides. Les diploïdes restent localisés à des zones refuges méridionales ; les populations franciliennes sont donc tétraploïdes (2n=68) ; certains auteurs élèvent ce cytotype au niveau sous-espèce (subsp. *embergeri* Favarger & Stearn) ce qui nous paraît excessif pour un taxon simplement autotétraploïde.

FAVARGER C. & CORREVEON P., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **90** : 215-218, 1967 | FAVARGER C. & STEARN W.T., *Bot. J. Linnean Soc.* **87** : 85-103, 1983.

### *Crataegus*

Doit inclure le genre *Mespilus*

BARANEC T., *Biologia (Bratislava)* **38**(9) : 853-864, 1983 | CHRISTENSEN K.L., *Syst. Bot. Monographs* **35** : 1-199, 1992 | PTAK K., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **28** : 107-122, 1986 | TALENT N. & DICKINSON T.A., *Canad. J. Bot.* **83** : 1268-1304, 2005.

*C. laevigata* – Espèce en général diploïde (2n=34) ; rares comptages 3x' ou 4x' accidentels, à confirmer en milieu naturel.

*C. monogyna* – Espèce présentant deux cytotypes : en général diploïde, rarement triploïde (2n=34-51). En France, le cytotype triploïde ne semble signalé que dans le Var : à considérer comme accidentel.

### *Malus sylvestris*

Espèce diploïde (2n=34). Des travaux de variabilité génétique ont montré une introgression réciproque entre l'espèce sauvage et les pommiers cultivés. Ceux-ci montrent une forte diversité consécutive à leur histoire complexe, encore assez méconnue ; malgré les possibilités d'hybridation, les cultivars doivent constituer un taxon à part, à cause de leur origine hybride dans laquelle *M. sylvestris* n'a participé que modestement.

COART E. & al., *Molecular Ecology* **15** : 2171-2182, 2006.

### *Mespilus germanica* (= *Crataegus germanica*)

Espèce diploïde (2n=34). Les résultats de phylogénie moléculaire, ainsi que les possibilités d'hybridation, suggèrent d'inclure cette espèce dans le genre *Crataegus* ! Comme pour les autres *Crataegus*, des individus triploïdes ont été signalés en jardins botaniques : cytotype accidentel à confirmer en milieu naturel.

BYATT J.I. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **74** : 329-343, 1977 | TALENT N. & DICKINSON T.A., *Canad. J. Bot.* **83** : 1268-1304, 2005.

### *Pyrus communis*

Espèce diploïde (2n=34). Il existe cependant quelques cultivars triploïdes ou tétraploïdes (2n=51 et 68), jamais échappés dans la nature.

### *Sorbus*

En général diploïdes à tétraploïdes (rares 5x' hybridogènes).

ALDASORO J.J. & al., *Systematic Bot.* **23**(2) : 189-212, 1998 | BAILEY J.P. & al., *Watsonia* **27** : 69-72, 2008 | LILJEFORS A., *Acta Horti Bergiani* **17**(4) : 47-113, 1955 | MAJOVSKY J. & UHRIKOVA A., *Acta Facultatis Rerum Natur. Univ. Comenianae, Bot.*, **37** : 5-14, 1990 | NELSON-JONES E.B. & al., *Theoretical Applied Genet.* **105**(6-7) : 953-963, 2002 | PELLICER J. & al., *Annals Bot.* **110** : 1185-1193, 2012 | PRAT D. & DANIEL C., *Revue For. Fr.* **45**(3) : 216-228, 1993 | ROBERTSON A. & al., *Molecular Ecol.* **19** : 1675-1690, 2010.

Parmi les sorbiers, on peut distinguer deux modèles très différents : les espèces de base fertiles fonctionnant souvent par fécondation croisée, et les espèces apomictiques d'origine hybride. Dans les deux cas existent des 2x' et des 4x' ; en revanche, les 3x' ne se fixent que chez les taxons apomictiques. En Île-de-France, la seule espèce apomictique est *S. latifolia* (inclus *S. remensis*), issu de l'hybridation entre *S. torminalis*, parent généralement maternel, fécondé par *S. aria*. Les taxons appartenant à ce complexe peuvent être 2x'-3x'-4x' ; les populations franciliennes semblent diploïdes (2n=34 ; comptage de DE POUQUES à Fontainebleau, même si l'auteur signale une certaine mixoploidie). Chaque étude régionale montre que les populations apomictiques appartenant à ce complexe sont polyphylétiques, certains auteurs donnant des noms d'espèces à ces lignées (Allemagne, Royaume-Uni...) ; comme logiquement il est impossible de différencier morphologiquement certaines de ces lignées, cette multiplication de microtaxons semble sans fin et illusoire dans la pratique. Dans certaines régions (Suisse...), les individus attribués à « *latifolia* » forment un complexe hybridogène non stabilisé, regroupant des individus partiellement fertiles capables de rétrocroisements : il vaut mieux dans ce cas les cataloguer en hybrides ! Certains auteurs vont même plus loin en affirmant que toutes les populations diploïdes doivent être conçues comme hybrides, et que l'apomixie ne touche que les polyploïdes (MEYER & al., 2014) : les microtaxons n'auraient de valeur que s'ils sont polyploïdes ! Cependant, d'autres auteurs ont montré une apomixie chez des sorbiers hybridogènes diploïdes (JANKUN & KOVANDA, 1988). Si le niveau diploïde se confirme en Île-de-France, on voit mal comment l'Alisier de Fontainebleau serait stable et fertile sans apomixie.

AAS G. & al., *Botanica Helvetica* **104** : 195-214, 1994 | CORNIER B., *Bull. mens. Soc. linn. Lyon* **77**(9-10) : 27-46, 2008 | DE POUQUES M.-L., *Bull. Soc. bot. France* **98** : 89-92, 1951 | FEULNER M. & al., *Plant Systematics Evol.* **299**(6) : 1065-1074, 2013 | JANKUN A. & KOVANDA M., *Preslia, Praha*, **60**(3) : 193-213, 1988 | MEYER N. & al., *Plant Systematics Evol.* **300**(10) : 2169-2175, 2014 | SELL P.D., *Watsonia* **17** : 385-399, 1989.

Les quatre autres espèces (*S. aria*, *S. aucuparia*, *S. domestica*, *S. torminalis*) semblent toujours diploïdes

( $2n=34$ ) dans la région. Des populations d'alisiers apomictiques  $3x'$  ou  $4x'$  existent ailleurs qu'en France (sans doute, comme d'habitude, par méconnaissance). Ainsi, chez *S. aria*, des clones apomictiques triploïdes ou tétraploïdes ont été décrits en Grande-Bretagne (voir PELLICER & al., 2012, p. 1186, ou ROBERTSON & al., 2010, p. 1677) ou en Scandinavie ; d'autres populations apomictiques  $3x'$  ou  $4x'$  correspondent à *S. graeca* (Spach) Kotschy ou *S. rupicola* (Syme) Hedl., deux « espèces » très proches de *S. aria*, parmi d'autres, et qui devraient lui être subordonnées. Ces taxons sont disséminés en Grande-Bretagne, Scandinavie, Europe centrale, Grèce... Il n'est pas exclu que de tels taxons existent en France, où les individus à feuilles obovales ne sont pas rares : à étudier !

HAJRUDINOVIC A. & al., *Annals Bot.* **116** : 301-312, 2015 |  
LEPSI M. & al., *Preslia* **87** : 109-162, 2015

## RUBIACEAE

Cette famille énorme possède des nombres de base très variés, allant de  $x=6$  à  $x=17$ , avec une prédominance de  $x=11$  ( $2x$  à  $22x$ ). Ce nombre 11 est sans doute ancestral pour toute la famille ; on le trouve chez les genres archaïques *Coptosapelta* Korth. ou *Luculia* Sweet, ainsi que chez les caféiers... Il se maintient jusqu'à la base de la sous-famille des Rubioïdées, la seule représentée en Europe. À part le genre *Rubia*, basal pour la tribu des Rubiées et bien défini, les autres genres franciliens appartiennent à un ensemble confus dont la nomenclature doit être entièrement revue. Nous avons pour l'instant maintenu les noms traditionnels. Dans l'état actuel des connaissances, il serait plus sage de concevoir un immense genre *Galium*, et de séparer au niveau sous-genre les différents phylums de cette tribu. Cependant, il semble évident que les spécialistes auront une autre approche qui débouchera inévitablement sur la création de nombreux petits genres peu discernables morphologiquement ! Ce n'est pas à la nomenclature binomiale de supporter les contraintes imposées par le respect de la phylogénie : nous insistons une fois de plus sur le devoir de réserver les noms scientifiques à des entités suffisamment larges pour être accessibles au plus grand nombre... peine sans doute perdue d'avance ! Toutes les espèces régionales appartiennent à cette tribu des Rubiées : nombre  $x=11$  ancestral, avec une dysploïdie possible  $x=12$ , ou descendante à  $x=10-9-5$ . Le nombre  $x=11$  est non seulement caractéristique du genre *Rubia* à la base du groupe, mais la dysploïdie descendante à partir de 11 s'est répétée dans plusieurs phylums : *Crucianella*, *Cruciata*, *Galium*, *Valantia*...

KIEHN M., *Annals Missouri Bot. Garden* **82**(3) : 398-408, 1995 | KRENDEL F., *Annalen Naturhistorischen Museums Wien, Serie B*, **116** : 119-151, 2014.

### *Asperula*

Nombre de base  $x=11$  (aneuploïdie ou dysploïdie à  $x=10$ ).

ROMERIO M., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **88** : 65-76, 1965.

*A. arvensis* – Espèce diploïde ( $2n=22$ ).

*A. cynanchica* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  ( $2n=22$ ) et  $4x$  ( $2n=44$ ). Cette espèce très polymorphe a été scindée en diverses sous-espèces ; la plupart sont cantonnées aux zones subméditerranéennes ou montagnardes du sud et de l'est de la France : uniquement la subsp. *cynanchica* en Île-de-France. La répartition exacte des cytotypes est en grande partie méconnue en France. En fait, la phylogénie moléculaire montre que la conception actuelle de cette espèce n'est pas monophylétique. Deux explications possibles à ce polymorphisme ; soit dans son aire très large, des hybridations suivies d'introgessions ont diversifié cette espèce qui se trouve ainsi associée aux taxons paternels ; soit, le polymorphisme originel de cette large espèce a généré en divers points de son aire des taxons récents : *A. cynanchica* est alors rendue paraphylétique par tous ces taxons dérivés qui devraient alors lui être tous subordonnés !

*A. tinctoria* – Espèce chez laquelle deux cytotypes ont été signalés :  $2x$  ( $2n=22$ ) et  $4x$  ( $2n=44$ ). Cette espèce semble cependant plutôt diploïde ; les comptages tétraploïdes sont anciens et n'ont été confirmés qu'en Pologne (endopolyploïdie ?).

### *Cruciata laevipes*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Le genre présente, chez d'autres espèces, une dysploïdie descendante :  $x=9$ , puis  $x=5$ .

EHRENDORFER F. Von, *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* **65** : 11-20, 1962.

### *Galium*

Nombre de base  $x=11$  (dysploïdie descendante avec  $x=10$  ; les taxons à  $x=12$  devraient être exclus du genre).

ANCHEV M.E., *Fitologiya* **19** : 43-68, 1982 | DONNEAUX A., *Lejeunia, N. S.* **103** : 1-74, 1981 | KLIPHUIS E., *Proc. Koninkl. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Ser. C*, **65** : 279-285, 1962 | KLIPHUIS E., *Acta Bot. Neerlandica* **15** : 535-538, 1967 | KLIPHUIS E., *Lagascalia* **11**(2) : 229-244, 1983 | KLIPHUIS E., *Memorias Soc. Broteriana* **27** : 77-87, 1984 | KLIPHUIS E., *Nordic J. Bot.* **6**(1) : 15-20, 1986 | PIOTROWICZ M., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **1** : 159-169, 1958 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **59** : 233-243, 1986.

*G. aparine* – Espèce complexe basée sur  $x=11$ , mais capable d'aneuploïdie. Quatre niveaux de ploïdie sont signalés :  $2x-4x-6x-8x$ . En France, les populations de milieux primaires méditerranéens pourraient s'avérer diploïdes : subsp. *aparinella* et subsp. *tenerum*. Par contre, il est très vraisemblable que la subsp. *aparine* soit toujours polyploïde ; ainsi, en zone tempérée, les populations semblent toutes polyploïdes (surtout  $4x$  et  $6x$  ;  $8x$  à confirmer, sans

doute accidentelles) ; elles abondent sur les lisières forestières nitrophiles et dans les milieux secondaires. Les individus hexaploïdes sont souvent aneuploïdes avec  $2n=64$  chromosomes (comptages variant de 61 à 66 suivant les cellules, mais stabilisés à 64 ou 66 avec large dominance d'individus aneuploïdes) : ils dominent en Europe. On trouve de même des individus à  $2n=42$  dans les populations tétraploïdes. Les seuls comptages effectués en Île-de-France sont hexaploïdes. Les plantes tétraploïdes pourraient être recherchées dans les milieux seminaturels ; pour l'instant, nous n'avons trouvé de données qu'en Pologne et au Portugal (plus des introductions en Amérique du Nord). Concernant la sous-espèce *spurium*, les auteurs considèrent un nombre de base dérivé :  $x=10$ . En Europe, les populations semblent en général diploïdes ( $2n=20$ ) ; ce taxon diploïde a été exporté en Amérique du Nord ; il est remplacé, en Afrique, par une variété tétraploïde (séparée parfois en subsp. *africanum* Verdcourt). Le taxon diploïde messicole qui correspond à cette sous-espèce *spurium* (archéophyte en France), et dont l'origine est méconnue, devrait être confronté aux gaillets diploïdes méditerranéens dont le nombre de base n'a jamais été vérifié. Tout reste à faire dans l'étude des relations parentales entre ces gaillets annuels. Le seul auteur ayant proposé des filiations possibles est EHRENDORFER ; mais, s'il admet que « *spurium* » puisse être un des parents (le nombre de base dysploïde  $x=10$  est cependant dérivé, mais ce nombre pourrait expliquer l'aneuploïdie chez *G. aparine*), il a raisonné sur des taxons orientaux en admettant une origine Proche-Orientale suivie d'une migration vers l'ouest. Il est curieux que cet auteur n'ait pas envisagé les taxons de milieux primaires que l'on trouve en Europe occidentale !

BÖCHER W. & al., *Biologiske Skrifter* **8**(3) : 1-31 (21-22), 1955 | EHRENDORFER F., in DAVIS P.H. & al., *Plant life of south-west Asia* : 195-215, 1971 | KLIPHUIS E., *Proc. Koninkl. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Ser. C*, **83**(1) : 53-64, 1980 | MOORE R.J., *Canadian J. Bot.* **53**(9) : 877-893, 1975.

*G. boreale* – Espèce présentant trois cytotypes :  $2x$  ( $2n=22$ ),  $4x$  ( $2n=44$ ) et  $6x$  ( $2n=66$ ). Les populations diploïdes n'ont été signalées qu'en Extrême-Orient ; les hexaploïdes sont surtout présentes en Extrême-Orient et Amérique du Nord, très disséminées en Europe (surtout des Alpes à l'Europe centrale et la Scandinavie). Malgré l'opinion d'anciens botanistes n'ayant sans doute travaillé que sur un matériel trop restreint, il semble bien qu'en Europe il soit impossible de différencier les deux cytotypes ; ceux-ci poussent même en mélange (Côte-d'Or par exemple !). Bien sûr, la différence de valence crée une barrière efficace (les  $5x$  sont très rares au contact entre les deux cytotypes), mais l'absence de réelle divergence écologique ne permet même pas de concevoir des variétés. Il est probable que les  $6x$  se sont directement formés à partir des  $4x$  par intervention de gamètes non réduits.

KLIPHUIS E., *Proc. Koninkl. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Ser. C* **76**(4) : 359-372, 1973 | KLIPHUIS E., *Proc. Koninkl.*

*Akad. van Wetensch. Amsterdam, Ser. C* **76**(5) : 449-464, 1973 | LÖVE A. & LÖVE D., *Amer. Midland Naturalist* **52**(1) : 88-105, 1954 | RAHN K., *Botanisk Tidsskrift* **56** : 351-354, 1961.

*G. mollugo* – Espèce basée sur  $x=11$ , présentant deux cytotypes en France :  $2x$  et  $4x$ . La subsp. *mollugo* correspond aux populations diploïdes, plutôt montagnardes, et pour l'instant non signalées dans le Bassin parisien, sans doute par méconnaissance. En Île-de-France, seule la subsp. *erectum* est notée : taxon tétraploïde ( $2n=44$ ), très polymorphe.

KRENDL F., *Österr. Bot. Zeitschrift* **114**(4-5) : 508-549, 1967 | KUIPER J. & LABADIE R.P., *Planta Medica* **42** : 390-399, 1981 | MICHALKOVA E., *Preslia, Praha*, **65** : 201-207, 1993 | NATALI A. & JEANMONOD D., *Candollea* **47** : 311-318, 1992.

*G. odoratum* – Espèce tétraploïde ( $2n=44$ ). On trouve dans la littérature quelques comptages hexaploïdes (Bulgarie...) ; comme pour plusieurs autres espèces de gaillets, il s'agit sans doute d'individus accidentels apparaissant à proximité des tétraploïdes par intervention de gamètes non réduits.

*G. palustre* – Espèce plus proche de certaines aspérules (*A. tinctoria*), et sans doute à exclure du genre *Galium* en cas de découpage du genre. Elle recouvre un complexe polyploïde basé sur  $x=12$ , et a été scindée en trois sous-espèces. Les sous-espèces *palustre* et *debile* sont diploïdes ( $2n=24$ ). Les populations tétraploïdes ( $2n=48$ ) ont été rapportées par certains auteurs à la subsp. *palustre*, mais cette option n'est pas tenable pour d'autres : elles semblent absentes d'Île-de-France. Aux Pays-Bas, les tétraploïdes se confondent plutôt avec la sous-espèce suivante, partageant les mêmes milieux. En péninsule ibérique, ce cytotype semble dominer, et présenterait divers caractères de la subsp. *debile*. Des études complémentaires semblent donc nécessaires pour préciser leur position (origine plutôt allotétraploïde), et leur éventuel caractère polyphylétique. Reste la subsp. *elongatum*, en général octoploïde ( $2n=96$ ), très localement dodécaploïde ( $2n=144$  ; Europe-Centre et Est). Il s'agit sans doute d'un taxon allopolyploïde issu d'une hybridation entre les deux autres sous-espèces, peut-être par l'intermédiaire des populations tétraploïdes. Les trois sous-espèces existent donc en Île-de-France, chacune avec un seul cytotype :  $2x$  pour *debile* et *palustre*,  $8x$  pour *elongatum*.

APELGREN K. & LERNSTAL R., *Nordic J. Bot.* **10** : 565-592, 1991 | KLIPHUIS E., *Proc. Koninkl. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Ser. C* **77**(4) : 408-425, 1974 | KLIPHUIS E. & al., *Acta Bot. Neerlandica* **35**(4) : 383-392, 1986 | PUFF C., *Linzer Biologische Beiträge* **8**(1) : 3-11, 1976 | TEPPNER H. & al., *Taxon* **25**(1) : 95-97, 1976.

*G. parisiense* – Espèce basée sur  $x=11$ , comprenant divers cytotypes :  $2x-4x(-5x)-6x$  (plus des aneuploïdes au niveau  $6x$ ). La variabilité extrême de la sous-espèce *parisiense* semble concerner tous les cytotypes ; il semble donc impossible, pour l'instant, de proposer une classification variétale logique. Parmi les comptages diversifiés mais peu nombreux, les diploïdes seraient surtout présents en Europe de l'Est et dans les Balkans. À l'inverse, les hexaploïdes occuperaient la partie méridionale de l'aire. Ailleurs,

les tétraploïdes domineraient : à vérifier en Île-de-France !

*G. pumilum* – Espèce basée sur  $x=11$ , appartenant à un groupe très complexe qui est représenté, dans la région, par deux taxons. *G. pumilum* s.s. est un taxon octoploïde ( $2n=88$ ). Nous avons traité l'autre taxon en sous-espèce (subsp. *fleurotii*) car, malgré une grande proximité, il posséderait une valence différente, tétraploïde ( $2n=44$ ) ; la vérification sera difficile dans la région, l'unique station ayant disparu.

KOLAR F. & al., *Annals Bot.* **111** : 1095-1108, 2013 | KRENDL F., *Biosystematics Ecol., Series 4* : 51-112, 1993 (*Osterreichische Akad. Wissenschaften Wien*).

*G. saxatile* – Espèce basée sur  $x=11$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$ . Les populations diploïdes ne persistent que dans des zones refuges méridionales (péninsule ibérique) : elles ont été traitées au niveau de sous-espèce (subsp. *vivianum* (Kliphuis) Ehrendorfer), ce qui semble excessif, le type étant sans doute auto-tétraploïde : éventuellement var. *vivianum* (Kliphuis) Ortega & Devesa à cause de leur confinement géographique. Les populations régionales sont donc tétraploïdes ( $2n=44$ ).

KLIPHUIS E., *Botaniska Notiser* **125** : 487-492, 1972. | KLIPHUIS E., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **53**(2) : 1077-1095, 1981 | KRENDL F., *Biosystematics Ecol., Series 4* : 51-112, 1993 (*Osterreichische Akad. Wissenschaften Wien*).

*G. tricorutum* – Espèce basée sur  $x=11$ , tétraploïde ( $2n=44$ ). Rares mentions diploïdes sans doute erronées.

*G. uliginosum* – Espèce basée sur  $x=11$ , présentant deux cytotypes :  $2x-4x$  ( $6x$  signalés, mais jamais confirmés). La répartition des deux cytotypes, indiscernables morphologiquement et poussant parfois en mélange, est méconnue.

*G. verum* – Espèce basée sur  $x=11$ , présentant deux cytotypes :  $2x-4x$  ( $6x$  signalés, mais jamais confirmés). Comme pour *G. saxatile*, les populations diploïdes auraient une répartition plus méridionale ou continentale. Seule la sous-espèce *verum* tétraploïde ( $2n=44$ ) a migré vers le nord ou l'ouest ; elle est très abondante dans la région. Elle s'hybride avec *G. mollugo* subsp. *erectum*, plante aussi tétraploïde. En fait, la situation est complexe sur l'ensemble de l'Europe car des populations diploïdes existent d'une part dans les Balkans, et d'autre part en Europe centrale (comptages de KRENDL...); or, leur morphologie ne permet pas de les distinguer des populations  $4x$  ! Le niveau de sous-espèce adopté pour « *wirtgenii* », ne se justifie donc plus par le niveau  $2x$  (non corrélé aux caractères morphologiques) et semble dès lors surestimé. La valeur de cette subsp. *wirtgenii* (F.W. Schultz) Oborny, sa distinction par rapport aux écotypes très variables de la subsp. *verum*, sa répartition (présence en France à confirmer) restent méconnues ; ces études complémentaires indispensables (ne concernant pas l'Île-de-France) n'auront de valeur

qu'en intégrant la cytotaxonomie ; les rares comptages effectués sont actuellement trop disparates pour permettre une bonne compréhension de la variabilité de cette espèce.

KLIPHUIS E., *Botanica Helvetica* **94**(2) : 269-278, 1984.

### *Rubia*

Nombre de base  $x=11$ .

CARDONA M.-A. & SIERRA-RAFOLS E., *Anales Jard. Bot. Madrid* **37**(2) : 557-575, 1981 | CARDONA M.-A., *Webbia* **38** : 513-529, 1984.

*R. peregrina* – Espèce présentant divers cytotypes ( $2x-4x-6x-8x-10x$ ), diversement traitée suivant les auteurs, souvent éclatée en plusieurs « micro-espèces ». Les taxons tétraploïdes se localisent en zones méditerranéenne et macaronésienne. Si l'on s'en tient à la subsp. *peregrina* au sens de CARDONA, les populations diploïdes originelles sont confinées aux montagnes du Sud de l'Espagne. Les populations hautement polyploïdes semblent localisées au Midi : Sud de la France et péninsule ibérique. Nous ne possédons sans doute en Île-de-France que le cytotype le plus fréquent, hexaploïde ( $2n=66$ ).

*R. tinctorum* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=22-44$ ). Le cytotype diploïde semble cantonné à la région d'origine de cette espèce, en Asie. Les plantes françaises, issues des parcelles où la plante était cultivée comme espèce tinctoriale, correspondent au cytotype tétraploïde ( $2n=44$ ).

*Sherardia arvensis* – Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

## SALICACEAE

Une analyse très précise des génomes montre que le nombre de base de cette famille résulterait d'une ancienne duplication des chromosomes. Plusieurs hypothèses ont été suggérées ; la plus simple correspond à des ancêtres ayant  $x=10$ , et donnant un ancêtre souche (commun aux deux genres *Populus* et *Salix*) à  $10 + 10 - 1 = 19$  chromosomes, donc hypotétraploïde. Or, récemment, la famille des Salicacées a été élargie pour inclure la famille tropicale des Flacourtiacées. Cette ancienne famille a sans doute pour nombre basal  $x=11$ , mais avec une fréquente dysploïdie à  $x=10$  (voire  $x=9$ ) ; les deux nombres  $10-11$  existent dans le genre *Flacourtia* L'Hér., et plusieurs genres sont stabilisés à  $x=10$ . Ceci corrobore parfaitement l'hypothèse d'une allopolyploïdie à partir d'ancêtres appartenant aux ex-Flacourtiacées.

STERCK L. & al., *New Phytologist* **167**(1) : 165-170, 2005.

### *Populus*

Nombre de base  $x'=19$ .

CAGELLI L. & LEFEVRE F., *Forest Genetics* **2**(3) : 135-144, 1995 | GALLEGO MARTIN F. & al., *Studia Botanica (Univ.*

*Salamanca*) 6 : 163-167, 1987 | GAUDET M. & al., *Tree Genetics & Genomes* 4 : 25-36, 2008 | JOHANSSON H., *Hereditas* 26 : 321-352, 1940 | PAULEY S.S., *Economic Bot.* 3(3) : 299-330, 1949 | ZHANG S. & al., *Acta Phytotaxonomica Sinica* 43(6) : 539-544, 2005 | ZSUFFA L., *Annales Forestales* 6(2) : 29-49, 1974.

Les 3 espèces sont fondamentalement diploïdes ( $2n=38$ ). La plupart des individus naturels sont effectivement diploïdes. Cependant, de rares individus, en général géants, s'avèrent triploïdes ( $2n=57$ ) ; ce phénomène résulte d'une fréquence non négligeable de gros grains de pollen non réduits. Des hybridations artificielles entre  $2x$  et  $3x$  (faites chez *P. tremula*) peuvent, de la même façon produire des individus tétraploïdes, et divers aneuploïdes. La rareté de ces individus polyploïdes dans la nature s'explique sans doute par le frein important de la dioécie ; la probabilité de trouver côte à côte deux individus tétraploïdes de sexe opposé est très faible. Par contre ces polyploïdes peuvent être multipliés par les horticulteurs. Par ailleurs des tétraploïdes artificiels ont été créés chez certains cultivars, en utilisant la colchicine. De tels triploïdes sauvages ont été observés chez *P. alba*, *P. nigra*, *P. tremula* et *P. x canescens*. Rappelons que toutes ces espèces peuvent s'hybrider. La facilité d'hybridation entre *P. nigra* et *P. deltoides* Bartr. (d'Amérique du Nord) provoque une pollution génique des populations naturelles et menace, à terme, la pureté de *P. nigra*.

### Salix

Nombre de base  $x'=19$  (individus aneuploïdes pas rares, non pris en compte).

BLACKBURN K.B. & HARRISON J.W., *Annals Bot.* 38(2) : 361-378, 1924 | CHARLE CRESPO M.D. & al., *Homenaje a Pedro MONTSERRAT* : 919-925, 1988 | DOBES C. & al., *Linzer biol. Beitr.* 29(1) : 5-43 (7-13), 1997 | HAKANSSON A., *Hereditas* 41(3-4) : 454-482, 1955 | NEUMANN A. & POLATSCHEK A., *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 76 : 619-633, 1972 | THIBAUT J., *Canadian J. Bot.* 76(1) : 157-165, 1998.

Trois espèces semblent toujours diploïdes ( $2n=38$ ) : *S. purpurea*-*S. repens* (les deux sous-espèces)-*S. viminalis*. Deux espèces semblent toujours tétraploïdes ( $2n=76$ ) : *S. alba*-*S. cinerea* (les deux sous-espèces).

### Groupe *alba*-«*fragilis*»

*S. euxina* Belyaeva (= *S. fragilis* auct.) – Espèce en général tétraploïde ( $2n=76$ ). Des comptages  $2x$  sont sans doute erronés ; d'autres  $6x$  ( $2n=114$ ) sans doute accidentels. Cette espèce s'hybride librement avec *S. alba*. Les deux espèces tétraploïdes semblent génétiquement bien séparées et se seraient formées par l'association de deux génomes légèrement différents (allotétraploïdes segmentaires). En fait, *S. euxina* est une espèce endémique des pourtours de la Mer Noire ; elle a été plantée et s'est naturalisée ailleurs en Europe. Mais son interfertilité avec *S. alba* a provoqué la formation d'hybrides plus ou moins fixés, bien plus fréquents que le parent «*euxina*», et qui correspondent à *S. x fragilis*. Les intermédiaires *alba-fragilis* cités dans la plupart des travaux de

génétique correspondent donc à des rétrocroisements ! Du coup la présence et la fréquence de *S. euxina* en Île-de-France doivent être vérifiées ; l'espèce se distingue de *S. x fragilis* par l'absence de pilosité (jeunes rameaux, bourgeons, feuilles), le limbe non glauque dessous et à stomates peu abondants dessus.

BARCACCIA G. & al., *Hereditas* 90 : 169-180, 2003 | BELYAEVA I., *Taxon* 58(4) : 1344-1348, 2009 | DE COCK K. & al., *Silvae Genetica* 52(3-4) : 148-153, 2003 | KING R.A. & al., *Tree Genetics Genomes* 6 : 247-258, 2010 | OBERPRIELER C. & al., *Plant Systematics Evol.* 299 : 1107-1118, 2013 | TRIEST L. & al., *Hereditas* 84 : 555-563, 2000 | TRIEST L., *Plant Syst. Evol.* 226 : 143-154, 2001.

### Groupe *aurita-caprea-cinerea*

*S. aurita* – Espèce dont deux cytotypes sont signalés :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=38-76$ ). La répartition des cytotypes est méconnue. Il faudrait vérifier si les populations tétraploïdes sont réellement autopolyploïdes ou ne seraient pas issues d'une introgression par *S. cinerea*. En effet, cette introgression s'observe dès que les milieux turficoles recherchés par cette espèce se dégradent. Les populations tétraploïdes pourraient correspondre à de tels individus, plus aptes à coloniser les habitats plus eutrophes.

*S. caprea* – Espèce en général diploïde ( $2n=38$ ). Des comptages  $3x$  ou  $4x$  ( $2n=57-76$  ; plus des  $6x$  sans doute accidentels) ont été signalés ; ils peuvent tous résulter d'hybridations, très fréquentes avec *S. cinerea*, ou moins fréquentes avec *S. aurita* (voire avec *S. viminalis*, mais la morphologie permet alors de facilement déterminer l'hybride).

*S. cinerea* – L'origine de cette espèce tétraploïde ( $2n=76$  pour les deux sous-espèces) n'est pas connue. On peut penser à des hybridations *aurita-caprea*. Cependant HAKANSSON a suggéré des hybridations *caprea-viminalis* qui, bien que les parents soient diploïdes, donnent parfois des individus triploïdes voire tétraploïdes (ce dernier cas à vérifier).

HAKANSSON A., *Hereditas* 41(3-4) : 454-482, 1955.

*S. triandra* – Espèce diploïde ( $2n=38$ ), chez laquelle ont été signalés des individus triploïdes ( $2n=57$ ) certainement accidentels, et sans doute formés par intervention d'un gamète non réduit.

## SANTALACEAE

Divers nombres de base ont été signalés dans cette famille, particulièrement dans le genre *Thesium* (au moins de 9 à 4), mais peu de vérifications récentes ont été entreprises ce qui ne permet pas de faire un bilan logique. L'ancienne famille des Viscacées (toujours reconnue par certains auteurs) représente un groupe très spécialisé vraisemblablement basé sur  $x=14$ , mais avec une dysploïdie de 14 à 10.

### *Thesium humifusum*

Espèce basée sur  $x=4$ , présentant deux cytotypes  $2x$  et  $4x$  ( $2n=8-16$ ), signalés chez les deux sous-espèces. Leur répartition reste insuffisamment connue. Les rapports entre les deux sous-espèces et la variabilité considérable de la subsp. *divaricatum* en France constituent un problème taxonomique à résoudre ; le lien avec les cytotypes fait partie des hypothèses à vérifier. En Espagne « *divaricatum* » est en général tétraploïde ; ce cytotype pourrait correspondre aux populations géantes présentes en France en région méditerranéenne. Par contre, FAVARGER (1966) a trouvé des diploïdes en particulier dans les Hautes-Alpes ; les populations y sont beaucoup plus basses et ascendantes... Etudes à poursuivre !

FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâtoise Sci. Nat.* **89** : 57-59, 1966.

### *Viscum album*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

WIENS D. & BARLOW B.A., *Taxon* **20**(2-3) : 313-332, 1971.

## SAPINDACEAE

Nous retrouvons avec les Sapindacées, famille tropicale très vaste et diversifiée, le débat animant les auteurs sur la notion de nombre de base. Beaucoup ont suggéré  $x=7$ . Un premier élément de réponse vient de l'inclusion des anciennes familles Acéracées (érables) et Hippocastanacées (marronniers), la première basée sur  $x=13$ , et la seconde sur  $x=20$ . Or, ces familles sont basales par rapport aux vraies Santalacées. Certes, il y a de fortes chances pour que  $x=13$  soit hypo-tétraploïde issu de  $x=14$ , mais il n'y a pas trace de diploïdes au niveau 7 ! Un autre élément vient de l'analyse de l'évolution de la biologie des Santalacées chez lesquelles le port arborescent ancestral a généré des lianes plus évoluées. Or, le nombre de chromosomes de ces lianes va de  $2n=14$  à  $2n=86$ , avec une domination des nombres 24-28 ; celui des arbres moins spécialisés va de  $2n=18$  à 96, avec une domination des nombres 30-32. Le passage de l'un à l'autre correspond à une diminution du nombre, et donc globalement à une dysploïdie descendante ! Les rares espèces à  $2n=14$  ne semblent pas archaïques. Parmi les arbres, on trouve tous les nombres  $x=9$  à 18, mais  $x=16$  étant le plus fréquent paraît un candidat tout aussi crédible que  $x=7-14$  ; une dysploïdie descendante à partir de 16 peut très bien expliquer tous les nombres. Pour cette famille comme pour bien d'autres, nous penchons plutôt vers un nombre primitif élevé, hypothèse qui n'exclut nullement la possibilité d'une paléopolyploïdie.

LOMBELLO R.A. & al., *Caryologia* **51**(1) : 81-93, 1998.

### *Acer*

Genre basé sur  $x'=13$  (la plupart des espèces sont diploïdes).

MEURMAN O., *Hereditas* **18** : 145-172, 1933 | TAKIZAWA S., *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. V*, **6**(2) : 249-272, 1952.

Certains auteurs ont suggéré une aneuploïdie ascendante à partir d'un ancien génome à  $x=10$ , nombre existant chez les marronniers, mais rien n'est moins sûr : voir les commentaires ci-dessus.

Trois espèces sont diploïdes ( $2n=26$ ) : *A. campestre*, *A. negundo* et *A. platanoides*. Chez ce dernier, des comptages précis effectués sur des apex racinaires ont montré un phénomène assez répandu qui explique la surestimation d'individus tétraploïdes : une zone de divisions cellulaires en amont de l'apex présente de nombreuses cellules tétraploïdes. Cependant, on ne trouve pas (ou peu) d'individus tétraploïdes dans la nature. En vérifiant un grand nombre de plantules, MEURMAN a trouvé un individu triploïde : phénomène à rapprocher de l'observation de rares triploïdes chez divers arbres (voir *Quercus*, *Betula*, *Populus*...). Ces triploïdes posent le problème de leur origine : soit directement par accident à partir d'un diploïde (hypothèse la plus vraisemblable), soit par intervention d'un individu tétraploïde isolé.

*A. pseudoplatanus* est par contre une espèce tétraploïde ( $2n=52$ ) dont l'origine n'est pas résolue ; l'apparition de multisomiques à certains stades de la division cellulaire plaiderait en faveur d'une origine autotétraploïde.

## SAXIFRAGACEAE

La cytotaxonomie de cette famille est d'une rare complexité, en particulier dans la section *Saxifraga*, seule représentée en Île-de-France. La plupart des Saxifragacées ont  $2n=14$ , ce qui suggère un nombre de base  $x=7$  ; l'existence de ce nombre dans le genre *Astilbe* D. Don conforte cette hypothèse, à condition de confirmer la position archaïque de ce genre. Polyplôidie et aneuploïdie étant très courantes dans la famille, un doublement à  $x'=14$  (genre *Saxifraga*) suivi d'une dysploïdie peut alors expliquer le nombre fréquent  $x=11$ . L'autre hypothèse est de considérer  $x=11$  comme ancestral ; ce nombre existe dans la famille voisine des Itéacées, et se retrouve dans le genre *Chrysosplenium*, ainsi qu'à la base de la section *Saxifraga*. Il faut alors concevoir une dysploïdie descendante jusqu'à  $x=7$  pour expliquer les autres nombres.

HAMEL J.-L., *Revue Cytol. Biol. Végét.* **14**(3-4) : 113-311, 1953 | KÜPFER P. & RAIS J.-R., *Botanica Helvetica* **93**(1) : 11-25, 1983 | SOLTIS D.E. & al., *American J. Bot.* **80**(9) : 1056-1081, 1993.

### *Chrysosplenium*

Nombre de base variable, sans doute  $x=11$  au départ. À partir de ce nombre s'observent soit une dysploïdie descendante ( $x=9-8-4$ ), soit un passage à  $x=12$  (polyphylétique).

SOLTIS D.E. & al., *Amer. J. Bot.* **88**(5) : 883-893, 2001.

*C. alternifolium* – Espèce basée sur  $x=12$ , appartenant à un complexe présentant plusieurs niveaux de ploïdie :  $2x-(3x)-4x-(6x)-8x-10x$  ( $2n=24$  à  $120$ ). La tendance semble à l'éclatement en autant d'espèces ( $2x$  circumboréaux appelés *C. tetrandrum* (Lund) Fries). La plante européenne de zones tempérées, *C. alternifolium* s.s., serait toujours tétraploïde à  $2n=48$ .

PACKER J.G., *Canadian J. Bot.* **41** : 85-103, 1963.

*C. oppositifolium* – Espèce basée sur  $x'=21$ , diploïde sur cette base ( $2n=42$ ). Le nombre de base est sans doute issu d'une polyploïdie suivie d'une dysploïdie :  $2 \times 11 - 1$  (plante hypotétraploïde).

### *Saxifraga*

Genre peut-être originellement basé sur  $x'=14$ , mais présentant divers nombres de base secondaires (dysploïdie ascendante ou hybridation jusqu'à 19 ; dysploïdie descendante jusqu'à 8, avec une fréquence importante de  $x'=13$ , puis  $x'=11$ ). La mention de  $x=7$  comme nombre de base n'est issue que du calcul du plus petit dénominateur commun, et n'a sans doute aucune valeur biologique, à moins d'une paléopolyploïdie ayant précédé la création du genre *Saxifraga* (voir commentaires en début de famille). Concernant la Sect. *Saxifraga* (la seule représentée en Île-de-France), le nombre ancestral pourrait être proche de  $x=11$ , nombre observé dans le groupe de *S. tridactylites* situé à la base de l'arbre phylogénétique de cette section. En effet, à part de rares espèces basées sur  $x=10$  (alors dérivées), toutes les autres ont des nombres plus élevés.

REDONDO N. & HORJALES M., *Boletim Soc. Brot.*, Sér. 2, **62** : 195-203, 1989 | VARGAS P., *Plant Syst. Evol.* **223** : 59-70, 2000.

*S. granulata* – Espèce à nombre de chromosomes très variable, s'échelonnant de  $2n=22$  à  $2n=60$ , mais à nombre dominant basé sur  $x'=13$ . On peut y distinguer deux niveaux de ploïdie basés sur des nombres  $x'=11$  à  $15$  : diploïdes ( $2n=22$  à  $30$ ) et tétraploïdes ( $2n=44$  à  $60$ ) ; de rares comptages intermédiaires pourraient correspondre à des individus triploïdes. La plupart des populations tournent, par aneuploïdie (ou souvent par des anomalies au cours des divisions, voire des erreurs de comptage), autour de  $2n=52$  ; elles sont donc en général tétraploïdes. Les rares comptages diploïdes ont été signalés dans des régions méridionales, mais leur répartition reste pour l'instant méconnue.

*S. tridactylites* – Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

## SCROPHULARIACEAE

On peut très bien séparer la famille des Buddléacées ; le genre *Buddleja* est entièrement basé sur  $x'=19$ ,

nombre d'origine sans doute allotétraploïde (avec des espèces  $2x'$  à  $16x'$ ).

### *Buddleja davidii*

Espèce toujours tétraploïde ( $2n=4x'=76$ ), originaire de Chine et du Japon.

CHEN G. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **154** : 305-312, 2007 | MOORE R.J., *Amer. J. Bot.* **47**(6) : 511-517, 1960 | Van LAERE K. & al., *Euphytica* **166** : 445-456, 2009.

### *Limosella aquatica*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=40$ ).

SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8**(1) : 37-39, 1970.

### *Scrophularia*

Nombres très variables, souvent polyploïdes basés sur  $x=(6, 7, 9, 10 ?)$ ,  $12, 13, 15...$  Le nombre de base ancestral serait éventuellement  $x=7$ , sur une base purement mathématique, donnant un nombre dérivé  $x=6$ . Mais l'absence de diploïdes permet d'envisager un nombre secondaire  $x'=14$ , vite ramené à  $x'=13$  (valable pour *S. canina*, plus primitive, ou *S. oblongifolia*). Cela ne résout pas vraiment les cas intermédiaires, où des espèces bien caractérisées possèdent  $x'=18$  (ou  $x=9$ ). En fait, la complexité du genre empêche une détermination exacte du nombre de base ; seules des études de phylogénie moléculaire des espèces les plus ancestrales pourront résoudre ce problème. Si l'on se base sur le nombre paléopolyploïde  $x'=13$  (diploïdes à  $2n=26$ ), les espèces à  $2n=24$  en dérivent par dysploïdie ; l'ensemble des nombres diploïdes basés sur  $x'=12-13-14-15$  de même. Divers nombres s'expliquent par allopolyploïdie :  $2n=84$  issu de  $58 + 26$  (voir ci-dessous),  $2n=68$  issu de  $42 + 26...$  Restent à expliquer trois nombres fréquents :  $2n=58$ ,  $2n=42$  et  $2n=36$ . Le plus commun,  $2n=58$  a pu se former au niveau tétraploïde à partir d'espèces basées sur  $x'=14-15$ .

GRAU J., *Mitt. Bot. Staatssamml. München* **12** : 609-654, 1976 | ORTEGA OLIVENCIA A. & DEVESA J.A., *Lagascalia* **16**(2) : 171-198, 1990 | ORTEGA OLIVENCIA A. & DEVESA J.A., *Ruizia* **11** : 1-157, 1993 | SCHEUNERT A. & HEUBL G., *Molecular Phylogenetics Evol.* **70** : 296-313, 2014 | VAARAMA A. & HIIRSALMI H., *Hereditas* **58** : 333-358, 1967.

*S. auriculata* – Espèce dodécaploïde sur la base  $x=7$  ( $2n=84$ , contrairement aux comptages certainement erronés de VAARAMA & HIIRSALMI) ; à considérer comme hypo-hexaploïde sur la base  $x'=13$ . Ce taxon allopolyploïde a certainement une origine proche (voire identique) de celle de *S. pseudoauriculata* Sennen, avec association des génomes *S. auriculata* subsp. *lyrata*  $2n=58$  (hyper  $8x ?$ ) + *S. oblongifolia* subsp. *umbrosa*  $2n=26$  (hypo  $4x ?$  ou possédant peut-être le nombre ancestral du genre). Leur origine commune implique de les regrouper en sous-espèces.

GRAU J., *Webbia* **34**(1) : 497-499, 1979.

*S. nodosa* – Espèce à  $2n=36$  chromosomes. L'origine de ce nombre est controversée ; pour GRAU, il s'agit

d'un taxon hexaploïde (6x6, ou moins vraisemblablement hypo- 6x7-6), mais pour VAARAMA & HIIRSALEMI, il s'agit d'un taxon tétraploïde basé sur x=9 (dysploïdie ascendante). En fait, une troisième hypothèse nous paraît plus vraisemblable : une dérive dysploïde à partir d'un nombre déjà polyploïde comme 2n=39-42 (hexaploïde sur une base x=7, mais triploïde sur la base x'=13).

### *Verbascum*

Nombre de base compris entre 14 et 20. On peut penser à une paléopolyploïdie issue du doublement de x=8, donnant x'=16. *V. blattaria* qui a une position basale dans le genre possède x'=15. La plupart des espèces sont diploïdes, avec des comptages variables : 2n=30 à 36, montrant une fréquente aneuploïdie et éventuellement la présence de chromosomes B. La plupart des hybrides possibles entre toutes ces espèces apparaissent dès que deux espèces cohabitent ; ils présentent souvent une certaine fertilité. Expérimentalement, des taxons allopolyploïdes ont été créés par induction à la colchicine (allo-4x *lychnitis* x *phlomoides*, ou allo-6x *lychnitis* x *virgatum*...); leur fertilité se restaure, mais ils n'ont malgré tout jamais été signalés dans la nature.

ARTS-DAMLER T., *Genetica* **31** : 241-328, 1960.

*V. blattaria* – Espèce diploïde basée sur x'=15 (2n=30).

*V. densiflorum* – Nombre dominant 2n=36 ; signalé aussi à 2n=30-32-34.

*V. lychnitis* – Nombre dominant 2n=34.

*V. nigrum* – Espèce diploïde basée sur x'=15 (2n=30) : rares aneuploïdes.

*V. phlomoides* – Nombre dominant 2n=34 ; signalé aussi à 2n=32.

*V. pulverulentum* – Espèce diploïde basée sur x'=16 (2n=32).

*V. thapsus* – Nombre dominant 2n=36 ; signalé aussi à 2n=34.

Seul *V. virgatum* est tétraploïde (parfois cité diploïde, mais comptages douteux, à vérifier) avec 2n=64-66 ; signalé aussi à 2n=60 et 68.

## SIMAROUBACEAE

Nous n'avons trouvé que trop peu d'éléments pour analyser cette famille par ailleurs mal définie. Concernant les familles voisines, on trouve les Méliacées basées sur x=14, ou les Rutacées basées sur x=9, ce qui ne permet pas de statuer. Les nombres de base sont en général compris entre 8 et 13, à

condition de considérer les nombres 15-16 comme polyploïdes.

### *Ailanthus altissima*

Espèce basée sur x=8, décaploïde ? (2n=80). La détermination étant difficile, on ne peut certifier le nombre de chromosomes à partir des rares comptages. Le nombre le plus fréquent dans ce genre est 2n=64, ce qui suggère une base x=8, avec des espèces généralement octoploïdes. Au Japon, où l'espèce est introduite (en provenance de Chine), la présence d'individus 3x' accidentels a été détectée ; comme pour diverses essences ligneuses, il s'agit d'arbres formés par intervention de gamètes non réduits.

KUROKOCHI H. & al., *J. Forest Research* **19** : 469-472, 2014.

## SOLANACEAE

Les plantes régionales appartiennent toutes à la sous-famille des Solanoïdées, dont le nombre de base est x=12. Ce nombre pourrait être paléopolyploïde, à partir de x=6 (?). L'évolution du nombre de base proposée par BADR & al., à partir d'un nombre bas de 7-8 nous paraît peu vraisemblable. Le nombre x=12 pourrait même s'avérer originel. En effet le genre plus archaïque *Schwenckia* L. est déjà basé sur 10-12, puis se stabilise à x=10 chez *Schizanthus* Ruiz & Pav., à x=11 dans les Cestroïdées et les Pétuniées, enfin à x=12 à partir de *Nicotiana*... Cette série ressemble à une dysploïdie ascendante 10-11-12, mais x=12 existe déjà chez *Schwenckia*. Seule une analyse précise de la taille des chromosomes, couplée avec l'évolution des quantités d'ADN permettrait de confirmer cette hypothèse : de toute façon, le nombre originel devrait plutôt se situer vers 10-12. S'il y a une paléopolyploïdie, celle-ci serait intervenue avant la création de la famille (il y a environ 50 millions d'années).

BADR A. & al., *Cytologia* **62** : 103-113, 1997 | HUNZIKER A.T., *Genera Solanacearum*, Ed. ARG Gantner Verlag K.-G. : 500 p., 2001 | OLMSTEAD R.G. & al., in NEE & al. *Solanaceae* **IV** : 111-137, 1999 | OLMSTEAD R.G. & al., *Taxon* **57**(4) : 1159-1181, 2008.

### *Atropa bella-donna*

Espèce hexaploïde (2n=72). Ce nombre a une origine sans doute allopolyploïde. Des études génétiques ont différencié deux génomes : l'un tétraploïde proche des jusquiames, l'autre diploïde appartenant vraisemblablement à un taxon disparu voisin de l'ancêtre commun entre belladonne et jusquiames.

YUAN Y. & al., *Mol. Biol. Evol.* **23**(12) : 2263-2267, 2006

### *Datura stramonium*

Espèce diploïde (2n=24).

PALOMINO G. & al., *The Southwestern Natur.* **33**(1) : 85-90, 1988.

### *Hyoscyamus niger*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=17$  ( $2n=34$ ). L'origine de ce nombre de base, partagé par la plupart des espèces, n'est pas connue. Certaines jusquiames possèdent  $x'=14$  qui pourrait dériver directement de  $x=12$ , mais ces espèces ne semblent pas avoir une position basale dans l'arbre généalogique du genre. Mathématiquement, dans un phylum basé sur  $x=12$ , le nombre 17 pourrait être hypotriploïde ?

SHEIDAI M., & al., *Nordic J. Bot.* **19** : 369-373, 1999 | TU T.-Y. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **147** : 457-468, 2005.

### *Lycium*

Nombre de base  $x=12$ , avec ploïdie de  $2x$  à  $10x$  (surtout  $2x-4x-6x-8x$ ).

*L. barbarum* – Espèce diploïde ( $2n=24$ ).

### *Physalis alkekengi*

Espèce diploïde ( $2n=24$ ).

Dans ce genre, la majorité des espèces sont diploïdes ; plusieurs sont cependant tétraploïdes (et rarement hexaploïdes).

### *Solanum*

Nombre de base  $x=12$  (série polyploïde :  $2x-4x$  ou hypo $4x-6x-8x$ ).

MAGOON M.L. & al., *Caryologia* **15**(1) : 151-252, 1962 | MELO C.A.F. & al., *Plant Syst. Evol.* **293** : 227-235, 2011 | SHEIDAI M. & al., *Iranian J. Bot.* **8**(2) : 187-208, 2000.

Trois espèces sont diploïdes ( $2n=24$ ) : *S. dulcamara*, *S. lycopersicum* (tomate), et *S. physalifolium* (var. *nitidibaccatum* (Bitter) Edmonds). Concernant la tomate, comme pour toutes les espèces cultivées, les généticiens ont créé des cytotypes tri- ou tétraploïdes pour les besoins de l'amélioration des plantes.

EDMONDS J.M., *Bot. J. Linnean Soc.* **92** : 1-38, 1986 | UGBOROGHO R.E. & SODIPO E.O., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **58** : 27-42, 1985.

Reste le complexe de *S. nigrum* qui présente quatre niveaux de ploïdie :  $2x-4x-6x$ -hypo  $8x$  (plus de rares hybrides  $3x$  ou  $5x$ ). Les trois premiers niveaux sont fréquents, en France, dans le Midi ; la seule espèce d'Île-de-France, *S. nigrum s.s.*, correspond au taxon hexaploïde ( $2n=72$ ). *S. villosum* (tétraploïde) a été signalé plusieurs fois, mais ses populations semblent toujours instables : à rechercher ! L'origine de *S. nigrum* reste méconnue ; cependant, cette espèce ressemble, morphologiquement, à une combinaison allohexaploïde associant le génome de *S. villosum* à celui d'un des taxons diploïdes américains (proche de *S. chenopodioides* Lam., naturalisé dans le Sud de la France). Quant au génome tétraploïde de *S. villosum*, les auteurs divergent, certains suggérant une origine allotétraploïde, d'autres (MELO & al., 2011) pensant plutôt à un taxon autotétraploïde ; la méiose régulière, sans tétravalents, montre cependant que les deux génomes ne sont pas strictement homologues. Parmi les parents diploïdes potentiels de *S. nigrum* et *S. villosum*, un des plus probables serait *S.*

*americanum* Miller. De nombreux cytotypes artificiels ont été créés par les expérimentateurs ; en dehors des auto- $4x$  et allo- $6x$  (tentatives de recréation de *S. nigrum*), les généticiens ont travaillé sur des  $3x-5x-7x-8x-12x$  d'origine hybride, rarissimes dans la nature. Des essais de création de *S. nigrum* en doublant par la colchicine le stock d'un hybride  $3x$  *americanum* x *villosum* on permis d'obtenir un taxon allo- $6x$  s'hybridant avec *S. nigrum* sauvage !

BEG M.Z. & KHAN A.H., *Cytologia* **53** : 297-306, 1988 | EDMONDS J.M., *Bot. J. Linnean Soc.* **75** : 141-178, 1977 | GANAPATHI A., *Cytologia* **53** : 175-179, 1988 | HEISER C.B. & al., *The American Naturalist* **99**(909) : 471-488, 1965 | KUMAR A. & PUSHPANGADAN P., *Cytologia* **70**(1) : 33-38, 2005 | POCZAI P. & HYVÖNEN J., *Molecular Biol. Reports* **38**(2) : 1171-1185, 2011 | RAO K., *Genetica* **42** : 157-164, 1971 | SINGH R.N. & al., *Cytologia* **57** : 1-7, 1992 | SULTANA S.S. & ALAM S.S., *J. Mendel Soc. Cytol.* **72** : 213-219 | TANDON S.L. & RAO G.R., *Nature* **201**(4926) : 1348-1349, 1964.

## THYMELAEACEAE

Presque tous les genres de la famille sont basés sur  $x=9$  qui représente certainement le nombre ancestral.

TAN K., *Notes Royal Bot. Garden Edinburgh* **38**(2) : 189-246, 1980.

Toutes les espèces de cette famille présentes dans la région sont diploïdes, basées sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

## ULMACEAE

La famille est basée sur  $x=14$ , nombre partagé par presque tous les genres. Ce nombre se retrouve chez les familles voisines des Urticacées et Moracées.

OGINUMA K. & al., *Bot. Mag. Tokyo* **103** : 113-131, 1990 | MACHON N. & al., *Heredity* **74** : 39-47, 1995.

### *Ulmus*

Nombre de base ancestral  $x=14$ . Des études isoenzymatiques montrent que ce nombre serait paléotétraploïde : soit allotétraploïde entre deux taxons ancestraux proches, soit autotétraploïde partiellement diploïdisé. Toutes les espèces régionales sont diploïdes ( $2n=28$ ).

## UMBELLIFERAE (= APIACEAE)

Cette famille présente une variabilité étonnante au niveau des chromosomes. Les nombres de base varient de 4 à 11, avec deux nombres principaux : 8 et 11. Mais, les auteurs n'arrivent pas à s'accorder sur les nombres ancestraux : 4-8-10-11-12 ?

1- L'option basse

De très rares ombellifères mondiales possèdent  $x=4$ , suggérant qu'il s'agit du nombre originel ; le fait que

chez les espèces à  $x=8$  il est parfois possible de classer les 8 chromosomes en 4 paires va dans ce sens.

## 2- L'option moyenne

Cependant, sur un plan pratique, il vaut mieux adopter le nombre de base  $x=8$ , car s'il y a eu doublement à partir d'un ancêtre  $x=4$ , celui-ci est intervenu très anciennement : la plupart des ombellifères actuelles auraient dérivé de ce nombre  $x=8$ . On observe alors une dispoloïdie ascendante amenant à  $x=11$ , nombre très fréquent, et une dispoloïdie descendante apparue dans plusieurs groupes de la famille. Il est étonnant de voir que dans le genre *Bupleurum* se produit la même évolution que dans l'ensemble de la famille ; même constat pour la tribu des Scandicées, et ceci dans plusieurs genres. Divers autres genres (*Pimpinella* ; *Seseli*...) ont des nombres de base variant de 8 à 11. Or, imaginer un nombre originel  $x=8$  implique une dispoloïdie divergente (dans les deux sens), certes possible ponctuellement, mais de moins en moins vraisemblable quand elle se répète identique dans de nombreux genres. Une dispoloïdie descendante 11-10-9-8 paraît plus probable. Pourtant, si l'on analyse l'arbre des Ombellifères, la sous-famille basale des Saniculoïdées possède souvent  $x=8$  : *Sanicula*, nombreux *Eryngium*..., nombre que l'on retrouve chez certaines Araliacées ou dans le groupe des hydrocotyles. L'ensemble génétiquement le plus stable de la famille est la tribu des Sélinées, presque entièrement basée sur  $x=11$  ; mais il s'agit d'un élément très évolué. Cette constatation va dans le sens d'un nombre  $x=11$  dérivé.

## 3- L'option haute

La principale hypothèse alternative correspond à un nombre  $x=11$  ancestral, avec une dispoloïdie descendante... jusqu'à 4 ! La vérité pourrait aussi se situer entre les deux options extrêmes, en imaginant un passage brutal de  $x=8$  à  $x=11$  très ancien, puis diverses dyspoloïdies descendantes revenant à  $x=8$ . Il y aurait alors, parmi les Ombellifères possédant  $x=8$ , des espèces archaïques ayant gardé ce nombre ancestral (seulement chez les Saniculoïdées et peut-être *Bupleurum*), et des espèces plus évoluées (majoritaires) ayant dérivé depuis  $x=11$ . En prenant encore plus de recul, nous avons vu que la proche famille des Araliacées dérivait sans doute d'un ancêtre à  $x=12$ . Il en est de même pour la famille voisine des Pittosporacées (tous les *Pittosporum* Gaertn. sont diploïdes à  $2n=24$ ), puis pour la famille des Myodocarpacees. Entre ce groupe de familles et les Ombellifères se situent deux autres groupes classés soit en familles, soit associés aux Ombellifères au sein de deux sous-familles basales. Or, le nombre  $x=12$  existe toujours dans les Mackinlayoïdées (genre *Apiopetalum*) ; par contre les Azorelloïdées présentent surtout le nombre  $x=8$  (genre *Azorella*), comme les Saniculoïdées. On peut donc supposer que le nombre ancestral des

Ombellifères serait  $x=12$  (groupe *Mackinlaya*), aurait ensuite évolué à  $x=8$ , sans doute plusieurs fois (groupe *Azorella*, puis Saniculoïdées, puis *Bupleurum*...). Le passage à  $x=11$  avec diversification consécutive s'est-il produit à partir de  $x=8$ , ou directement à partir d'ancêtres à  $x=12$  maintenant disparus ? La deuxième hypothèse est confortée par la dyspoloïdie descendante observée chez les Mackinlayoïdées ( $x=12-10-9-5$ ) ; les Saniculoïdées montreraient une évolution comparable avec le genre ligneux *Steganotaenia* à  $x=12$ , puis  $x=11-9-8-7$  avec diversification au niveau  $x=8$ . Cette discussion illustre bien les problèmes d'interprétation que l'on trouve dans diverses autres familles, et qui sont loin d'être résolus. Seule une amélioration des connaissances phylogénétiques pourra résoudre un jour ce problème. Des travaux très récents sur la duplication de certains gènes apportent déjà des éléments de réponse. Une duplication semble avoir eu lieu juste avant la séparation entre les quatre familles Pittosporacées-Araliacées-Myodocarpacees-Ombellifères. Or, cet ensemble est basé sur  $x=12$  et pourrait très bien avoir connu une duplication de tout le génome à partir d'ancêtres à  $x=6$ , nombre qui serait alors basal pour l'ordre des Apiales.

CAUWET A.-M., *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot. **19** : 5-27, 1968 | MOORE D.M., *Bot. J. Linnean Soc.* **64**, suppl. 1 : 233-255, 1971 | NICOLAS A.N., *Thèse (Virginia University)* : 237 p., 2009 | YI T. & al., *Taxon* **53**(4) : 987-1005, 2004.

**Avertissement.** Même en éliminant les comptages anciens douteux, les auteurs ont signalé des nombres variables chez certaines espèces. Il est parfois difficile de faire le tri entre des citations litigieuses (voire des erreurs de détermination), des cas d'aneuploïdie ponctuels et non stabilisés, ou de véritables aneuploïdies fixées chez des populations entières. Nous avons donc simplifié les données en ne tenant pas compte des valeurs dérivées non confirmées par plusieurs auteurs ; d'autres analyses devront rechercher ces possibles aneuploïdies.

HÄKANSSON A., *Botaniska Notiser* **1953**(3) : 301-307, 1953 | HAMAL I.A. & al., *Plant Systematics Evol.* **154** : 11-30, 1986 | KUZMANOV B.A. & al., *Fitiologija* **33** : 3-13, 1987 | QUEIROS M., *Anuario Soc. Broteriana* **38** : 293-314, 1972 | QUEIROS M., *Boletim Soc. Broteriana*, Sér. 2, **48** : 171-186, 1974 | SILVESTRE S., *Lagascalía* **6**(1) : 23-32, 1976 | SILVESTRE S., *Lagascalía* **7**(2) : 163-172, 1978 | SOLOV'ÉVA N.M. & al., *Plant Systematics Evol.* **151** : 89-101, 1985 | WETSCHNIG W. & LEUTE G.H., *Linzer biol. Beitr.* **23**(2) : 457-481, 1991.

### *Aegopodium podagraria*

Espèce basée sur  $x=11$ , possédant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$ . Les populations diploïdes ( $2n=22$ ) n'ont été signalées qu'en Europe de l'Est (Slovaquie, Russie...). Apparemment, seul les tétraploïdes auraient migré vers l'ouest. Ils sont généralement représentés par un cytotype aneuploïde à  $2n=42$ . Difficile de certifier le nombre de chromosomes des populations franciliennes, certainement introduites par l'homme, et en grande partie clonales.

### *Aethusa cynapium*

Espèce basée sur  $x=11-10$ , diploïde ( $2n=22-20$ ). Pour certains auteurs, les comptages à  $2n=20$  pourraient n'être dus qu'à une mauvaise interprétation des

plaques dans les cellules-mères où certains chromosomes ne se séparent que tardivement. Cependant ces comptages à  $2n=20$  dominent dans la littérature au point qu'il semble difficile de ne pas admettre ce cytotype comme stabilisé. À l'inverse, d'autres auteurs doutent de la validité des comptages à  $2n=22$  : à confirmer ! À noter que s'il y a vraiment décalage temporel pour une paire de chromosomes, il s'agit d'un indice pour les considérer comme surnuméraires !

### *Ammi majus*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ )

### *Angelica sylvestris*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

VASIL'eva M.G. & PIMENOV M.G., *Plant Syst. Evol.* **177** : 117-138, 1991.

### *Anthriscus*

Trois nombres de base, 7-8-9,  $x=8$  étant considéré comme ancestral.

REDURON J.-P. & SPALIK K., *Acta bot. Gallica* **142**(1) : 55-96, 1995 | SPALIK K., *Plant Syst. Evol.* **199** : 17-32, 1996.

*A. caucalis* – Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

*A. sylvestris* – Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ).

### *Berula erecta*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ). Le signalement de  $2n=20$  pourrait être dû à la présence de chromosomes B ?

### *Bifora radians*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ). D'après VERLAQUE (*Flora Mediterranea* **2** : 265, 1992), qui a compté  $2n=20$  dans le Vaucluse, ce nombre dériverait par dysploïdie descendante de  $2n=22$ , nombre originel trouvé chez *B. testiculata* (L.) DC. (vicariante méditerranéenne). Les mentions bibliographiques à  $2n=22$  seraient alors des erreurs ; à rechercher cependant au Proche-Orient où pourraient subsister des populations plus ancestrales ayant gardé le cytotype originel.

ELALAOUI FARIS F.Z., *Annales Sci. Nat., Botanique*, 13<sup>ème</sup> Sér., **10** : 157-169, 1989 | VERLAQUE R. & FILOSA D., in KAMARI G. & al., *Flora Mediterranea* **2** : 264-272, 1992.

### *Bunium*

Nombre de base très variable avec une dysploïdie descendante à partir de  $x=11$  (11-10-9-8-7-6). Cependant, cette diversité correspond à un ensemble polyphylétique. Si l'on restreint le genre *Bunium* aux taxons à 1 cotylédon et à répartition ouest-urasiatique, ce qui nous semble raisonnable, alors la

dysploïdie se limite à 11-10-9. Les *Bunium* ouest-subméditerranéens ont en général  $2n=20$ , mais les deux nombres 20-22 ont été signalés chez certaines espèces (aneuploïdie à confirmer).

*B. bulbocastanum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

DEGTJAREVA G.V. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **160**(2) : 149-170, 2009 | VASIL'eva M.G. & al., *Plant Systematics Evol.* **149** : 71-88, 1985 | VERLAQUE R. & FILOSA D., in KAMARI G. & al., *Flora Mediterranea* **2** : 264-272, 1992.

### *Bupleurum*

Nombre de base presque aussi variable que celui de la famille, allant de 4 à 11, mais avec  $x=8$  comme nombre principal partagé par toutes les espèces locales. Il est vraisemblable que le nombre  $x=8$  est ancestral, suivi d'une dysploïdie descendante jusqu'à  $x=4$  (8-7-6-4 sont confirmés en Extrême-Orient).

CAUWET A.-M., *Bull. Soc. bot. Fr.* **114**(9) : 371-386, 1967 | CAUWET A.-M., *Bot. J. Linnean Soc.* **64**, suppl. 1 : 257-266, 1971 | CAUWET A.-M., *Candollea* **34**(1) : 49-86, 1979 | SNOGERUP S. & SNOGERUP B., *Willdenowia* **31**(2) : 205-308, 2001.

Les quatre espèces régionales sont diploïdes ( $2n=16$ ).

*B. falcatum* appartient à un complexe qui, dans certaines flores, était conçu très largement, avec des nombres de chromosomes variant de  $2n=8$  pour *B. komarovianum* Lincz. à  $2n=32(-40)$  au Japon. Mais des études génétiques semblent confirmer que les taxons d'Extrême-Orient se distinguent nettement du *B. falcatum* d'Europe, et doivent être séparés dans des espèces différentes. Restreindre *B. falcatum* au sens strict du taxon européen permet de lui attribuer un nombre stable de  $2n=16$  chromosomes.

DAS A.B. & MALLICK R., *Biologia Plantarum* **35**(3) : 355-363, 1993 | OHTA S., *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2*, **23** : 273-348, 1991 | OHTA S. & al., in PAN S.-L., *Bupleurum species*, Section I, chapter 4 : 35-46, 2006 | WANG Q.-Z. & al., *Acta Biol. Cracoviensis, Ser. Bot.*, **50**(2) : 105-116, 2008.

### *Carum verticillatum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Cette espèce, morphologiquement bien distincte, est en fait très différente des autres *Carum* ; l'arbre phylogénétique la place à la base de la tribu des Oenanthées. Elle devrait dès lors changer de nom pour s'appeler *Trocdaris verticillatum* (L.) Rafinesque. À l'image des autres Oenanthées, le nombre de base devrait être  $x=11$  ; mentions à  $2n=20$  douteuses, à confirmer.

### *Caucalis platycarpus*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ). La plupart des espèces de la tribu des Scandicées (Caucalidées) ayant  $2n=22$ , ce nombre est sans doute dérivé par dysploïdie descendante.

### *Cervaria rivini*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Chaerophyllum temulum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ), contrairement aux autres espèces européennes du genre, toutes basées sur  $x=11$ . Il est étonnant de voir qu'une dysploïdie descendante à 7-6 apparaît dans un groupe d'espèces basales, alors que l'ensemble des autres espèces du genre reste fidèle à  $x=11$ . Plus étonnant encore sont les quelques comptages à  $2n=22$  proposés par des auteurs plutôt fiables : erreurs de détermination, ou existence à vérifier de populations ancestrales euploïdes ?

BÖCHER T.W. & LARSEN K., *Botanisk Tidsskrift* **52** : 125-131 (p. 128), 1955.

### *Cicuta virosa*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Cette espèce se distingue des autres cigües d'Amérique du Nord par ses chromosomes nettement plus petits.

MULLIGAN G.A., *Canadian J. Bot.* **58**(16) : 1755-1767, 1980.

### *Conium maculatum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Conopodium majus*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). D'après la phylogénie moléculaire, la ressemblance entre les deux Noix-de-terre, *Conopodium* et *Bunium*, découle d'une convergence ; le Conopode appartient à une tribu différente : celle des Scandicées !

### *Cyclospermum leptophyllum*

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

CERCEAU-LARRIVAL M.-T., *Bulletin Soc. Bot. France* **111**(1-2) : 93-96, 1964.

### *Daucus carota*

Taxon régional diploïde, basé sur  $x=9$  ( $2n=18$ ). En fait, le genre *Daucus* est très complexe, avec des nombres de base principaux de 9-10-11. Cependant, les populations classiques de *D. carota* semblent toujours avoir  $2n=18$  (comme les cultivars, et la plupart des sous-espèces). Le nombre ancestral de la tribu des Scandicées (inclues les Caucalidées) est certainement  $x=11$ , nombre caractérisant les *Laserpitium* proches des genres *Caucalis-Daucus* ; ces derniers montrent une dysploïdie descendante : 11 puis 10 puis 9.

### *Eryngium campestre*

Espèce présentant deux cytotypes basés sur  $x=7$  : un diploïde ( $2n=14$ ) correspondant aux populations d'Île-de-France, l'autre tétraploïde localisé à l'Est et au Sud de la France (fréquent en péninsule ibérique). Ce nombre de base correspond à une dysploïdie, car le genre *Eryngium* a un nombre principal de  $x=8$ .

HAMEL J.-L., *Bull. Soc. bot. France* **102** : 488-502, 1955 | PERDIGO ARISO M.-T. & LLARADO MIRAVALL M., *Lazaroa* **6** : 189-198, 1984 | REESE G., *Österr. Bot. Z.* **117**(3) : 223-247, 1969.

### *Falcaria vulgaris*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Foeniculum vulgare*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ) : ce nombre est également valable pour la sous-espèce *piperitum* (Ucria) Bég., plante méditerranéenne de milieux primaires. Des tétraploïdes ont été créés avec action de la colchicine pour les besoins de l'amélioration des plantes. Par ailleurs, on observe sur cultivars une grande fréquence de gamètes non réduits (grains de pollen géants).

DAS A.B. & MALLICK R., *Cytologia* **54** : 129-134, 1989 | HUNAUT G., *Acta bot. Gallica* **144**(1) : 83-93, 1997 | PAUL R. & al., *J. Plant Development Sci.* **4**(2) : 191-194, 2012 | RAGHUVANSHI S.S. & JOSHI S., *Cytologia* **31**(1) : 43-58, 1966 | SHEIDAI M. & al., *Caryologia* **60**(3) : 257-261, 2007.

### *Helosciadium*

Nombre de base  $x=11$ . Les deux espèces sont diploïdes ( $2n=22$ ) : *inundatum* et *nodiflorum*. Des comptages aneuploïdes ont été signalés chez *H. nodiflorum* subsp. *repens* ; STACE, auteur fiable, a confirmé le comptage  $2n=20$  pour l'hybride entre les deux sous-espèces, ce qui atteste le nombre  $2n=18$  sur une population de la subsp. *repens* : constat pour l'instant localisé au Royaume-Uni ! Des études plus récentes acceptent le même nombre 22 pour les deux sous-espèces, suggérant une aneuploïdie accidentelle. D'ailleurs, certains auteurs signalent des populations aneuploïdes également chez la subsp. *nodiflorum* ( $2n=20-24$ ).

GRASSLY N.C. & al., *Watsonia* **21** : 103-111, 1996.

### *Heracleum*

Nombre de base  $x=11$ . Les deux espèces de la région sont diploïdes ( $2n=22$ ).

TONASCIA N., *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, **58** : 101-120, 1992.

### *Holandrea carvifolia* (= *Dichoropetalum carvifolia*)

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Laserpitium latifolium*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Libanotis pyrenaica*

Espèce basée sur  $x=11$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=22-44$ ). Cependant, les populations tétraploïdes n'ont, pour l'instant, été signalées qu'en Europe centrale et orientale, essentiellement chez la subsp. *intermedia* (Rupr.) Soo ; les populations françaises devraient toutes s'avérer diploïdes. Certaines populations présentent une aneuploïdie à  $2n=20$ , sans la moindre incidence sur les plantes concernées.

MARKOVA M. & ROBEVA P., *Bull. Institut Bot. (Acad. bulgare sci.)* **24** : 199-213, 1973.

### *Oenanthe*

Nombre de base  $x=11$ . Les sept espèces régionales sont diploïdes ( $2n=22$ ).

*Oreoselinum nigrum* : voir *Peucedanum*.

### *Orlaya grandiflora*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ). Divers comptages aneuploïdes ont été signalés chez cette espèce :  $2n=18$  ou  $22$  à confirmer,  $2n=16$  sans doute par confusion avec *O. platycarpus* W.D.J. Koch.

IOVENE M. & al., *American J. Bot.* **95**(7) : 793-804, 2008.

### *Pastinaca sativa*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ) : valable pour les deux sous-espèces.

### *Peucedanum*

Nombre de base  $x=11$ . Le genre *Peucedanum* a été morcelé par la phylogénie moléculaire. Si certains peucedans méritent une séparation (*Cervaria* et *Dichoropetalum*), l'éclatement des autres espèces franciliennes en autant de genres paucispécifiques nous paraît abusive ! Les trois espèces de la région sont diploïdes ( $2n=22$ ) : *P. gallicum*, *P. oreoselinum* (= *Oreoselinum nigrum*), *P. palustre* (= *Thysselinum palustre*).

### *Pimpinella*

Nombre de base  $x=10$  pour les espèces locales. Ce genre illustre bien les difficultés d'interprétation. Un groupe de pimpinelles africaines possède  $x=11$  et a une position ancestrale, ce qui suggère que  $x=11$  est originel. Cependant, la plupart des genres voisins plus archaïques que *Pimpinella* possèdent  $x=10$ . On ne peut donc écarter une autre hypothèse phylogénétique qui considère deux phylums chez les pimpinelles : l'un africain ayant subi une dysploïdie ascendante ( $10$  puis  $11$ ), et l'autre (contenant les espèces régionales) basé dès l'origine sur  $x=10$ , avec une dysploïdie descendante vers  $9$  (niveau dominant) puis  $8$ .

HUNKELER C. & FAVARGER C., *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* **90** : 219-239, 1967 | MAGEE A.R. & al., *Plant Systematics Evol.* **288** : 201-211, 2010.

Les deux espèces régionales sont sans doute diploïdes ( $2n=20$  ; aneuploïdie possible à  $2n=18$ ).

*P. major* – Espèce apparemment toujours diploïde ; les comptages tétraploïdes sont sans doute accidentels.

*P. saxifraga* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=20$  et  $40$ ). Les avis sont discordants sur la répartition des cytotypes, suivant la priorité donnée à la morphologie ou à la cytologie. En fait, le type plutôt occidental est plus ou moins remplacé en climat continental par la sous-espèce *nigra* (Mill.) Thellung (atteignant l'extrême sud-est de la France). Nous n'avons donc dans la région que la sous-espèce

*saxifraga*, chez laquelle les cytotypes diploïdes sont largement dominants. En France, les seuls comptages tétraploïdes ont été signalés sur le littoral (Boulonnais), mais les données sont encore insuffisantes. Divers auteurs ont signalé des individus aneuploïdes ( $2n=18$  et  $36$ ), certainement plus rares (et même à confirmer), et sans valeur taxonomique.

### *Sanicula europaea*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ). Ce nombre  $x=8$  peut être considéré comme ancestral pour ce genre.

### *Scandix*

Nombre de base variable de  $4$  à  $10$ , avec divers nombres secondaires. Les Scandicées basales possèdent  $2n=22$  ; le nombre de base serait donc  $x=11$ . Comme dans divers autres phylums une dysploïdie descendante conduit à  $10-9-8$ , et brusquement  $4$  chez la subsp. *microcarpa* (Lange) Thell. de *S. australis* L. (en général à  $2n=16$ ). Ce dernier phénomène pose un problème fondamental (identique dans les genres *Bupleurum* et *Sanicula* en Extrême-Orient) ; le génome ancestral des Ombellifères ne serait-il pas polyploïde basé sur  $4$  chromosomes ? En fait, tous ces exemples semblent dérivés.

*S. pecten-veneris* – Espèce à étudier plus précisément car deux principaux cytotypes très différents ont été signalés : l'un diploïde basé sur  $x=8$  ( $2n=16$ ), l'autre à  $2n=26$ . Il est possible que cette disjonction corresponde à des taxons infraspécifiques ; en effet, les comptages à  $2n=26$ , réitérés en péninsule ibérique, ont généralement été rapportés à la subsp. *hispanica* (Boiss.) Bonnier & Layens ! Cependant, le même nombre a été compté au Portugal chez la subsp. *pecten-veneris*, et retrouvé en Suède ! Y aurait-il eu répétition d'erreurs (confusion avec *S. australis*, par exemple, qui possède généralement  $2n=16$  ; voire simple erreur typographique) au point de rendre suspect le nombre  $2n=16$  ? Un autre problème découle de ces observations : l'origine du génome à  $x'=13$  ! Pour cette espèce complexe, il est conseillé de ne pas tenir compte des comptages orientaux, même en région méditerranéenne, car diverses espèces autrefois attribuées à *S. pecten-veneris* ont été récemment décrites.

### *Selinum carvifolia*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

### *Seseli*

Nombre de base  $x=11$ , avec dysploïdie descendante ( $10-9-8$ ).

PARDO C., *Lazaroa* **3** : 163-188, 1981.

*S. annuum* – Espèce diploïde présentant deux nombres de base :  $x=9$  et  $8$ . Le cytotype le plus

fréquent semble basé sur  $x=8$  :  $2n=16$ . FAVARGER (1997) pense qu'une dysploïdie infrasécifique serait possible : la subsp. *carvifolium* (Villars) P. Fournier à aire restreinte serait plus ancienne, avec un nombre basé sur  $x=9$  ( $2n=18$ ), et aurait évolué en subsp. *annuum* plus largement répandue, à  $2n=16$ . En France, la subsp. *carvifolium* n'existe que dans le Sud des Alpes, des Alpes-Maritimes à la Savoie.

FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **120** : 19-33 (21-22), 1997.

Divers comptages à  $2n=22$  correspondent sans doute à d'autres taxons !

*S. montanum* – Espèce diploïde ( $2n=22$ , valable pour toutes les sous-espèces).

### *Silaum silaus*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ). Il existe une mention tétraploïde : sans doute accidentelle.

### *Sison*

Nombre de base dysploïde variable ( $x=9-8-7$ ). Ce genre appartient à une tribu actuellement nommée Pyramidoptérées, dont le nombre de base originel est  $x=11$ , mais avec une fréquente dysploïdie descendante :  $10-9-8-7$ .

*S. amomum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ).

*S. segetum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ). On trouve dans la littérature quelques mentions à  $2n=18$  : erreurs de comptage, ou aneuploïdie ?

### *Sium latifolium*

Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ). Des comptages à  $2n=22$  pourraient correspondre à la présence de chromosomes B. La base  $x=10$  est dérivée par dysploïdie de  $x=11$ , nombre ancestral de la tribu des Oenanthées. Le genre *Sium* montre une dysploïdie descendante :  $11-10-9-6$ . Les comptages à  $2n=12$  chez *S. latifolium* (Russie) correspondent sans doute à une autre espèce.

*Thysselinum palustre* : voir *Peucedanum*.

### *Tordylium*

Nombres de base  $10-9-8$ . Ce genre est particulièrement représenté en Turquie où la moitié des espèces sont endémiques. Cette région pourrait représenter le centre d'origine du genre. La plupart des espèces sont basées sur  $x=10$ , certainement dérivé par dysploïdie de  $x=11$ , ancestral pour la tribu des Tordyliées. À partir de ce nombre, une dysploïdie descendante conduit à 9 puis 8.

AL-EISAWI D. & JURY S.L., *Bot. J. Linnean Soc.* **97** : 357-403, 1988 | GÖMÜRGEN A.N. & al., *Pak. J. Bot.* **43**(4) : 1803-1807, 2011.

*T. maximum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ). Autres comptages à considérer comme aneuploïdie accidentelle ou comme erreur.

RUNEMARK H., *Botaniska Notiser* **121** : 233-258, 1968.

### *Torilis*

Nombres très variables, sans doute dérivés de  $x=11$ . Quatre nombres de base ont été signalés :  $x=6-8-9-11$ . Cependant, la plupart des espèces ont des multiples de  $x=6$  ! Il en résulte deux hypothèses ; soit les comptages  $x=11$  représentent une situation relictuelle (nombre le plus fréquent chez les Umbellifères) et ont rapidement dérivé par dysploïdie descendante jusqu'à  $x=6$ , soit  $x=6$  représente, par sa constance dans le genre, le nombre ancestral. Chez *T. nodosa*, il serait logique de penser que l'espèce est allotétraploïde basée sur  $x=6$ , phénomène suivi d'une aneuploïdie à  $x'=11$  pour la subsp. *webbii* : cette théorie est défendue par plusieurs auteurs. Tout dépend de sa position sur l'arbre généalogique. Or, parmi les *Torilis*, cette espèce serait plutôt ancienne ; d'autre part, il existe une autre espèce à  $x=11$  : *T. elongata* (Hoff. & Link) J.F.M. Cannon. Enfin, le nombre ancestral de la tribu des Scandicées (incluses les Caucalidées) semble  $x=11$  : nombre partagé par les genres situés à la base de l'arbre (*Ligusticum* ou *Smyrniolum* dans les tribus voisines, de même que *Laserpitium* à la base des Scandicées). Il en résulte que les taxons à  $x=11$  seraient ancestraux. S'en est suivie une dysploïdie descendante, puis une diversification au niveau  $x=6$ .

GUPTA S.K. & al., *Cytologia* **56** : 597-602, 1991 | HAMAL I.A. & KOUL A.K., *Plant Systematics Evol.* **159** : 185-192, 1988 | JURY S.L., *Bot. J. Linnean Soc.* **95** : 293-299, 1987 | LEE B.-Y., *Nordic J. Bot.* **23**(2) : 207-216, 2004.

*T. arvensis* – Espèce diploïde, basée sur  $x=6$  ( $2n=12$ ).

*T. japonica* – Espèce diploïde, à nombre de base variable ? :  $x=(6)-8-(9)$ . La répartition des cytotypes, s'ils existent, doit être précisée. En général, cette espèce possède  $2n=16$  chromosomes. La mention de  $x=6$  nous paraît douteuse, car les risques de confusion avec *T. arvensis* sont réels : en particulier avec la var. *anthriscoides* (DC.) Schinz & Thellung. Cependant, des comptages répétés ont été publiés en Europe de l'Est/Russie et en Turquie : taxons à vérifier ! La mention de  $x=9$ , même si elle provient d'auteurs fiables, mérite une confirmation ! Face à cette variabilité peu probable, il nous semble plus sage de concevoir un nombre stable à  $2n=16$  !

*T. nodosa* – Espèce diploïde présentant deux nombres de base :  $x=12$  pour le type, présent en Île-de-France ( $2n=24$ ), mais  $x=11$  pour la sous-espèce *webbii* (Jury) Kerguelen. L'hétérocarpie étant un caractère évolué, on peut penser que la subsp. *nodosa* dérive de la subsp. *webbii*, taxon ancestral méditerranéen ; l'isolement génétique du type bénéficie de la dysploïdie ascendante.

### *Trinia glauca*

Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

### *Turgenia latifolia*

Curieusement, la caryologie de cette espèce semble complexe et mérite des études complémentaires (certains nombres peut-être erronés). Plusieurs nombres de base ont été détectés : 8-9(-10). La série polyploïde basée sur  $x=8$  n'a semble-t-il été trouvée qu'en Israël ( $2x-3x-4x$ ). Vers l'est de cette zone, on trouverait des diploïdes à  $2n=18, 20$  (à confirmer). Par contre, seul le taxon tétraploïde à  $2n=32$  aurait migré vers l'ouest, pour atteindre la France avec les lots de céréales.

VERLAQUE R. & FILOSA D., in KAMARI G. & al., *Flora Mediterranea* 2 : 264-272, 1992.

## URTICACEAE

Encore un exemple d'aller-retour du nombre de base ! Si l'on analyse le genre *Parietaria*, on observe des espèces à nombre de base faible (6-7-8) à côté d'espèces à nombre plus élevé comme *P. judaica*. Le nombre  $x=13$  peut alors s'interpréter comme hypotétraploïde :  $2x7-1$ . Cependant, la plupart des genres d'Urticacées possèdent  $x=14$ , avec une fréquente dysploïdie à  $x=13$ . L'absence de diploïdes suggère plutôt un nombre originel  $x=14$ , avec une dysploïdie descendante qui explique tous les nombres depuis 14 jusqu'à 6 ! On retrouve ce nombre 14 dans les proches familles des Moracées et des Ulmacées. *Parietaria* apparaît alors sous un autre angle : *P. judaica* peut aussi bien représenter le nombre ancestral qu'une allopolyploïdie récente à partir de taxons situés en fin d'échelle dysploïde.

### *Parietaria*

Nombre de base  $x=7$ .

*P. officinalis* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

*P. judaica* – Espèce hypotétraploïde (?), basée sur  $x'=13$  ( $2n=26$ ). La modification du nombre de base, associée à des différences morphologiques, justifie la séparation de cette espèce, cependant très proche de *P. officinalis* ; elle en contient certainement au moins un génome.

### *Urtica*

Nombre de base  $x'=13$  (comme *Parietaria judaica* !).  
CORSI G., *Webbia* 53(2) : 193-239, 1999.

*U. dioica* – Espèce présentant 3 cytotypes :  $2x-4x$  et hypo- $4x$  ( $2n=26-48-52$ ). Pour certains auteurs, les populations diploïdes ( $2n=26$ ) correspondent à la var. *subinermis* (= subsp. *galeopsifolia* auct.). Le type serait donc toujours tétraploïde ; c'est le cas au Royaume-Uni ou en Europe centrale. Cette affirmation mérite d'être confirmée à plus grande échelle ; notre région semble idéale pour cette étude ( $2n=52$  confirmé en région parisienne pour le type). Rappelons que nous avons opté, dans la Flore d'Île-

de-France, pour un niveau variétal à cause du grand nombre d'individus intermédiaires apparaissant au contact entre les deux taxons ; ces plantes auraient des nombres de chromosomes variables entre les deux parents. En partant sur cette hypothèse, le type pourrait soit dériver directement de la var. *subinermis*, soit correspondre à un montage allotétraploïde : par exemple « *subinermis* » + « *sondenii* ». La subsp. *sondenii* (Simmons) Hyl. est un taxon diploïde ( $2n=26$ ) localisé de la Scandinavie à la Sibérie, et qui mériterait une comparaison plus précise avec le taxon riverain largement réparti en Europe sub-continentale. Une autre combinaison possible serait « *subinermis* » + « *pubescens* ». La subsp. *pubescens* (Ledeb.) Domin (incluse subsp. *galeopsifolia*) a une répartition plus orientale, mais atteint vers l'ouest de son aire l'Europe centrale. Quant aux deux cytotypes tétraploïdes (48 et 52), ils ne semblent pas avoir la moindre valeur : même écologie, même répartition, et possibilité de trouver les deux en mélange sur une même station.

LIPPERT W., *Hoppea* 61 : 615-622, 2000 | McALLISTER H.A., *Watsonia* 22 : 275-278, 1999 | WEIGEND M., *Hoppea* 66 : 101-118, 2005 | WOODLAND D.W., *Systematic Bot.* 7(3) : 282-290, 1982 | WOODLAND D.W. & al., *Systematic Bot.* 7(3) : 269-281, 1982.

*U. urens* – Espèce présentant un cytotype diploïde principal basé sur  $x=12$  ( $2n=24$ ). Les autres comptages signalés méritent une confirmation ; nous admettons pour le moment que cette espèce est  $2x$  et dysploïde.

## VALERIANACEAE

Le nombre de base de la famille pourrait être à l'origine  $x=11$ , nombre partagé par toutes les espèces du genre ancestral *Patrinia* Juss. ; une dysploïdie descendante pluriphylétique a ensuite conduit à 8, puis 7. Si l'on excepte *Valeriana celtica* L. qui devrait constituer un genre à part, toutes les Valérianacées françaises sont basées sur  $x=8$ , avec dysploïdie à  $x=7$ .

HIDALGO O. & al., *J. Bot.* 2010 : ID 797246, 19 p., 2010.

### *Centranthus*

Nombre de base  $x=8$  ou  $x'=16$  ( $2n=32$ ). Si l'on élimine les anciens comptages de POUCCUES, jamais confirmés et sûrement erronés, le nombre de base du genre est bien  $x=8$ . Dans le genre *Centranthus* ne semblent exister que des espèces tétraploïdes ; on peut donc envisager un nombre secondaire paléopolyploïde  $x'=16$ . L'inclusion dans ce genre de *Valeriana longiflora*, sous le nom de *Centranthus longiflorus* Steven, introduit une espèce basale déjà tétraploïde.

LARSEN K., *Botaniska Notiser* 111(1) : 301-305, 1958 | RICHARDSON I.B.K., *Bot. J. Linn. Soc.* 71(3) : 211-234, 1975.

*C. ruber* – Espèce tétraploïde ( $2n=32$ ). On trouve le même nombre pour toutes les espèces françaises.

### Valeriana

Nombre de base  $x=8$  pour la majorité des espèces (dysploïdie à  $x=7$ ).

*V. dioica* – Espèce basée sur  $x=8$ , sans doute toujours diploïde ( $2n=16$ ).

*V. officinalis* – Espèce basée sur  $x=7$ , appartenant à un complexe polyploïde peu étudié en France, comprenant trois principaux niveaux de ploïdie :  $2x-4x-(6x-8x)$ . La sous-espèce *officinalis* correspondrait à des populations diploïdes ; de telles populations n'ayant été signalées que dans l'est de la France, il est pour l'instant plus sage d'exclure la sous-espèce *officinalis* de notre territoire francilien. Cette démarche pose des problèmes de nomenclature encore non résolus : comment appeler les populations les plus fréquentes ? La sous-espèce *tenuifolia* semble assez bien définie, et correspondrait à une valence tétraploïde ( $2n=28$ ) : elle a une tendance xérophile. A l'opposé existent des populations très hygrophiles à folioles profondément dentées. Théoriquement, d'après la situation dans l'est de la France et conformément aux observations de KELLER (1973) en Suisse, elles pourraient correspondre au type diploïde ; ce serait une donnée nouvelle qui nécessite confirmation. Si, par contre, la situation francilienne était plutôt voisine de celles rencontrées en Belgique et au Royaume-Uni, il n'y aurait alors qu'un complexe octoploïde ( $2n=56$ ) très diversifié ; les populations très hygrophiles citées ci-dessus deviendraient un simple écotype du taxon mésohygrophile le plus courant. Le nom à attribuer à cet ensemble reste incertain, compte tenu de la diversité du complexe en Europe centrale. Dans la Flore d'Île-de-France nous avons adopté le nom de subsp. *excelsa*, certains auteurs considérant que les populations occidentales diffèrent des populations d'Europe centrale ; il est peut-être plus simple d'inclure dans une même sous-espèce toutes les plantes octoploïdes affiliées, regroupées sous le nom de subsp. *sambucifolia* (Pohl) Celak. (inclus les taxons « *excelsa* », « *procurrens* », « *repens* »).

EVSTATIEVA L.N. & al., *Plant Syst. Evol.* **185** : 167-179, 1993 | KELLER L., *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* **96** : 67-79, 1973 | SKALINSKA M., *J. Linnean Soc., Bot.* **53** : 159-186, 1947 | SKALINSKA M., *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. B* **1950** : 149-175, 1951 | TITZ W. & TITZ E., *Berichte Deutschen Bot. Ges.* **95** : 155-164, 1982.

### Valerianella

Nombre de base  $x=8$  (dysploïdie à  $x=7$ ). Des nombres aneuploïdes ont été signalés chez plusieurs espèces, mais restent à confirmer ( $2n=16$  à  $18$  chez *V. locusta*). La dysploïdie ne concerne avec certitude que le groupe *coronata-discoidea*.

ERNET D., in LÖVE A., *Taxon* **21**(4) : 495-496, 1972.

Avec  $x=8$ .

Trois espèces diploïdes ( $2n=16$ ) : *V. dentata-V. eriocarpa-V. locusta*. Comme chez de nombreuses espèces domestiquées, les améliorateurs ont créé des cultivars tétraploïdes de mâche (*V. locusta*). Des

populations naturelles tétraploïdes ont été signalées aux Baléares chez *V. eriocarpa* : à confirmer et à relier à la classification infraspécifique de cette espèce très variable.

Avec  $x=7$

Seulement *V. coronata*, diploïde ( $2n=14$ ).

## VERBENACEAE

La délimitation de la famille reste assez incertaine. Dans les conceptions anciennes, cette famille s'imbriquait fortement avec les Labiées. Pour rendre l'ensemble monophylétique, diverses Verbénacées ont migré dans les Labiées, réduisant nettement cette famille surtout tropicale. Comme pour de nombreuses familles, ont trouvé à la base des Verbénacées et des Labiées voisines, une série de genres archaïques de petite taille cytologiquement peu étudiés, ce qui rend difficile l'estimation d'un nombre de base originel. La polyploïdie y a joué un rôle essentiel ; une paléopolyploïdie ne peut être écartée car la majorité des nombres oscille entre  $x=12$  et  $x=20$ . A la base des Verbénacées, le nombre  $x=17$  domine... Par contre  $x=10$  pourrait caractériser la base de la tribu évoluée des Verbénées, à laquelle appartient la seule espèce locale. Dans ce groupe des verveines (tribu des Verbénées), le nombre de base  $x=7$  de la Verveine officinale est sans doute dérivé de  $x=10$  des genres voisins *Mulguraea* O'Leary & Peralta puis *Junellia* Moldenke, par dysploïdie descendante.

O'LEARY N. & al., *Systematic Botany* **34**(4) : 777-786, 2009.

### Verbena officinalis

Espèce diploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=14$ ). Cette espèce, très largement répartie dans le Monde, a différencié diverses races locales plus ou moins endémiques. Cependant, elle montre une relative homogénéité en Europe. On trouve dans la littérature des mentions de cytotypes  $4x$  à  $10x$  ; la plupart sont douteuses, ou concernent des cultivars. Un seul comptage sérieux tétraploïde a été noté en Grèce : à confirmer.

NESOM G.L., *Phytoneuron* **13** : 1-13, 2010 | O'LEARY N. & al., *Annals Missouri Bot. Garden* **97**(3) : 365-424, 2010 | YUAN Y.-W. & OLMSTEAD R.G., *Molecular Phylogenetics Evol.* **48** : 23-33, 2008.

## VIOLACEAE

Concernant le genre *Viola*, les espèces les plus archaïques semblent basées sur  $x=6$  : elles habitent les hautes montagnes d'Amérique du Sud. Le nombre a ensuite subi un doublement à  $x'=12$ . On peut penser qu'a alors eu lieu une dysploïdie descendante  $11-10$ , avec diversification au niveau  $x'=10$  (sans passage par le niveau diploïde). L'histoire

chromosomique de ce genre pourrait s'avérer très complexe avec une origine allo-polypléide en réseau des principales sections.

MARCUSSEN T. & al., *Systematic Biol.* **64**(1) : 84-101, 2015.

### *Viola*

Le nombre de base ancestral du genre serait  $x=6$ .

BALLARD H.E. & al., *Systematic Bot.* **23**(4) : 439-458, 1998 | ESPEUT M., *Le Monde des Plantes* **464** : 15-38, 1999 | FOTHERGILL P.G., *New Phytologist* **43**(1) : 23-35, 1944 | GADELLA T.W.J., *Acta Bot. Neerlandica* **12** : 17-39, 1963 | HARVEY M.J., *New Phytologist* **65** : 469-476, 1966 | MOORE D.M. & HARVEY M.J., *New Phytol.* **60**(1) : 85-95, 1961 | SCHMIDT A., *Österreichische Bot. Zeitschrift* **108**(1) : 20-88, 1961 | VALENTINE D.H., *Preslia* **34** : 190-206, 1962 | Van den HOF K., *Molecular Biol. Evol.* **25**(10) : 2099-2108, 2008 | VERLAQUE R. & ESPEUT M., in MARHOLD K. *Taxon* **56**(1) : 209/E1, 2007.

Seule *V. palustris* présente le nombre  $x=6$ . Ensuite, deux solutions s'affrontent : soit une dispoléidie descendante qui conduit à  $x=5$  puis aux nombres dérivés  $x'=10, 13, 17$ , soit plus vraisemblablement un doublement du nombre à  $x'=12$  suivi d'une dyspoléidie descendante conduisant aux divers nombres dérivés. Cette paléopoléidie semble confirmée par les études isoenzymatiques. La numération des chromosomes est compliquée par l'éventuelle présence de 0-10 chromosomes B.

Avec  $x=6-12$  : dans la section *Plagiostigma*, l'absence de diploïdes permet d'envisager un nombre secondaire  $x'=12$ .

*V. palustris* – Espèce paléooctoploïde, ou tétraploïde sur la base  $x'=12$  ( $2n=48$ ). Un de ses parents pourrait être *V. epipsila* Ledeb., seule autre espèce interfertile à présenter des fleurs bleutées.

BRANDRUD K.H. & BORGES L., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 19-24, 1986 | KUTA E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **31** : 29-44, 1989 | SORSA M., *Madrono* **19**(5) : 165-179, 1968.

Avec  $x=(5-10)$  : en l'absence de diploïdes, on peut envisager un nombre de base dérivé  $x'=10$ .

Espèces paléotétraploïdes, ou diploïdes sur la base  $x'=10$  ( $2n=20$ ) : *V. alba*, *V. hirta*, *V. odorata*, *V. reichenbachiana*, *V. rupestris*.

HODALOVA I. & al., *Folia Geobotanica* **43** : 83-117, 2008 | MARCUSSEN T. & BORGES L., *Plant Systematics Evol.* **223** : 29-57, 2000 | MARCUSSEN T. & al., *Nordic J. Bot.* **21** : 5-17, 2001 | MARCUSSEN T., *Plant Systematics Evol.* **237** : 51-74, 2003 | NORDAL I. & JONSELL B., *Bot. J. Linnean Soc.* **128** : 105-122, 1998.

Espèces paléo-allooctoploïdes, ou allotétraploïdes sur la base  $x'=10$  ( $2n=40$ ) : *V. canina*, *V. elatior*, *V. pumila*, *V. riviniana*.

ECKSTEIN R.L. & al., *Perspectives Plant Ecol., Evol. Systematics* **8** : 45-66, 2006 | ROSEN V. & al., *Nordic J. Bot.* **14**(2) : 165-172, 1994.

*V. canina* – Espèce contenant sans doute le génome de *V. stagnina* Kit., associé à un génome méconnu (également présent chez *V. riviniana*) et sans doute disparu au niveau diploïde.

*V. elatior* – Espèce sans doute aussi dérivée de *V. stagnina* (peut-être presque autotétraploïde).

*V. pumila* – Espèce contenant un des génomes de *V. canina* (sans doute celui de *V. stagnina*), associé à un autre génome méconnu.

*V. riviniana* – Cas particulier à cause des relations ambiguës avec *V. reichenbachiana*. *V. riviniana* contient certainement le génome de *V. reichenbachiana*, associé sans doute à un des génomes de *V. canina*. Les comptages différant de 40 trouvés chez cette espèce (inférieurs : 30-35-36-37, souvent bloqués à  $2n=35$  ; parfois supérieurs : 46-48) correspondent à des individus sans doute hybridogènes, prouvant une introgression de *V. reichenbachiana*. Les individus à éperons échancrés et violacés – que l'on rencontre dans les bois où les deux espèces sont présentes – doivent correspondre à cette introgression. Seul le caractère allopoléidie justifie la séparation de cette espèce. Le caractère allopoléidie ressort très bien sur l'analyse des méioses de l'hybride, avec 10 bivalents et 10 monovalents. Des populations nordiques bloquées au niveau triploïde ( $2n=30$ ), mais parfaitement fertiles, méritent des études complémentaires sur leur origine.

GARCIA FERNANDEZ R. & al., *Anales Jard. Bot. Madrid* **47**(2) : 339-348, 1990 | KUTA E., *Fragmenta Floristica Geobot.* **24**(1) : 23-91, 1978 | KUTA E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **23** : 73-82, 1981 | HARMAJA H., *Ann. Bot. Fennici* **40** : 395-400, 2003 | TINIAKOU A., *Willdenowia* **20**(1-2) : 153-158, 1991 | VALENTINE D.H., *The New Phytol.* **40** : 189-209, 1941.

Reste le groupe complexe de *V. tricolor* qu'il nous paraît plus sage de traiter dans une espèce collective basée, en général, sur  $x=8-13-17(-24)$  : *V. lutea* et *V. nana*. Le niveau de sous-espèces adopté pour les taxons franciliens se justifie non seulement par les possibilités d'hybridation, par la fertilité d'individus hybridogènes à nombre de chromosomes variable, mais aussi par l'instabilité importante du caryotype découlant d'une origine récente de ces taxons encore non fixés. L'explication des nombres de base reste très hypothétique. Au départ, ce groupe (section *Melanium*), a certainement évolué à partir d'un ancêtre paléotétraploïde basé sur  $x=10$  par une dyspoléidie qui a peut-être conduit à  $x=7$ . La présence d'une espèce à  $2n=10$  (*V. parvula* Tineo) ne permet pas d'envisager  $x=5$ , car cette espèce semble évoluée dans l'arbre phylogénétique de la section, et son nombre doit donc être dérivé : retour à  $x=5$  par dyspoléidie descendante ! Par contre, très rapidement le nombre serait passé à  $x=11$ , à partir duquel la plupart des espèces auraient évolué ; ce nombre peut résulter d'une allopoléidie suivie d'une dyspoléidie :  $7 + 5 - 1$ .

PETTET A., *Watsonia* **6**(1) : 39-69, 1964 | SCOPPOLA A. & LATTANZI E., *Webbia* **67**(1) : 47-64, 2012 | YOCKTENG R. & al., *Plant Systematics Evol.* **241** : 153-170, 2003.

*V. tricolor* subsp. *arvensis* – Taxon basé sur  $x'=17(-18)$  ( $2n=2x'=34-36$ ). Cette espèce présente deux types de populations : certaines, les plus classiques, à

fleurs réduites et jaune pâle, autogames, et d'autres à grandes fleurs colorées souvent confondues avec la subsp. *tricolor*, adaptées à une fécondation croisée. Les deux types sont interfertiles et possèdent le même nombre de chromosomes : le niveau taxonomique maximal qui puisse leur être attribué est celui de variétés.

*V. tricolor* subsp. *minima* – Taxon basé sur  $x=8$ , en général diploïde ( $2n=16$ ), mais présentant, en France, un cytotype  $6x$  ( $2n=48$ ) dont la fréquence et la répartition sont encore à préciser. La plupart des auteurs regroupent différents taxons sous le nom spécifique de *V. kitaibeliana*, correspondant à notre sous-espèce *minima*. Prise au sens large, cette sous-espèce présente des populations  $2x-3x-4x-5x-6x$ . Cependant, certains auteurs analytiques considèrent que ces cytotypes méritent une distinction au niveau spécifique ! Des études complémentaires sont nécessaires pour préciser ces taxons et leurs relations génétiques encore très floues. Un niveau taxonomique élevé ne pourra se justifier qu'en cas de différences majeures impliquant une origine allopolyploïde. Un exemple de pulvérisation en microtaxons est donné par les travaux de ERBEN (1985). Ainsi, le cytotype  $3x$  ( $2n=24$ ) ne semble signalé qu'en Grèce ; il a été décrit par cet auteur sous le nom de « *V. phytosiana* ». Le cytotype  $5x$  ( $2n=40$ ) ne semble signalé que dans l'ouest de la péninsule ibérique ; il a reçu le nom de « *V. henriquesii* (Cout.) W. Becker ». Restent les populations  $6x$ . En France, elles semblent se répartir en deux pôles ; ESPEUT a décrit sous le nom de « *V. roccabrunensis* » une pensée pour l'instant endémique du Var ; mais, la plupart des populations hexaploïdes semblent plutôt littorales et correspondent à « *V. nana* (DC.) Le Jolis » (plante de la côte atlantique française, décrite de la Manche, remontant jusqu'au Royaume-Uni). Dans la péninsule ibérique, les populations hexaploïdes dominant, même sur les massifs montagneux. S'agit-il aussi de *V. nana* dans ce cas, ou un autre taxon doit-il être décrit ? Qu'en est-il en France dans le bassin sous-pyrénéen ou dans les Pyrénées orientales ? Concernant l'Île-de-France, les rares populations méritent d'être confirmées. Elles participent à un contingent de taxons subméditerranéens migrant à la faveur du réchauffement et des voies de communication (surtout ballasts de voies ferrées) : *Linaria simplex*, *Minuartia hybrida* subsp. *laxa*...

ERBEN M., *Mitteilungen Bot. Staatssammel. München* **21** : 339-740, 1985 | MAGRINI S. & SCOPPOLA A., *Phytotaxa* **230**(3) : 259-266, 2015 | MAGRINI S. & SCOPPOLA A., *Phytotaxa* **238**(3) : 288-292, 2015 | RANDALL R.E., *J. Ecology* **92** : 361-369, 1958.

*V. tricolor* subsp. *tricolor* – Taxon basé sur  $x'=13$  ( $2n=2x'=26$ ). Cette sous-espèce n'existe pas spontanément en Île-de-France. La plupart des mentions correspondent à des erreurs de détermination (variété allogame de la subsp. *arvensis*) ; on trouve également des individus fugaces

échappés de cultures, correspondant le plus souvent à des régressions de cultivars ornementaux d'origine hybride. Nous n'avons pu confirmer avec certitude que des populations naturalisées (voire archéophytes) existent dans la région : à rechercher dans les parcelles sablonneuses siliceuses. Ce taxon montre une instabilité importante du caryotype, voire même du nombre de chromosomes ; on peut observer des cellules variant de  $2n=18$  à  $2n=28$  (sans cause hybridogène), ainsi que des cellules polyploïdes ( $2n=42...$ ). Cette instabilité touche près du tiers des cellules.

SLOMKA A. & al., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* **53**(1) : 7-15, 2011 | SLOMKA A. & al., *Plant Biosystems* **148**(4) : 602-608, 2014.

Comme chez *V. riviniana*, les plantes intermédiaires entre les sous-espèces *arvensis* et *tricolor* ont des nombres de chromosomes variables parfois supérieurs à  $2n=34$ . Les hybrides artificiels montrent en général  $2n=30$  en première génération,  $2n=28$  (-27-29) en deuxième génération (seulement 1/4 des grains de pollen avortés).

## VITACEAE

Le nombre de base originel pourrait être  $x=12$ , nombre dominant dans le genre basal *Leea* L. (on y trouve  $x=10-11-12$  rarement 13), et que l'on retrouve dans une famille voisine comme les Rhamnacées. Si tel est le cas, ce nombre a subi des dysploïdies soit ascendante à  $x=13$ , soit descendantes à  $x=11$  (genre *Cyphostemma* (Planchon) Alston), puis  $x=10$  (certains *Cissus* L.). Un doublement de ce dernier nombre a conduit à  $x'=20$ , une première fois dans le genre *Cayratia* Juss., puis dans le grand phylum des Vitacées à fleurs pentamères : genre *Rhoicissus* Planchon et suivants... Puis une dysploïdie à  $x'=19$  a conduit à *Vitis*.

HAZRA R. & SHARMA A., *Folia Biologica* **18**(2) : 123-131, 1970 | VATSALA P., *La Cellule* **61** : 191-206, 1960.

### *Parthenocissus inserta*

Espèce basée sur  $x'=20$ , diploïde sur cette base ( $2n=40$ ).

### *Vitis vinifera*

Espèce diploïde basée sur  $x'=19$  ( $2n=38$ ). Toutes les espèces du genre présentent, dans la nature, ce même nombre de chromosomes ; des cytotypes artificiels  $3x$  ou  $4x$  ont été créés chez la vigne cultivée. L'analyse du génome montre trois éléments qui suggèrent l'association de trois génomes originels : phénomène suivi d'une diploïdisation. Mais ce phénomène est très antérieur à la genèse de la famille et touche de nombreuses dicotylédones : il ne se situe pas à la même échelle temporelle que les remaniements cités ci-dessus.

# Angiospermes - Monocotylédones

La variabilité du nombre de chromosomes couvre une gamme presque aussi large que chez les dicotylédones : depuis  $2n=4$  jusqu'à plus de 600 chromosomes. L'estimation des nombres de base s'avère très litigieuse pour beaucoup de familles ; mais le problème s'épaissit d'autant plus que l'on monte dans l'échelle suprafamiliale. Nous pouvons cependant raisonner sur les quelques données disponibles. En se basant sur les groupes ancestraux situés à la base des monocotylédones, il est possible d'émettre une hypothèse. L'ordre basal, celui des Acorales, ne contient que peu d'espèces : leur nombre de base serait  $x=12$ . Or, ce nombre se retrouve dans l'ordre des Pétrosaviales (là aussi très peu d'espèces), et reste compatible avec  $x=14-10$  des Dioscoréales, ou  $x=15$  des Pandanales. Par contre, chez les Alismatales, l'ordre de grandeur du nombre de base des Aracées est équivalent au précédent ( $x=15$  possible), mais tomberait à 6-7 chez les Alismatacées (voir discussion à cette famille). Or, les Acoracées ont sans doute subi une duplication. On peut donc imaginer un nombre originel de 6(-7), ayant doublé à 12-15 dans chaque grand phylum de ces groupes archaïques.

CHASE M.W. & al., *Annals Bot.* **86** : 935-951, 2000 | CHUPOV V.S., *Biol. Bull. Reviews* **3**(6) : 456-480, 2013 | KRAHULCOVA A., *Preslia, Praha*, **75** : 97-113, 2003 | LÖVE A. & KJELLQVIST E., *Lagascalia* **3**(2) : 147-182, 1973 | ÖZHATAY N., *Pure Appl. Chem.* **74**(4) : 547-555, 2002 | PIRES J.C. & al., *Aliso* **22** : 287-304, 2006 | RUIZ REJON M., *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* **34**(2) : 733-759, 1978 | SEN S., *Feddes Repertorium* **86**(5) : 255-305, 1975 | TAMURA M.N., *Feddes Repertorium* **106**(1-2) : 83-111, 1995 | UCHIYAMA H., *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. D, Div. 2*, **22** : 271-352, 1989.

## AGAVACEAE

Le nombre de base pourrait être  $x=11-12$ , préservé en Australie (ainsi que dans la famille des Xanthorroacées). Les Anthéricoïdées se sont ensuite diversifiées dans le Monde après une dysploïdie conduisant à  $x=7-8$ . De nouvelles duplications ont ensuite conduit à  $x=15$ , en particulier chez *Anthericum*, puis à  $x=30$  chez les agaves. Suivant la taille accordée à la famille,  $x=15$  peut servir de nombre de base secondaire.

### *Anthericum*

Nombre de base  $x=15$ . Les comptages à  $2n=32$  ou 64 résultent le plus souvent de la prise en compte de chromosomes B, ou de l'existence de rares aneuploïdes. L'endopolyploïdie est également fréquente dans les apex racinaires.

KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 90-104, 1974 | ROSQUIST G. & PRENTICE H.C., *Plant Syst. Evol.* **236** : 55-72, 2002 |

STRANDHEDE S.-O., *Botaniska Notiser* **116**(2) : 215-221, 1963.

*A. ramosum* – Espèce diploïde ( $2n=30$ , rarement 32). Cette espèce semble pouvoir s'hybrider avec les tétraploïdes de l'espèce suivante, pour donner des individus triploïdes. Cette observation, associée à l'origine ambiguë des tétraploïdes pourrait conduire à regrouper ces deux espèces.

*A. liliago* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=30-60$ ). Les populations diploïdes semblent localisées aux montagnes ou au N de l'Europe. KÜPFER (1974) a distingué deux variétés diploïdes en France : la var. *sphaerocarpum* Kùpfer subalpine (Alpes et Pyrénées) et la var. *multiflorum* Kùpfer en Alsace (aire se prolongeant sur le flanc Sud-Est des Alpes). La plupart des autres populations doivent appartenir au cytotype tétraploïde. En fait, le taxon  $4x$  serait allotétraploïde (forte hétérozygotie), et contiendrait, d'après l'étude isoenzymatique d'un hybride, un génome de *A. ramosum*. Des études complémentaires sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse qui, si elle se vérifiait, obligerait à rehausser la valeur taxonomique du taxon tétraploïde ; le nom ne peut changer, car le type de LINNE devrait être tétraploïde. Le maintien sous le binôme *A. liliago* de tous les taxons  $2x-4x$  se justifie par une morphologie très proche qui implique une domination de nombreux gènes morphologiques venant de ce parent.

## ALISMATACEAE

On pourrait penser à un nombre de base  $x=11$  ; une dysploïdie descendante aurait alors conduit à  $x=10-9-8-7$ . En fait, les genres ci-dessous correspondent à deux phylums, l'un effectivement basé sur  $x=11$  (genres *Caldesia* Parl., *Echinodorus* Rich. et *Sagittaria*), et l'autre sur  $x=7$  (genres *Alisma*, *Damasonium*, *Luronium*). Le rapport entre ces deux chiffres peut éventuellement se comprendre à travers l'étude des caryotypes : taille des chromosomes, position des centromères, degré de symétrie. Il est généralement admis que les caryotypes à grands chromosomes métacentriques homogènes représentent l'état ancestral. Or, toutes les Alismatacées possèdent quelques chromosomes très grands (8 à 10 microns) et métacentriques, associés à des chromosomes petits et télacentriques. Cette configuration suggère que des chromosomes métacentriques se sont scindés en deux. Ainsi, la configuration du génome d'*Alisma*, avec 5 métacentriques et 2 télacentriques dériverait d'un ancêtre à 6 chromosomes métacentriques. La configuration de *Sagittaria* avec 1 métacentrique et 10 télacentriques dériverait du même génome après rupture de 5 des chromosomes. Ce raisonnement peut aussi s'appliquer au genre *Limnocharis* Bonpl. qui a 10 chromosomes dont deux métacentriques

(troisième phylum absent de France). Cette analyse écarte l'hypothèse de départ. Les 11 chromosomes des sagittaires sont plus spécialisés que les 7 chromosomes des *Alisma* ! Le nombre de base de l'ensemble est donc  $x=7$ , issu d'un génome plus archaïque à  $x=6$ .

FEITOZA L.L. & al., *Plant Systematics Evol.* **280** : 119-131, 2009 | JACOBSON A. & HEDREN M., *Plant Systematics Evol.* **265** : 27-44, 2007 | LEHTONEN S., *Aquatic Bot.* **91** : 279-290, 2009 | MEHRA P.N. & PANDITA T.K., *Cytologia* **49** : 295-304, 1984 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8(2)** : 199-255 (211-226), 1970.

### *Alisma*

Nombre de base  $x=7$ . Deux espèces semblent diploïdes ( $2n=14$ ) : *A. gramineum* et *A. plantago-aquatica*. Les autres comptages signalés chez cette deuxième espèce doivent rester douteux tant qu'ils ne sont pas confirmés !

MIKKOLA L., *Archivum Soc. « Vanamo »* **15** : 43-47, 1961.

En revanche, *A. lanceolatum* serait un taxon allotétraploïde représenté par deux cytotypes ( $2n=26$  et  $28$ ), vraisemblablement formé à partir des deux autres espèces (des comptages pentaploïdes ont également été signalés). Pour l'instant, les éléments chorologiques connus pour ces deux cytotypes semblent peu discriminants : le plus fréquent est le cytotype hypo-tétraploïde à  $2n=26$ , celui à  $2n=28$  ayant plutôt été noté en Europe du N (hors de France). Ce taxon peut s'hybrider avec ses parents, en particulier *A. plantago-aquatica*. Dans la nature ces hybrides sont rares bien que les deux espèces soient souvent en mélange ; en F1, ils ont  $2n=20-21$  chromosomes et sont le plus souvent stériles.

BJÖRKVIST I., *Botaniska Notiser* **114(3)** : 281-299, 1961 | BJÖRKVIST I., *Opera botanica* **19** : 1-138, 1968 | POGAN E., *Acta Soc. Botanicorum Poloniae* **30(3-4)** : 667-717, 1961 | POGAN E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **5** : 1-27, 1962 | POGAN E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **8** : 11-19, 1965.

### *Baldellia ranunculoides*

Espèce diploïde, basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ , et aneuploïdes). Ce genre mérite à peine une séparation d'*Alisma*, car l'hybridation serait possible quoique très rare. Il semble même que cette espèce ait subi une introgression de gènes des espèces d'*Alisma* souvent présentes en mélange sur les bords d'étangs. Les nombres de chromosomes attribués à cette espèce sont très variés :  $2n=14$  à  $20$ . Cependant, une fois éliminés les comptages anciens, les nombres divergents ne sont pas si nombreux ; ils incitent à poursuivre les études pour vérifier si l'aneuploïdie n'est qu'accidentelle. On peut admettre que cette espèce est diploïde et basée sur  $x=8$  ( $2n=16$ ) ; apparemment, aucune différence n'a été mise en évidence entre les deux sous-espèces franciliennes, pas plus qu'avec les autres sous-espèces ibéro-maghrébines.

KOZLOWSKI G. & al., *Perspectives Plant Ecol., Evol. Systematics* **10** : 109-142, 2008 | TALAVERA S. & al., *Acta Bot. Malacitana* **33** : 309-350, 2008.

### *Damasonium alisma*

Espèce basée sur  $x=7$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=14-28$ ). Le genre *Damasonium* est représenté en Europe de l'Ouest par trois taxons, parfois traités comme trois espèces, mais que nous préférons regrouper en trois sous-espèces compte tenu des facilités d'hybridation. Les mentions diploïdes se rapportent soit à la subsp. *polyspermum* (Cosson) Maire, soit à la subsp. *bourgaei* (Cosson) Maire, taxons strictement méditerranéens ; seule la première existe en France dans le Languedoc, l'autre étant plus méridionale. Les plantes franciliennes appartiennent à la subsp. *alisma*, taxon allotétraploïde ( $2n=28$ ) peut-être formé à partir des deux autres sous-espèces.

RICH T.C.G. & NICHOLLS-VUILLE F.L., *Edinburgh J. Bot.* **58(1)** : 45-55, 2001 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8(1)** : 27-29, 1970.

### *Luronium natans*

Espèce hexaploïde, basée sur  $x=7$  ( $2n=42$ ). Trop peu de comptages pour être sûr du niveau hexaploïde. Certaines populations possèderaient  $2n=38$  (Sologne) : cytotype à confirmer !

### *Sagittaria sagittifolia*

Espèce diploïde, basée sur  $x=11$  ( $2n=22$ ).

## AMARYLLIDACEAE

Prise au sens large, cette famille comprend trois phylums principaux : les Agapanthoïdées basées sur  $x=15$ , simplement ornementales dans la région, les Allioïdées (ails, oignons, poireaux...) sans doute basées sur  $x=9$ , et les Amaryllidoïdées basées sur  $x=11$ .

### *Allium*

Le nombre ancestral pourrait être  $x=9$ , présent seulement dans le sous-genre *Nectaroscordum* (en France *A. siculum* Ucria). On trouve déjà ce nombre dans le genre voisin *Nothoscordum* Kunth. Il aurait rapidement subi une dysploïdie descendante aboutissant à  $x=8$ , puis  $7$  qui caractérise le sous-genre *Amerallium* (*A. ursinum*). Sur un autre phylum, on retrouve une dysploïdie descendante, avec  $x=8$  à la base de tous les autres ails ! De nombreuses espèces présentent 0-6 chromosomes B, ce qui peut perturber les comptages. Polyploïdie allant de  $2x$  à  $8x$  ; des nombres secondaires se forment par diploïdisation, en particulier pour des taxons triploïdes d'origine hybride.

FRIESEN N. & al., *Aliso* **22** : 372-395, 2006 | JACOBSEN T.D. & OWNBEY M., in LÖVE A., *Taxon* **26(2-3)** : 271, 1977 | JOHNSON M.A.T. & ÖZHATAY N., in MATHEW B., *A review of Allium sect. Allium* : 17-40, 1996 | KARAVOKYROU E. & TZANOUDAKIS D., *Botanika Chronika* **10** : 777-784, 1991 | KARPAVICIENE B., *Ann. Bot. Fennici* **44** : 345-352, 2007 | LEVAN A., *Hereditas* **15** : 347-356, 1931 | LEVAN A.,

*Hereditas* **23**(3) : 317-370, 1937 | OHRI D. & al., *Plant Systematics Evol.* **210**(1-2) : 57-86, 1998 | ÖZHATAY N., *Annales Musei Goulandris* **8** : 115-128, 1990 | PASTOR J. & VALDES B., *Anales Univ. Hispalense, Publicaciones Univ. Sevilla, Ser. Cienc.*, **1983** : 179 p., 1983 | SHARMA V.B., *Chromosoma (Berlin)* **16** : 486-499, 1965 | SPETA F., *Linzer Biol. Beiträge* **16**(1) : 45-81, 1984 | TZANOUDAKIS D. & VOSA C.G., *Plant Syst. Evol.* **159** : 193-215, 1988 | VOSA C.G., *Chromosoma (Berlin)* **57** : 119-133, 1976 | WITTMANN H., *Linzer Biol. Beiträge* **16**(1) : 83-104, 1984.

Avec  $x=8$ .

La plupart des espèces montrent plusieurs cytotypes (autopolyploïdie), facilement fixés par multiplication végétative, et donc plus sélectionnés en milieux perturbés, en particulier chez les espèces dynamiques présentes dans les milieux cultivés, ou chez celles qui ont été disséminées pour la culture. Il semble que les cytotypes élevés aient une répartition un peu plus méridionale, en relation peut-être avec leur région d'origine. Mais, en général, il n'y a pas de lien écologique avec le niveau de ploïdie, et plusieurs cytotypes peuvent se trouver mélangés (donc aucun niveau taxonomique associé). En fait, à part *A. angulosum* très hygrophile et *A. sphaerocephalon* très xérophile, toutes les autres espèces à  $x=8$  semblent introduites et leur nombre de chromosomes ne peut donc pas être estimé, faute de connaître l'origine précise. L'apparition des polyploïdes est sans doute polyphylétique, ce qui rend toute estimation régionale prématurée.

*A. angulosum* – Espèce présentant deux cytotypes : en général 2x ( $2n=16$ ), plus rarement 4x ( $2n=32$ ). Les populations tétraploïdes n'ont été signalées que dans la partie orientale de l'aire (Slovaquie, Russie et Kazakhstan) ; cette plante est donc certainement diploïde en France.

BERTAGNA A. & al., *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem. B*, **90** : 55-79, 1984 | SHOPOVA M., *Chromosoma (Berlin)* **19** : 149-158, 1966.

*A. flavum* – Espèce présentant deux cytotypes principaux : en général 2x ( $2n=16$ ), plus rarement 3x ( $2n=24$ ) ou 4x ( $2n=32$ ). Les populations 4x semblent localisées au Midi (de l'Espagne à la Grèce) et à l'Europe centrale. La plante ayant sans doute été introduite dans notre région, il est difficile de statuer sans comptage : la connaissance du nombre de chromosomes pourrait fournir un indice sur l'origine des populations locales.

LOIDL J., *Plant Syst. Evol.* **139** : 197-207, 1982 | VUJOSEVIC M. & al., *Arch. Bot. Sci., Belgrade*, **65**(1) : 23-32, 2013.

*A. longispatham* (= *A. dentiferum*) ou *A. paniculatum* s.l. – Espèce appartenant à un complexe souvent nommé « groupe *paniculatum* » dans les articles. Les références caryologiques sont difficiles à analyser faute d'une détermination très précise des taxons ; la tendance est malheureusement à l'inflation, les spécialistes préférant comme toujours créer des microespèces plus ou moins endémiques plutôt que d'adopter une conception large plus pratique. On trouve dans ce groupe des cytotypes 2x-3x-4x-5x ( $2n=16-24-32-40$ ). D'après BRULLO & al. (1991 et

2008), seuls les cytotypes 3x (sub. *A. paniculatum* L.) ou 4x et 5x (sub. *A. dentiferum* Webb & Berthel.) colonisent les milieux perturbés ; les 2x restent cantonnés aux milieux primaires et sont localisés dans les steppes russes (*A. paniculatum* s.s.), au Proche-Orient (décrits comme espèce nouvelle : « *A. galileum* ») ou en Italie et dans la péninsule ibérique... a priori absents de France. *A. dentiferum* serait un taxon allopolyploïde issu d'hybridations entre un « *paniculatum* » 4x et le nouveau « *A. galileum* ». Ces auteurs n'acceptent pas la synonymie que nous avons proposée avec *A. longispatham* (assimilé à *A. paniculatum* ?). Devant tant de confusion, nous maintenons que seul un traitement synthétique permet une stabilité, dans la pratique, du binôme linnéen ! Le taxon présent en Île-de-France est certainement introduit ; les populations les plus proches se trouvent dans la région Centre, presque toujours en vignobles ! Cette écologie correspond aux cytotypes polyploïdes ; les 5x semblant plus méridionaux (Espagne, Sicile, Italie... ; remonteraient jusqu'à l'Île de Ré), le taxon francilien correspondrait plutôt aux populations tétraploïdes ( $2n=32$ ).

BRULLO S. & al., *Botanika Chronika* **10** : 785-796, 1991 | BRULLO S. & al., *Taxon* **57**(1) : 243-253, 2008 | GHESHMEDZHIEV I.V., *C. R. Acad. bulgare Sciences* **28**(6) : 795-798, 1975 | JAUZEIN P. & TISON J.-M., *J. Bot. Soc. bot. France* **15** : 29-50, 2001 | SALMERI C. & al., *J. Systematics Evol.* **9999**(9999) : 1-13, 2015.

*A. oleraceum* – Espèce présentant divers cytotypes : 3x à 8x (surtout  $2n=32-40-48$ ). Si les populations 3x semblent rares (Europe centrale), les 4x-5x-6x sont en revanche fréquentes. Globalement les populations pentaploïdes dominent ( $5x > 4x > 6x$ ), mais le niveau de ploïdie est d'autant plus élevé que les milieux sont perturbés ; ainsi les populations hexaploïdes recherchent-elles les milieux anthropisés, au moins en Europe centrale. Si, le plus souvent, les individus hexaploïdes apparaissent à proximité des tétraploïdes (formation directe à partir des 4x, avec de nombreuses populations mixtes, groupant deux ou trois cytotypes), il est possible que certaines populations d'Europe centrale aient une autre origine et constituent un taxon mieux stabilisé. En France, divers cytotypes ont été confirmés : 4x-5x-6x-7x ; 6x et 7x plutôt vers l'est, 4x et 5x possibles en Île-de-France. En fait, les populations tétraploïdes semblent originelles ; il s'agirait d'un taxon autotétraploïde qui aurait migré jusqu'à la France ; *A. fuscum* Waldst. & Kit., d'Europe orientale a été proposé comme parent diploïde. Cette hypothèse implique une migration très ancienne, car non seulement existent, dans le Midi, des populations de milieux primaires (de 0 à 2200 m), mais elles ont sans doute donné naissance à la subsp. *giredii* Tison (= *A. oporinanthum* Brullo & al.), plante diploïdisée de milieux primaires qui retrouverait une fertilité comparable à celle de son ancêtre « *fuscum* ». Des liens très étroits unissent aussi *A. oleraceum* à « *A. savii* Parl. », plante également tétraploïde (sans doute allotétraploïde),

ayant sans doute évolué comme un écotype littoral, conforté ensuite par un isolement insulaire (originellement endémique cyrno-sarde) ; on peut souligner que les populations montagnardes corses de *A. oleraceum* possèdent souvent les mêmes fleurs blanches que *A. savii*.

Cependant des résultats récents de phylogénie placent *A. fuscum* à proximité du « groupe *paniculatum* », ce qui remet en question l'origine de *A. oleraceum* : à confirmer. Les populations d'Île-de-France correspondent sans doute à une migration secondaire plus récente de la subsp. *oleraceum*.

ASTRÖM H. & HAEGGSTRÖM C.-A., *Annales Botanici Fennici* **41** : 1-14, 2004 | DUCHOSLAV M. & al., *Annals Bot.* **105** : 719-735, 2010 | DUCHOSLAV M. & al., *Annals Bot.* **111**(3) : 419-431, 2013 | JAUZEIN P. & TISON J.-M., *J. Bot. Soc. bot. France* **11** : 55-58, 1999 | JAUZEIN P. & TISON J.-M., *J. Bot. Soc. bot. France* **15** : 29-50, 2001 | LEVAN A., *Hereditas* **18** : 101-114, 1932 | SAFAROVA L. & al., *Preslia* **83** : 513-527, 2011.

*A. scorodoprasum* – Espèce présentant trois cytotypes : 2x-3x-4x (2n=16-24-32). Les populations tétraploïdes semblent disséminées (Alsace pour la France) ; les 3x sont souvent en mélange avec les 2x qui dominant largement.

ASTROM H. & HAEGGSTRÖM C.-A., *Ann. Bot. Fennici* **40** : 1-3, 2003 | MURIN A. & FERAKOVA V., *Acta Facultatis Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.*, **36** : 65-76, 1988.

*A. sphaerocephalon* – Espèce présentant deux cytotypes : 2x et 4x (2n=16-32 ; rares 3x accidentels). Les populations franciliennes de milieux primaires sont certainement diploïdes. Les populations françaises tétraploïdes sont dénommées var. *deseglisei* (Boreau) Martrin-Donos. Les autres tétraploïdes cités dans la littérature correspondent à des taxons méditerranéens absents de France. La variété *deseglisei* existe dans des milieux primaires du Midi de la France, sur des rocailles nitratées. Elle prolifère plus souvent dans les milieux secondaires, en particulier dans les cultures (céréales, vignobles...) : non signalée en Île-de-France.

GUILLEN A. & REJON M.R., *Caryologia* **37**(3) : 259-267, 1984 | TISON J.-M., *Le Monde des Pl.* **463** : 20-21, 1998 | Von BOTHMER R., *Botaniska Notiser* **123** : 518-550, 1970.

*A. vineale* – Espèce présentant cinq cytotypes : 2x-3x-4x-5x-6x (2n=16 à 48). Le niveau diploïde se rencontre surtout sur les populations sans bulbilles de milieux primaires, localisées à la région méditerranéenne.

Comme pour *A. oleraceum*, ce sont les populations 4x qui dominant, avec parfois des 3x en mélange. Mais ce constat ne tient qu'en Europe centrale. Dans la péninsule ibérique, seuls les cytotypes 5x et 6x ont été signalés, avec dominance des pentaploïdes. Il faudrait donc vérifier, en France, si la répartition des cytotypes suit une logique climatique.

KRAWCZYK J. & al., *Acta Biol. Cracoviensia* **30** : 51-61, 1988.

Avec x=7 : seulement *A. ursinum*, diploïde (2n=14). Cet ail appartient au sous-genre *Amerallium*, entièrement basé sur x=7.

NGUYEN N.H. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **47** : 1157-1172, 2008.

### *Galanthus nivalis*

Espèce diploïde, basée sur x'=12 (2n=24).

D'AMATO G.F. & BIANCHI G., *Caryologia* **52**(1-2) : 87-92, 1999 | ZONNEVELD B.J.M. & al., *Plant Syst. Evol.* **241** : 89-102, 2003.

### *Narcissus*

Nombre de base x=5-7-11. D'après les nombres de chromosomes, on peut séparer le genre en deux sous-genres : *Hermione* (Haw.) Spach avec x=5-11, et *Narcissus* avec x=7. Le lien entre les deux n'est pas résolu. On peut imaginer un passage de 7 à 5. Ensuite le nombre 11 s'explique sans doute par une dysploïdie ascendante au niveau tétraploïde : x'=5x2+1. Ce dernier phénomène s'observe effectivement de façon infraspécifique, chez certains cultivars.

*N. pseudonarcissus* – Espèce appartenant à un groupe très complexe, et donc conçue dans un sens plus ou moins large suivant les auteurs. La plante sauvage d'Île-de-France appartient au type de l'espèce, ce qui simplifie localement le problème. Le sous-genre *Narcissus* auquel elle appartient possède le nombre de base x=7 ; les taxons vont du niveau diploïde au niveau octoploïde. Le type de *N. pseudonarcissus* est un taxon diploïde à l'état sauvage (2n=14) ; cependant certains cultivars peuvent être tri- ou tétraploïdes, voire hexaploïdes, et présenter éventuellement une aneuploïdie.

BRANDHAM P.E. & KIRTON P.R., *Kew Bulletin* **42**(1) : 65-102, 1987 | FERNANDES A., *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* **32**(2) : 843-872, 1975 | KARIHALOO J.L. & KOUL A.K., *Cytologia* **54**(3) : 589-595, 1989 | SANUDO A., *Anales Jard. Bot. Madrid* **40**(2) : 361-367, 1984 | ZONNEVELD B.J.M., *Plant Systematics Evol.* **275** : 109-132, 2008.

## ARACEAE

Le nombre de base de la famille pourrait avoisiner x=16-18, nombre sans doute paléotétraploïde, issu du doublement de x=8-9 (à confirmer pour l'ensemble des Alismatales), mais suivi d'une rapide dysploïdie conduisant à x=15 que nous considérerons comme nombre ancestral. En revanche, on observe un changement brutal chez les lentilles d'eau : le nombre de base pourrait être x=10 (2x à 8x) mais avec très peu de diploïdes, permettant d'envisager un nombre secondaire de x'=20(-22) pour la plupart des taxons ; le passage de 15 à 20 n'est pas expliqué (phénomène qui s'est répété dans le phylum de l'Arum d'Éthiopie, espèce très utilisée en ornement). Des analyses génomiques très précises faites chez *Spirodela* (voir références à ce genre) mettent en évidence deux événements de duplication, et 7 stocks chromosomiques ancestraux ; d'où une évolution pour l'instant très hypothétique : 7+7=14, descente à 10, doublement à 20 ? Dans cette sous-famille des Lemnoïdées, on observe une réduction évolutive de

la structure de la plante : *Spirodela* est basal, puis vient *Lemna*, et enfin *Wolffia* ; cette miniaturisation est inversement proportionnelle à l'évolution de la taille du génome. Les chromosomes des lentilles d'eau sont particulièrement difficiles à compter à cause de leur petitesse ; chez *Lemna*, les plus grands, ceux de *L. gibba* sont inférieurs à 1,5 micron, mais ils ne dépassent pas 1 micron pour les autres espèces. L'analyse de la fréquence des cytotypes indique une forte domination du cytotype tétraploïde associé à une certaine aneuploïdie (en particulier dans le genre basal *Spirodela*). Cette relative stabilité justifie l'hypothèse  $x'=20$ . A partir de ce nombre, les cytotypes pourraient découler d'une fixation végétative de phénomènes de mixoploïdie. Seuls les cytotypes 8x seraient directement obtenus par doublement des 4x. Cette approche suggère que les cytotypes 2x et 3x pourraient aussi avoir suivi ce processus et s'avérer alors dérivés : hypothèse à tester !

CUSIMANO N. & al., *Annals Bot.* **109** : 681-692, 2012 | LANDOLT E. & URBANSKA-WORYTKIEWICZ K., *Veröffentlichungen Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* **70** : 205-247, 1980 | PETERSEN G., *Nordic J. Bot.* **9**(2) : 119-166, 1989 | SOUSA A. & RENNER S.S., *Bot. J. Linnean Soc.* **177** : 15-26, 2015 | URBANSKA-WORYTKIEWICZ K., *Veröffentlichungen Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel* **70** : 30-101, 1980 | WANG W. & al., *J. Bot.* ID 570319 : 9 p., 2011 | WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **13** : 79-88, 1970 | *Arum* : nombre de base  $x=14$  (dérivé par dysploïdie de  $x=15$ ) | BEDALOV M. & al., *Acta Bot. Yunnanica*.1998, Suppl. **10** : 71-75, 1998 | BEDALOV M. & al. in STACE C.A., *IOPB Newsletter* **34** : 18-22, 2002 | BEDALOV M. & KUPFER P., *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* **128** : 43-70, 2005 | BEURET E., *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* **94** : 29-36, 1971 | CHARTIER M. & al., *Oecologia* **180** : 439-451, 2016 | D'EMERICO S. & al., *Caryologia* **46**(2-3) : 161-170, 1993 | FRIDLINDER A., *J. Bot. Soc. bot. France* **11** : 29-43, 1999 | TURCO A. & al., *Comparative Cytogenetics* **8**(1) : 71-80, 2014.

*A. italicum* – Espèce hexaploïde ( $2n=84$ ).

*A. maculatum* – Espèce tétraploïde ( $2n=56$ ). Les populations pentaploïdes éventuelles à  $2n=70$  doivent correspondre à des hybrides entre ces deux espèces. L'origine de ces espèces polyploïdes reste à déterminer. Les auteurs ne sont pas d'accord sur le génome d'*A. maculatum* qui pour certains fonctionne comme un taxon allotétraploïde, mais serait autotétraploïde pour d'autres : le premier cas nous paraît plus vraisemblable car les deux espèces régionales ne sont pas liées à un groupe monophylétique dans les phylogénies moléculaires ; diverses espèces diploïdes peuvent avoir participé à leur formation, comme *A. byzantinum* Blume, *A. cylindraceum* Gasp., *A. orientale* M. Bieb. et d'autres diploïdes.

### *Lemna*

Nombre de base  $x=10$  (tous les niveaux de 2x à 8x). Les variations du nombre de chromosome (aneuploïdes et autopolyploïdes) peuvent s'observer entre populations, au sein d'une même population

(entretenues par la multiplication végétative), mais aussi entre cellules d'un seul individu ! Ce phénomène peut concerner un seul génome (endomitoses sélectives ?) : cellules à  $2n=40$ , ou à  $2n=50$  ! Pour l'instant, en Bassin parisien, seul le niveau tétraploïde a été vérifié pour quatre des espèces présentes.

URBANSKA-WORYTKIEWICZ K., *Aquatic Bot.* **1** : 377-394, 1975.

*L. gibba* – Espèce présentant divers cytotypes : 4x-5x-6x-7x-8x, souvent tétraploïde ( $2n=40$ , rarement aneuploïde). Seul ce cytotype 4x a été trouvé en France : mais quelques populations 5x notées en Europe occidentale.

*L. minor* – Espèce présentant divers cytotypes : 2x-3x-4x-5x-6x-8x(-12x), souvent tétraploïde ( $2n=40$ , parfois 42). Seul ce cytotype 4x a été trouvé en Europe occidentale (vérifié en Île-de-France).

*L. minuta* – Espèce signalée tétraploïde en Europe ( $2n=40$ ).

*L. trisulca* – Espèce présentant divers cytotypes : 2x-4x-6x-8x, souvent tétraploïde ( $2n=40$ ). Seul ce cytotype 4x a été trouvé en Europe occidentale (vérifié en Île-de-France, à Hermé). Les rares mentions diploïdes pourraient représenter des réversions dérivées des 4x et non des diploïdes originels.

*L. turionifera* – espèce nouvellement signalée (statut N° : sténonaturalisée) chez laquelle divers cytotypes existent (4x-5x-8x) sans qu'il soit possible de préciser la valence des populations introduites. La première mention de cette espèce en France date de 1992, en Alsace ; elle est depuis devenue fréquente en Lorraine : sa migration se poursuit donc rapidement !

### *Spirodela*

Nombre de base  $x=10$  (2x à 5x).

*S. polyrhiza* – Espèce 3x ou 4x (rarement 5x), en général tétraploïde ( $2n=40$ ) ; seul le cytotype tétraploïde a été trouvé en Europe occidentale.

CAO H.X. & al., *New Phytologist* **209**(1) : 354-363, 2016 | WANG W. & al., *Nature Communications* **5**(3311) : 13p., 2014.

### *Wolffia*

Nombre de base  $x=10$ , avec divers cytotypes allant de 2x à 8x (mais seule *W. australiana* (Bentham) Den Hartog & Van der Plas aurait  $2n=20$  !).

CRAWFORD D.J. & LANDOLT E., *Plant Syst. Evol.* **197** : 59-69, 1995.

*W. arrhiza* – Espèce présentant tous les cytotypes depuis 3x jusqu'à 8x, mais possédant le plus souvent  $2n=40-50$  chromosomes. Les cytotypes semblent cependant moins stables que chez les autres lentilles : 6x en Yougoslavie, 7x aux Pays-Bas, 8x au Portugal.

Les seuls comptages faits en France font mention d'un niveau tétraploïde (aneuploïdes à  $2n=42-44-46$ ).

LAWALREE A., *La Cellule* **49** : 335-382 (372-374 et planche 8), 1943.

## ASPARAGACEAE (incluses les RUSCACEES)

Si l'on considère le nombre  $x=10$  comme basal, s'en est suivi un doublement donnant  $x'=20$  (paléotétraploïdes), suivi par une dysploïdie donnant  $x'=19$  des Convallariées. À partir de ce nouveau nombre de base, une dysploïdie globalement descendante conduit à  $x=18-16-15-14-13-11-10-9$  (les nombres 9 à 15 correspondant au genre *Polygonatum*). Mais en fait, il est fort probable que cette série n'ait pas évolué régulièrement, car le genre *Polygonatum* pourrait dériver directement de  $x=10$  qui serait réapparu brutalement (dihaploïdie ?). Au sens où nous avons défini cette famille dans la Flore d'Île-de-France, le genre *Asparagus* est proche de la souche et possède effectivement  $x=10$ . La famille la plus proche est alors celle des Laxmanniacées dont le nombre s'avère très proche puisque plusieurs genres ont pour base  $x=11$  ; d'autre part on y observe le même phénomène de paléopolyploïdie donnant  $x'=19$  pour le genre *Cordylone* R. Br. voisin de la souche de cette famille, et sans doute dérivé de  $x=10$ .

KIM J.-H. & al., *Annals Bot.* **106** : 775-790, 2010 | THERMAN E., *American J. Bot.* **43**(2) : 134-142, 1956.

### *Asparagus*

Genre basé sur  $x=10$  ( $2x$  à  $6x$ ).

*A. officinalis* – La sous-espèce type est diploïde ( $2n=20$ ).

BOZZINI A., *Caryologia* **12**(2) : 199-264, 1959 | FLORY W.S., *Genetics* **17** : 432-458, 1932 | MORENO R. & al., *Annals Applied Biol.* **153**(2) : 233-241, 2008 | OZAKI Y. & al., *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.*, **43**(1-2) : 83-88, 1998 | RUDALL P.J. & al., *Plant Systematics Evol.* **211** : 181-199, 1998 | STAJNER N. & al., *Plant Science* **162** : 931-937, 2002.

Cette espèce originaire du Caucase a été partout disséminée par la culture. Certains cultivars sont  $3x$  ou  $4x$  ; leur origine pourrait varier, soit autopolyploïde, soit allopolyloïde après hybridation ancienne avec des espèces voisines comme *A. maritimus* (L.) Miller. Le long du littoral atlantique français, en situation d'arrière-dunes, cette espèce est représentée par une sous-espèce prostrée et tétraploïde : subsp. *prostratus* (Dumort.) Corbière.

### *Convallaria majalis*

Espèce diploïde, basée sur  $x'=19$  ( $2n=38$ ), nombre considéré comme ancestral dans la tribu des Convallariées. Comme pour de nombreuses plantes cultivées, des cultivars tétraploïdes ont été créés artificiellement, afin d'augmenter la taille des feuilles et surtout des fleurs.

PONERT J., *Feddes Repertorium* **86**(9-10) : 543-558, 1975 | TRELA-SAWICKA Z., *Acta Biol. Cracoviensia* **23** : 19-23, 1981 | YAMASHITA J. & TAMURA M.N., *J. Plant Res.* **117** : 363-370, 2004.

### *Maianthemum*

Genre basé sur  $x'=18$ , la plupart des espèces du genre étant diploïdes ( $2n=36$ ).

*M. bifolium* – Espèce en général diploïde ( $2n=36$ ). Rares mentions polyploïdes douteuses (endopolyploïdie ?).

MENG Y. & al., *J. Plant Res.* **118** : 155-162, 2005.

### *Polygonatum*

Nombre de base très variable, se scindant en deux groupes, l'un à nombre  $x=9-10-11$ , l'autre à nombre  $x=13-14-15$ . Le deuxième groupe ayant un caryogramme plus spécialisé, il a sans doute dérivé du premier par dysploïdie ascendante. Le nombre originel du genre serait alors  $x=10$ . Les deux espèces locales font partie du premier groupe, dans lequel le nombre 9 est dérivé par dysploïdie de 10.

BALTISBERGER M. & al., *Botanica Helvetica* **112**(2) : 91-101, 2002 | NOWAKOWSKA T. & ZEGLIĆKA B., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **15** : 77-86, 1972 | SULEK E., *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* **20** : 25-32, 1977 | TAMURA M.N. & al., *Feddes Repert.* **108**(3-4) : 159-168, 1997 | THERMAN E., *Hereditas* **39** : 277-288, 1953.

Toutes les populations d'Europe occidentale semblent homogènes. En revanche, différents nombres ont été signalés plus à l'est : leur signification reste pour l'instant inexpliquée (*P. multiflorum* avec  $2n$  variant de 18 à 30)

*P. odoratum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=20$ ).

*P. multiflorum* – Espèce diploïde, basée sur  $x=9$  ( $2n=18$ ).

Ces deux espèces peuvent s'hybrider : l'hybride a en général 19 chromosomes, mais devient parfois triploïde.

### *Ruscus aculeatus*

Espèce basée sur  $x'=20$ , diploïde ( $2n=40$ ).

MARTINOLI G., *Caryologia* **4**(1) : 86-97, 1951.

Il est difficile d'affirmer si ce nombre a persisté à partir du doublement originel de  $x=10$  (*Asparagus*), ou s'il est revenu au nombre ancestral du phylum paléopolyploïde par dysploïdie ascendante à partir de  $x'=19$  de la tribu des Convallariées.

## BUTOMACEAE

BAILEY J.P. & PRESTON C.D., *New J. of Botany* **1**(1) : 28-32 ; 2011 | HROUDOVA Z. & ZAKRAVSKY P., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, **28** : 425-435, 1993 | KRAHULCOVA A. & JAROLIMOVA V., *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, **28**(4) : 385-411, 1993 | PANDITA T.K. & MEHRA P.N., *Cytologia* **49** : 305-312, 1984.

### *Butomus umbellatus*

Nombre de base de  $x=13$ . Cette espèce présente deux cytotypes : un diploïde ( $2n=26$ ) qui investit plus dans la reproduction sexuée, et un triploïde ( $2n=39$ ) qui investit surtout dans la multiplication végétative (auto-incompatible). Le comportement clonal de cette espèce favorise souvent le cytotype triploïde. Nous ne connaissons pas la répartition de ces cytotypes en France ( $2x$  présent en Sologne).

## COLCHICACEAE

Famille présentant une extraordinaire gamme de nombres de chromosomes, allant même au sein du genre *Colchicum*, de  $2n=14$  à  $2n=216$  (chez *C. corsicum* Baker). Si l'on écarte le genre *Burchardia* R. Br., peut-être dérivé ( $x'=24 : 3x8$ , ou  $2x12$ ), les genres les plus ancestraux semblent basés sur  $x=7$ . On note ensuite un passage brutal à  $x=11$  qui se maintient jusqu'à la base du genre *Colchicum*. Au sein de ce genre, on observe une dysploïdie descendante qui conduit à 10 puis 9, compliquée par diverses dysploïdies secondaires et polyploïdies aboutissant à une diversité considérable des nombres. La famille voisine des Alstroemériacées ne donne pas plus d'éléments ( $x=8-9-10$ ), et n'exclut pas que le nombre 12 puisse caractériser *Burchardia* ainsi que la souche de la famille ;  $x=7$  serait alors dérivé.

CHACON J. & al., *Systematic Botany* **39**(2) : 415-427, 2014 | FEINBRUN N., *Evolution* **12**(2) : 173-188, 1958 | FRIDLINDER A. & al., *Plant Cell Reports* **21** : 347-352, 2002 | PERSSON K., in MARHOLD K. *Taxon* **58**(1) : 181-183 (E3-E10), 2009.

### *Colchicum autumnale*

Espèce basée sur  $x=9$ , tétraploïde avec des aneuploïdes ( $2n=34$  à 38).

D'AMATO F., *Caryologia* **7**(2) : 292-349, 1955 | PERRENOUD R. & FAVARGER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **94** : 21-27, 1971.

## CYPERACEAE

Le nombre de chromosomes varie considérablement dans cette famille, avec un nombre haploïde allant de 2 à 114 : le plus souvent compris entre 5 et 44. En France le nombre le plus bas,  $2n=10$ , s'observe chez *Eleocharis ovata* (présent en Île-de-France), ou *Fimbristylis bisumbellata* (Forssk.) Bubani maintenant disparue ; le nombre le plus élevé,  $2n=136$ , appartient à *Eleocharis quinqueflora*. Cette variabilité paraît souvent continue car la plupart des genres de cette famille possèdent, en commun avec les Joncacées, des chromosomes holocentriques (à centromères délocalisés). Ainsi, les soudures et scissions des chromosomes s'effectuent fréquemment (symploïdie et agmatoploïdie), aboutissant à une instabilité du nombre chez certains

taxons ; divers auteurs font aussi intervenir une véritable aneuploïdie, mais la part des duplications partielles reste difficile à estimer. Des mesures précises de la longueur des chromosomes ou de la quantité d'ADN permettent de distinguer l'agmatoploïdie d'une véritable aneuploïdie ou d'une polyploïdie ; ce dernier phénomène a un poids variable suivant les groupes de Cypéracées, mais semble souvent freiné par l'agmatoploïdie (voir au genre *Carex*). Faute de chiffres précis, nous utiliserons le terme aneuploïdie au sens large proposé dans l'introduction. Dans ce contexte, la détermination d'un nombre de base originel devient impossible. Certains genres possèdent des nombres bas et présentent une répartition rythmée compatible avec des séries euploïdes : *Eleocharis*, *Rhynchospora*. D'autres genres montrent un ensemble plus flou, mais préservant deux pics simulant deux niveaux  $2x$  et  $4x$  : *Bolboschoenus*, *Schoenoplectus*. Certains ont à l'inverse des nombres très variés, suivant une gamme presque continue : *Carex*, *Cyperus*. De nombreuses études sont nécessaires pour expliquer ces divers schémas et confirmer les rares cas de véritable polyploïdie. Seule la tribu des Hypolytrées aurait des chromosomes normaux, et représenterait le groupe le plus archaïque ; malheureusement très peu de comptages permettent de se faire une idée de l'évolution chromosomique dans cette souche. Dans les groupes de base, le nombre  $x=13-15$  revient souvent. Il pourrait d'ailleurs expliquer le nombre le plus fréquent des *Carex*,  $x'=30$ , après duplication !

DAVIES E.W., *Watsonia* **3** : 242-243, 1956 | LÖVE A. & LÖVE D., in LÖVE A., *Taxon* **30**(4) : 845-849, 1981 | PIGNOTTI L., *Webbia* **58**(2) : 281-400, 2003 | STOEVA M.P., *Fitologija* **33** : 65 et **43** : 77-78, 1987 et 1992 | STOEVA M.P., in KAMARI G. & al., *Flora Medit.* **10** : 423-430, 2000 | ROALSON E.H., *Botanical Review* **74**(2) : 209-393, 2008.

### *Blysmus compressus*

Espèce basée sur  $x'=22$ , diploïde ( $2n=44$ ) ; aneuploïdes à  $2n=40-46$ .

Des comptages tétraploïdes ont été effectués en Europe centrale et au Pamir : à confirmer, mais sans doute accidentels.

### *Bolboschoenus*

Nombres de base variant de 25 à 58, suggérant deux niveaux de ploïdie.

*B. maritimus* – Espèce sans doute centrée sur  $x'=27$ . Des nombres très variés ont été signalés chez cette espèce (de  $2n=40$  à  $2n=116$  dans la littérature) ; il vaut mieux évacuer certaines données douteuses ou même erronées. Cependant, une variabilité liée aux centromères délocalisés existe certainement. On peut raisonnablement considérer deux groupes de cytotypes, certains que nous admettrons comme diploïdes (la plupart compris entre  $2n=50$  et 60) et d'autres tétraploïdes (la plupart compris entre 104 et 112). Les populations « diploïdes » paraissent rares,

au point de mériter une confirmation : surtout Europe de l'Est, jusqu'en Sibérie orientale. Parmi les « tétraploïdes », une grande majorité comptent  $2n=104-108-110$  chromosomes. Les nombres tournant autour de 80, signalés par certains auteurs, pourraient alors correspondre à des populations triploïdes d'origine hybride. En Europe centrale, les deux nombres 108-110 existent chez les différentes sous-espèces (traitées récemment en espèces, ce qui nous paraît excessif) ; la sous-espèce *cymosus* aurait plus souvent  $2n=108$ , alors que la sous-espèce *yagara* présenterait  $2n=110$  (les difficultés de comptage rendent cette différence on ne peut plus minime).

HROUDOVA Z. & al., *Polish Bot. Journal* **50**(2) : 117-137, 2005 | HROUDOVA Z. & al., *Neilreichia* **4** : 51-73, 2006 | JAROLIMOVA V. & HROUDOVA Z., *Folia Geobotanica* **33**(4) : 415-428, 1998.

### Carex

Nombres de base très variables, presque en continu jusqu'à 60 (optimum vers  $x'=30$ ). Ce genre se distingue par de petits chromosomes présentant une délocalisation de l'activité du centromère. Ce phénomène explique l'instabilité du nombre de chromosomes dans tout le genre *Carex*, en particulier par la formation de nombreux individus aneuploïdes parfois dominants. Ces centromères délocalisés facilitent l'agmatoploïdie ; le nombre de chromosomes change brutalement par des phénomènes de soudure ou fission, sans modification notable de la quantité d'ADN. La polyploïdie semble freinée par ce phénomène : très peu de cas confirmés (sans doute *C. buxbaumii*, *C. flacca*, *C. hirta*).

NISHIKAWA K. & al., *Japon. J. Genetics* **59**, 465-472, 1984.

Les cytotaxonomistes ne s'expliquent pas pourquoi la variabilité aneuploïde touche particulièrement le genre *Carex*, alors que les autres genres de Cypéracées possèdent également des chromosomes holocentriques. Bien que certaines espèces possèdent un petit nombre de chromosomes, il semble que l'ancêtre des *Carex* en possède un nombre assez élevé ; *C. pilulifera* avec  $2n=18$ , appartient à une branche évoluée ! Les nombres de base des espèces plus archaïques se situent surtout entre 30 et 60 (-80). Malheureusement, agmatoploïdie et aneuploïdie masquent complètement les nombres originels ; le nombre de base pourrait correspondre au pic de fréquence 28-30.

FAULKNER J.S., *Bot. J. Linnean Soc.* **65** : 271-301, 1972 | HIPP A.L. & al., *Bot. Review* **75** : 96-109, 2009 | LIPNEROVA I. & al., *Annals Bot.* **111**(1) : 79-94, 2013 | LUCENO M. & GUERRA M., *Caryologia* **49**(3-4) : 301-309, 1996 | ROALSON E.H. & al., *Systematic Botany* **26**(2) : 318-341, 2001.

Dans la liste qui suit, nous avons indiqué la gamme de variabilité des aneuploïdes, en centrant chaque taxon sur le nombre le plus fréquent. Nous avons parfois souligné un nombre secondaire qui peut être dominant dans certaines régions.

DAVIES E.W., *Hereditas* **42** : 349-365, 1956 | ESCUDERO M. & al., *Organisms Diversity Evol.* **7** : 271-291, 2008 | ESCUDERO M. & LUCENO M., *Plant Systematics Evol.* **279** : 163-189, 2009 | ESCUDERO M. & al., *Molecular Phylogenetics*

*Evol.* **57** : 353-363, 2010 | HENDRICH M. & al., *Plant Systematics Evol.* **246** : 89-107 et 109-125, 2004 | KJELLQVIST E. & LÖVE A., *Botaniska Notiser* **116**(2) : 241-248, 1963 | LUCENO M., *Willdenowia* **22**(1-2) : 149-165, 1992 | LUCENO M. & CASTROVIEJO S., *Bot. J. Linnean Soc.* **112**(4) : 335-350, 1993 | LUCENO M., *Canadian J. Bot.* **72**(5) : 587-596, 1994 | ROTREKLOVA O. & al., *Preslia* **83** : 25-58, 2011 | SHEPHERD G.J., Thèse (Univ. Edinburgh) : 209 p., 1975.

*C. acuta* – Espèce centrée sur  $x'=42$  ( $2n=84$ ) ; nombreux individus aneuploïdes à  $2n=82-83-85-86$ . Cette espèce appartient à la Sect. *Phacocystis* (= *Acutae*) qui présente des nombres de base variant de  $x'=25$  à 42 : comprend aussi *C. elata* et *C. nigra* ci-après.

FAULKNER J.S., *Bot. J. Linnean Soc.* **65** : 271-301, 1972 | FAULKNER J.S., *Bot. J. Linnean Soc.* **67**(3) : 233-253, 1973 | JIMENEZ-MEJIAS P. & al., *American J. Bot.* **98**(11) : 1855-1867, 2011 | LUCENO M. & AEDO C., *Bot. J. Linnean Soc.* **114** : 183-214, 1994 | STOEVA M. & al., *Phytologia Balcanica* **11**(1) : 45-62, 2005.

*C. acutiformis* –  $2n=38$  ou 78 ? Il est étonnant que cette espèce très commune n'ait pas bénéficié de plus de comptages. Le cytotype le plus reconnu possède  $2n=78$ . Cependant, plusieurs comptages à  $2n=38$  ont été signalés (Europe centrale, Royaume-Uni), suggérant deux niveaux de ploïdie. Etant donnée la répartition des nombres dans ce genre,  $2n=78$ , bien que très élevé, rentre mieux dans la norme ;  $2n=38$  correspondrait alors à des populations polyhaploïdes formées par symploïdie : à rechercher et à étudier !

*C. appropinquata* –  $2n=64$ . Les deux espèces voisines, *C. diandra* et *C. paniculata*, sont centrées sur  $x'=30$ . Les comptages sur *C. appropinquata* sont trop peu nombreux pour estimer un nombre dominant, ou pour y discerner une différenciation par rapport à ses deux cousines.

*C. arenaria* – Espèce centrée sur  $x'=29$  ( $2n=58$ ) ; aneuploïdes à  $2n=56-60-64$ .

*C. bohémica* –  $2n=?$  80. Les rares comptages disponibles sur l'Europe indiquent  $2n=80$ . Divers comptages à  $2n=60-64$  concernent tous des populations de Russie orientale ; y a-t-il plusieurs sous-espèces ? Des études complémentaires sont nécessaires pour vérifier si le taxon occidental serait polyploïde.

*C. buxbaumii* – Complexe très variable à traiter de façon synthétique ! Le type (subsp. *buxbaumii*) est centré, comme le taxon arctique voisin « *C. adelostoma* Krecz. », sur  $x'=50$  ( $2n=100$ ) ; aneuploïdes jusqu'à  $2n=106$ . Ce nombre pourrait être polyploïde car les espèces alpines du « groupe *atrata* » ont  $2n=52-54$  !

Par contre, la sous-espèce *hartmanii*, au bord de l'extinction en Île-de-France, posséderait  $2n=68$ , nombre intermédiaire à confirmer. Cependant, malgré la différence de nombre par rapport à *C. atrata*, et contrairement à la vraie polyploïdie du type, la taille des chromosomes est similaire à celle du « groupe *atrata* », ce qui suggère une évolution par fission des chromosomes !

*C. canescens* – Espèce centrée sur  $x'=28$  ( $2n=56$ ) ; aneuploïdes à  $2n=52-53-54-57-58-62$ .

TOIVONEN H., *Annales Bot. Fennici* **17** : 91-123, 1980.

*C. caryophyllea* – Espèce variable, centrée sur  $x'=31-32-33-34$  suivant les pays et les régions ( $2n=62$  à  $69$ ).

LUCENO M., *Cytologia* **58** : 321-330, 1993 | STOEVA M.P. & POPOVA E.D., *Fitologiya (Bulgaria)* **38** : 4-58, 1990.

*C. cuprina* : voir à *C. otrubae*.

*C. davalliana* – Espèce basée sur  $x'=23$  ( $2n=46$ ). Cette espèce possède un nombre différent de l'espèce proche *C. dioica* à  $2n=52$  ;  $x'=23$  pourrait en dériver par soudure de petits chromosomes, car le caryotype de *davalliana* montre une paire très grande absente de *dioica*. Indépendamment de cette paire géante, *C. davalliana* et les espèces dioïques voisines possèdent des chromosomes nettement plus grands que ceux des autres *Carex*.

*C. depauperata* – Espèce basée sur  $x'=22$  ( $2n=44$ ).

*C. diandra* – Espèce centrée sur  $x'=30$  ( $2n=60$ ) ; aneuploïdes à  $2n=50-54-58$ .

*C. digitata* – Espèce centrée sur  $x'=26$  ( $2n=52$ ) ; aneuploïdes à  $2n=48-50-51-54-56$ . Comme pour *C. caryophyllea*, le cytotype dominant varie suivant les pays et les régions. Cette variabilité pourrait découler d'un début de spéciation encore à étudier (écotypes ou sous-espèces ?).

STOEVA M.P. & POPOVA E.D., *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* **26**(4) : 379-395, 1991.

*C. dioica* – Espèce basée sur  $x'=26$  ( $2n=52$ ) ; aneuploïdes à  $2n=50$ .

*C. distans* – Espèce centrée sur  $x'=35$  ( $2n=70$ ) ; aneuploïdes à  $2n=68-69-71-72-73-74-75$ . La fréquence du cytotype à  $2n=74$  dépasse localement celle du cytotype  $2n=70$ . Cependant  $2n=70$  pourrait prévaloir si l'on considère  $2n=68$  comme ancestral dans la Section *Spirostachyae*.

LUCENO M. & al., *Anales Jardin Bot. Madrid* **44**(2) : 429-437, 1987.

*C. disticha* – Espèce centrée sur  $x'=31$  ( $2n=62$ ) ; aneuploïdes à  $2n=60-61-63-64-65$ .

*C. divisa* – Espèce centrée sur  $x'=30$  ( $2n=60$ ) ; aneuploïdes à  $2n=58-62$ .

*C. divulsa* (groupe) – nombres variant de  $2n=50$  à  $2n=60$ , centré sur  $2n=58$ . Groupe à réétudier en se basant sur le découpage analytique (excessif !) proposé par certains auteurs.

HARTVIG P., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 127-138, 1986.

*C. divulsa* – Espèce très variable, centrée sur  $x'=29$  ( $2n=58$ ) : nombre valable aussi pour la subsp. *leersii* ; aneuploïdes à  $2n=54-55-56-57-59$ .

*C. muricata* – Espèce très variable : d'après HARTVIG, la subsp. *lamprocarpa* aurait en général  $2n=52$ , se différenciant du type à  $2n=58$ . Cependant, l'aneuploïdie floute ce hiatus :  $2n$  variant de  $50$  à  $58$  chez *lamprocarpa*. En fait,

compte tenu de tous les comptages, aucune différenciation n'est envisageable entre les taxons.

*C. spicata* – Espèce basée sur  $x'=29$  ( $2n=58$ ) ; aneuploïdes à  $2n=52-54-60$ .

STOEVA M. & POPOVA E., *Bocconea* **5** : 787-796, 1997.

*C. echinata* – Espèce centrée sur  $x'=29$  ( $2n=58$ ) ; aneuploïdes à  $2n=50-52-56$ .

*C. elata* – Espèce centrée sur  $x'=38$  ( $2n=76$ ) ; aneuploïdes à  $2n=72-73-74-75-77-78$ . Dans ce groupe complexe, le cytotype à  $2n=74$  peut parfois correspondre à des taxons différant du type ; par exemple, la sous-espèce *reuteriana* (Boiss.) Luceno & Aedo d'Espagne est centrée sur ce nombre.

JIMENEZ-MEJIAS P. & al., *American J. Bot.* **98**(11) : 1855-1867, 2011.

*C. elongata* – Espèce basée sur  $x'=28$  ( $2n=56$ ).

*C. ericetorum* – Espèce basée sur  $x'=15$  ( $2n=30$ ).

FEARN G.M., *Watsonia* **11**(2) : 142-143, 1976.

*C. flacca* – Espèce basée sur  $x'=38$  ( $2n=76$ ), ou  $x'=19$ . Dans ce complexe, on peut considérer 3 niveaux de ploïdie. Les populations diploïdes à  $2n=38$  méritent une confirmation ; elles seraient relictuelles : répartition à préciser (signalées en Slovaquie). Il pourrait aussi s'agir de populations polyhaploïdes dérivées ! La plupart des populations correspondent, sur cette base, à des plantes tétraploïdes ( $2n=76$  ; aneuploïdes jusqu'à  $80$ ) ; il s'agit alors de la subsp. *flacca* présente en Île-de-France. Les populations hexaploïdes ( $2n=108-114$ ) ont une répartition plus méridionale : subsp. *serrulata* (Biv.) Greuter ; des nombres intermédiaires pourraient représenter des populations pentaploïdes, maintenues par multiplication végétative (hybrides ?).

*C. flava* (groupe) – nombres variant de  $2n=56$  à  $2n=72$ . Deux espèces très proches ont été retenues dans ce groupe. Sur une base purement morphologique, on observe un continuum, les hiatus étant obscurcis par des hybridations. SCHMID a cependant montré qu'en Suisse les nombres chromosomiques étaient différents :  $2n=60(56-62)$  pour *C. flava*,  $2n=68-70-72$  pour *C. viridula*. Les nombres intermédiaires correspondent à des hybrides ou à une introgression de *viridula* vers *flava*. A l'intérieur de *C. viridula*, les sous-espèces semblent présenter une fréquence corrélée des nombres de chromosomes : nombre tendant à augmenter quand la compétitivité diminue et quand la niche écologique se rétrécit ( $x'=34$  pour subsp. *brachyrrhyncha*,  $x'=35$  dominant pour les autres :  $x'=34-35$  pour subsp. *oedocarpa*,  $x'=34-36$  pour subsp. *viridula*).

CRINS W.J. & BALL P.W., *Brittonia* **40**(1) : 38-47, 1988 | CRINS W.J. & BALL P.W., *Canadian J. Bot.* **67** : 1048-1065, 1989 | DAVIES E.W., *Watsonia* **3** : 129-137, 1955 | HALKKA L. & al., *Nordic J. Bot.* **12** : 651-655, 1992 | JIMENEZ-MEJIAS P. & al., *Systematic Bot.* **37**(2) : 382-398, 2012 | SCHMID B., *Feddes Repert.* **93**(1-2) : 23-59, 198 | SCHMID B., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 113-

*C. halleriana* – Espèce centrée sur  $x'=26$  ( $2n=52$ ) ; aneuploïdes à  $2n=50-54-56$ .

*C. hirta* – Espèce centrée sur  $x'=56$  ( $2n=112$ ) ; aneuploïdes à  $2n=111$  à  $114$ . Ces nombres correspondent au double de ceux trouvés chez *C. lasiocarpa*, et traduisent donc une polyploidie assez récente. Il faudrait cependant comparer la quantité d'ADN entre ces deux espèces, car il pourrait s'agir d'une agmatoploidie complète du génome (tous les chromosomes se scindent alors en deux) ; cette hypothèse semble privilégiée par LIPNEROVA & al. qui mesurent la même taille totale des chromosomes chez ces deux espèces.

*C. hordeistichos* – Espèce centrée sur  $x'=28$  ( $2n=56$ ) ; aneuploïdes à  $2n=54-55-57-58-59-60$ .

*C. hostiana* – Espèce basée sur  $x'=28$  ( $2n=56$ ), très proche du groupe « *flava* » ci-dessus, avec lequel elle s'hybride.

*C. humilis* – Espèce basée sur  $x'=18$  ( $2n=36$ ) ; aneuploïdes à  $2n=35-38$ . En Extrême-Orient, le type européen est remplacé par un taxon tétraploïde ( $2n=72$ ) : la sous-espèce *lanceolata*.

STOEVA M.P. & POPOVA E.D., *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 26(4) : 379-395, 1991.

*C. laevigata* – Espèce centrée sur  $x'=36$  ( $2n=72$ ) avec des populations plus ou moins aneuploïdes présentant une variation de  $2n=69$  à  $2n=84$  (surtout  $72-74-76$ ). Les populations à  $2n=72$  (nombre vraisemblablement ancestral) semblent dominer dans le N de l'aire ; mais le barycentre se déplace vers des nombres plus élevés vers le sud.

ESCUADERO M. & al., *Perspectives Plant Ecol., Evol. Syst.* 15 : 118-129, 2013 | LUCENO M. & CASTROVIEJO S., *Plant Systematics Evol.* 177 : 149-159, 1991.

*C. lasiocarpa* – Espèce basée sur  $x'=38$  ( $2n=56$ ). En dehors de ce nombre assez stable, des populations à nombre beaucoup plus élevé ont été trouvées localement. Ainsi LUCENO a compté en Espagne  $2n=78$  à  $85$  ; il a donc interprété cette population comme triploïde. En Amérique du Nord, la var. *americana* Fernald peut aussi compter  $2n=56$ . Mais, au Québec, ont été trouvées des populations à  $2n=76-(77)$  ; le même phénomène se produit aussi là-bas. Or, les auteurs canadiens ont noté 38 bivalents à la méiose ; on aurait donc plutôt affaire à une agmatopolyploidie, plutôt qu'à une vraie triploïdie.

McCLINTOCK K.A. & WATERWAY M.J., *American J. Bot.* 81(2) : 224-231, 1994.

*C. liparocarpos* – Espèce basée sur  $x'=19$  ( $2n=38$ ).

*C. mairei* – Espèce centrée sur  $x'=34$  ( $2n=68$ ) ; aneuploïdes à  $2n=69-70$ . Ce nombre pourrait avoir dérivé de  $2n=72$  de *C. helodes* Link (plus archaïque).

*C. montana* – Espèce basée sur  $x'=19$  ( $2n=38$ ).

*C. muricata* : voir *C. divulsa*.

*C. nigra* – Espèce centrée sur  $x'=42$  ( $2n=84$ ) ; aneuploïdes à  $2n=80-81-82-83-85-86-88$  ; individus triploïdes accidentels.

CAYOUILLE J. & MORISSET P., *Cytologia* 51 : 857-883, 1986.

*C. otrubae* Podp. (= *C. cuprina* auct.) – Espèce basée sur  $x'=30$  ( $2n=60$ ) ; aneuploïdes à  $2n=58-62-64$ . Ce taxon pourrait très bien n'être conçu que comme une sous-espèce de *C. vulpina*. Le nom de *C. otrubae* a récemment été réabilité !

KOOPMAN J., *Willdenowia* 45 : 97-101, 2015.

*C. ovalis* – Espèce centrée sur  $x'=32$  ( $2n=64$ ) ; aneuploïdes à  $2n=60-62-66-68-72-73-74-76$ . Cependant, les nombres élevés ( $72$  à  $76$ ) ne concernent que les populations ibéro-marocaines.

HIPP A.L. & al., *Aliso* 23(1) : 193-203, 2007 | HIPP A.L. & al., *Evolution* 61(9) : 2175-2194, 2007.

*C. pallescens* – Espèce centrée sur  $x'=32$  ( $2n=64$ ) ; aneuploïdes à  $2n=58-62-66$ .

*C. panicea* – Espèce basée sur  $x'=16$  ( $2n=32$ ).

*C. paniculata* – Espèce centrée sur  $x'=30$  ( $2n=60$ ) ; aneuploïdes à  $2n=62-64$ .

LUCENO M. & CASTROVIEJO S., in *Homenaje P. MONTERRAT* : 239-251, 1988.

*C. pendula* – Espèce centrée sur  $x'=29$  ( $2n=58$ ) ; aneuploïdes à  $2n=60-62$ .

*C. pilulifera* – Espèce basée sur  $x=9$ , diploïde ( $2n=18$ ).

*C. praecox* – Espèce centrée sur  $x'=29$  ( $2n=58$ ) ; aneuploïdes à  $2n=48$  à  $56$ . Ce nombre est partagé avec *C. ligerica* dont la présence en Île-de-France n'est pas certifiée.

*C. pseudocyperus* – Espèce basée sur  $x'=33$  ( $2n=66$ ).

*C. pulicaris* – Espèce centrée sur  $x'=30$  ( $2n=60$ ) ; aneuploïdes à  $2n=58$ .

*C. remota* – Espèce basée sur  $x'=31$  ( $2n=62$ ) ; rares aneuploïdes à  $2n=60$ .

*C. riparia* – Espèce basée sur  $x'=36$  ( $2n=72$ ) ; aneuploïdes à confirmer.

*C. rostrata* – Espèce souvent centrée sur  $x'=38$  ( $2n=76$ ). Les nombres très variables vont de  $2n=58$  à  $2n=76$  (jusqu'à  $82$  en Amérique du Nord : var. *utriculata* (Boott) Bailey). Les nombres dominants seraient  $60-70-76$ , spectre trop large pour approcher un nombre préférentiel. Il serait intéressant de confronter la forte variabilité de cette espèce dans le domaine boréal avec ce large spectre des nombres de chromosomes, afin d'éclaircir un traitement infraspécifique très confus suivant les auteurs. Les comptages géographiquement les plus proches correspondent à  $2n=76$ .

*C. spicata* : voir *C. divulsa*.

*C. strigosa* – Espèce basée sur  $x'=33$  ( $2n=66$ ).

*C. sylvatica* – Espèce basée sur  $x'=29$  ( $2n=58$ ).

*C. tomentosa* – Espèce basée sur  $x'=24$  ( $2n=48$ ).

*C. umbrosa* – Espèce centrée sur  $x'=31$  ( $2n=62$ ) ; aneuploïdes à  $2n=66-67$ . Le nombre dominant pourrait varier suivant un gradient :  $2n=62$  en Europe centrale,  $2n=66$  en péninsule ibérique (à confirmer).

LUCENO M., *Cytologia* **58** : 321-330, 1993.

*C. vesicaria* – Espèce centrée sur  $x'=41$  ( $2n=82$ ) ; aneuploïdes à  $2n=70$  à  $88$ . La gamme des nombres semble donc très large pour cette espèce ; cependant, la plupart des comptages sont compris entre  $2n=74$  (nombre secondaire localement dominant) et  $2n=86$ . Des études complémentaires sont indispensables pour déterminer si les deux maximums  $74$  et  $82$  correspondent à deux cytotypes, le premier dominant surtout en Amérique du Nord et Extrême-Orient, le second dominant surtout en Europe de l'Ouest.

*C. viridula* : voir *C. flava*. Les nombres dominants sont  $2n=68$  pour la subsp. *brachyrrhyncha*, et  $2n=70$  pour les autres.

*C. vulpina* – Espèce basée sur  $x'=34$  ( $2n=68$ ). Cette « espèce » différerait ainsi de sa voisine *C. otrubae* par le nombre de chromosomes ! Il faudrait cependant vérifier la gamme de l'aneuploïdie des deux taxons pour confirmer cette disjonction.

#### *Cladium mariscus*

Espèce basée sur  $x'=18$ , diploïde ( $2n=36$ ). Comme pour beaucoup de Cypéracées, de rares comptages tétraploïdes seraient à confirmer.

#### *Cyperus*

Nombre très variable avec  $2n$  allant de  $16$  à  $224$ , à l'image de la famille. Les nombres présentent des pics de fréquence basés sur des nombres primaires de  $8$  et  $9$ , mais sans qu'il soit possible de déterminer un nombre originel.

*C. eragrostis* – Espèce basée sur  $x'=21$ , diploïde ( $2n=42$ ).

BOKHARI F.S., *Cytologia* **44** : 103-109, 1979.

*C. flavescens* – Espèce basée sur  $x'=25$ , diploïde ( $2n=50$ ). Ce nombre domine dans le sous-genre *Pycreus*.

*C. fuscus* – Espèce basée sur  $x'=18$ , présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=36$  et  $72$ ). L'espèce semble en général diploïde ; la fréquence et la répartition des tétraploïdes reste à déterminer (signalés en Scandinavie et Europe centrale), en prenant soin de vérifier s'il ne s'agit pas d'une agmatoploïdie accidentelle.

*C. longus* – Espèce basée sur  $x'=21$  (?), diploïde ( $2n=42$ ). Pour cette rare espèce continentale, le seul comptage est référencé dans *Flora Helvetica* (origine ?) : autres comptages à prendre avec précaution faute de pouvoir vérifier le taxon précis !

#### *Eleocharis*

Nombre de base  $x=5$  ou  $10$ . C'est le genre qui possède les nombres les plus extrêmes. Les nombres de base sont variables, la plupart étant compris entre  $4$  et  $30$  ; cependant, contrairement à d'autres genres de Cypéracées, on observe des pics très nets à  $5-10-20$ , suggérant une série polyploïde. Ainsi, une fois exclus les groupes ancestraux (voir à *E. quinqueflora*), et contrairement au genre *Carex*, le phénomène de vraie polyploïdie a une place importante chez les *Eleocharis* les plus évolués. Beaucoup d'auteurs considèrent un nombre de base  $x=5$ . Cependant, si l'on écarte les taxons à nombres élevés de petits chromosomes (issus de fissions successives), la plupart des espèces possédant d'assez gros chromosomes ont  $2n=20$  ; les rares espèces à  $2n=10$  semblent toutes dérivées. Il faudrait vérifier la taille exacte de leurs chromosomes qui pourraient avoir subi des fusions (symploïdie). Le nombre de base originel le plus vraisemblable correspond à  $x=10$ . Les taxons à  $2n=20$  doivent alors correspondre à une valence diploïde.

STANDHEDE S.-O. & DAHLGREN R., *Bot. Notiser* **121** : 1-10, 145-152, 305-311, 465-470 | YANO O. & al., *J. Plant Research* **117**(5) : 409-419, 2004 | THIEBAUD M.-A., *Candollea* **25**(2) : 209-219, 1970 | ZEDEK F. & al., *BMC Plant Biol.* **10** (n°265) : 10 p., 2010.

*E. acicularis* – Espèce basée sur  $x=10$ , diploïde ( $2n=20$ ).

*E. multicaulis* – Espèce basée sur  $x=10$ , diploïde ( $2n=20$ ).

*E. ovata* – Espèce basée sur  $x=5$ , diploïde ( $2n=10$ ). On retrouve le même nombre de chromosomes chez l'espèce voisine *E. obtusa* (Willd.) Schultes, plante adventice en expansion récemment signalée en Île-de-France : à suivre !

*E. palustris* – Espèce appartenant à un complexe que nous concevons comme infraspécifique ! Il est basé sur  $x=8$ , mais de nombreux phénomènes d'hybridations et d'aneuploïdies brouillent les cartes. Cette variabilité découle d'une délocalisation du centromère, identique à celle des laïches et des luzules.

BURES P., *Folia Geobotanica* **33**(4) : 429-439, 1998 | BURES P. & al., *Folia Geobotanica* **39** : 235-257, 2004 | HAKANSSON A., *Hereditas* **44**(4) : 531-540, 1958 | LEWIS K.R. & JOHN B., *Chromosoma (Berlin)* **12** : 433-448, 1961 | POGAN E., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **15** : 69-75, 1972 | SAUNTE L.H., *Nature* **181** : 1019-1020, 1958 | STANDHEDE S.-O., *Botaniska Notiser* **114**(4) : 417-434, 1961 | STANDHEDE S.-O., *Opera Botanica* **10**(2) : 1-183, 1966.

La sous-espèce type (subsp. *palustris*) est diploïde ( $2n=16$ ). A l'opposé on trouve la subsp. *uniglumis*, souvent traitée en espèce distincte. Elle est en général hypo-hexaploïde ( $2n=46$ ), mais se diversifie en Scandinavie et en Europe centrale ou orientale par des populations hautement polyploïdes (entre  $8x$  et  $12x$ ) ; elle est donc sans doute représentée en Île-de-France par le cytotype à  $2n=46$  (ou d'éventuels aneuploïdes, comme  $2n=50$ ). Cependant, il serait

intéressant d'analyser certaines populations polyploïdes signalées en France par STRANDHEDE, et de vérifier le statut de *E. uniglumis* var. *macrocarpa* décrit par BEAUVERD des environs de Paris. Restent des populations intermédiaires, certainement issues d'hybridations, que nous dénommons subsp. *vulgaris* ; souvent plus proches morphologiquement de la subsp. *palustris*, elles y ont en général été incluses. Cependant, l'origine hybride et les capacités d'introgression avec la subsp. *uniglumis* justifient à la fois de séparer ce taxon, mais aussi de traiter ces trois entités en sous-espèces. En situation isolée, la subsp. *vulgaris* possède  $2n=38$  chromosomes ( $x'=19$ ), sans doute hypopentaploïde diploïdisé ; aneuploïdes accidentels à  $2n=36$  à  $42$ ). La sous-espèce *vulgaris* entre fréquemment en contact avec la subsp. *palustris* ; elle peut alors s'hybrider ; les hybrides très peu fertiles peuvent se maintenir par multiplication végétative ; ils présentent des nombres de chromosomes intermédiaires entre les parents (échelonnés entre 16 et 38).

*E. quinqueflora* – Espèce basée sur  $x'=68$  ? ( $2n=136$ ) : aneuploïdie vraisemblable, mais à confirmer, avec  $2n=132-134$ . De nombreuses données variables traînent dans la littérature. Devant les risques de confusion avec les autres espèces ou avec le genre *Trichophorum*, nous préférons oublier ces données disparates. Le nombre  $2n=136$  a été confirmé en Scandinavie, Suisse et république Tchèque. Par contre, l'origine de la polyploïdie étant parfaitement inconnue, il est difficile de préciser un nombre de base. Cependant, malgré le nombre élevé de chromosomes, la taille du génome est très faible ; cette donnée implique une élévation du nombre par agmatoploïdie !

### *Eriophorum*

Nombre de base  $x'=29$  (toutes les espèces diploïdes ; triplôïdes accidentels). Les espèces sont pour la plupart centrées sur  $2n=58$ , nombre sans doute originel pour l'ensemble du genre ; le faible nombre de comptages ne permet pas de vérifier si l'aneuploïdie aurait pu se stabiliser chez certaines espèces (nombres variant de  $2n=54$  à  $2n=60$ ).

*E. angustifolium* – Espèce basée sur  $x'=29$ , diploïde ( $2n=58$ ).

*E. gracile* – Nombre à confirmer pour cette espèce malheureusement disparue de la région ! Un unique comptage fait au Canada a donné  $2n=60$ , nombre qui entre dans la variabilité aneuploïde des deux autres espèces fasciculées. En revanche, un comptage ancien, signalé en Scandinavie, diverge ( $2n=76$ ) : à confirmer.

*E. latifolium* – Espèce basée sur  $x'=29$ , diploïde ( $2n=58$ ).

*E. vaginatum* – Espèce basée sur  $x'=29$ , diploïde ( $2n=58$ ).

Ce nombre est valable pour toutes les sous-espèces ; seul le type est présent chez nous.

### *Isolepis*

Nombre de base variant de 13 à 30. La répartition irrégulière des nombres fait penser à une série euploïde basée sur 7 (fréquence de  $x'=14-21-28$  et nombres voisins). Dans cette optique, le nombre du Scirpe flottant correspond à un niveau tétraploïde qui reste à confirmer.

*I. fluitans* – Espèce basée sur  $x'=15$ , tétraploïde sur cette base ( $2n=60$ ).

*I. setacea* – Espèce basée sur  $x'=14$ , diploïde ( $2n=28$ ) ; aneuploïdie vraisemblable à  $2n=26-32$ . Rares populations tétraploïdes, à confirmer (signalées en Afrique du Nord).

### *Rhynchospora*

Nombre de base variable de  $x=2$  à  $x=13$ . De nombreuses espèces montrent des multiples de 5, nombre qui pourrait être ancestral. Le caractère holocentrique des chromosomes pourrait expliquer la variabilité des autres nombres. A partir de 5, une dysploïdie conduirait à  $x=6$ , ou, en descendant, jusqu'à  $x=2$  (*R. tenuis* Link) ; une diversification secondaire au niveau tétraploïde dériverait de  $x=9$ . Ce schéma déjà complexe n'explique pas les nombres des espèces françaises : peut-être hypo-hexaploïdes sur une base  $x=5$ .

*R. alba* – Espèce basée sur  $x'=13$ , diploïde ( $2n=26$ ).

*R. fusca* – Espèce basée sur  $x'=13$  ?, diploïde ( $2n=26$ ). Le nombre mérite une confirmation ; en dehors d'un ancien comptage à  $2n=32$  en Allemagne (aneuploïde ?), nous n'avons trouvé qu'un seul comptage plus fiable au Canada.

### *Schoenoplectus*

Genre centré sur  $x'=21$ , en général  $2x$  et parfois  $4x$ . Les taxons tétraploïdes ne suivent pas précisément la série euploïde ; ce décalage est sans doute dû à la délocalisation des centromères. Au niveau mondial, les nombres varient entre  $2n=36$  et  $2n=84$ . Les auteurs ne sont pas accordés sur l'hypothèse d'une polyploïdie réelle. Les nombres élevés correspondent plus souvent à une agmatoploïdie, c'est-à-dire à une scission de l'ensemble des chromosomes (ceux-ci deux fois plus nombreux, mais deux fois plus petits). Dans ce genre, le phénomène a même été signalé sur un seul individu (mixoploïdie) ; les rares comptages polyploïdes chez *S. lacustris* illustrent sans doute cette situation.

YANO O. & HOSHINO T., *Acta Phytotaxonomica Geobot.* **56**(2) : 183-195, 2005.

*S. lacustris* – Espèce basée sur  $x'=21$ , diploïde ( $2n=42$ ). Les deux sous-espèces, ainsi que les intermédiaires ont le même nombre de chromosomes.

Le caryotype normal montre 42 chromosomes petits et assez homogènes. Cependant certains auteurs ont noté une fréquente aneuploïdie, marquée par la soudure de 1 ou 2 paires de petits chromosomes, et aboutissant aux nombres  $2n=38-40$  (avec 1-2 grands chromosomes composés). De rares mentions tétraploïdes douteuses : à confirmer.

BAKKER D., *Acta Bot. Neerlandica* 3(4) : 425-445, 1954 | OTZEN D., *Acta Bot. Neerlandica* 11 : 37-46, 1962 | TANAKA N., *Cytologia* 8 : 515-520 ; 9 : 533-556 ; 10 : 348-362, 1938-39-40 | TENA-FLORES J.A. & al., *Caryologia* 67(2) : 124-134, 2014.

*S. supinus* – Espèce basée sur  $x'=14$ , diploïde ( $2n=28$ ).

*S. triqueter* – Espèce basée sur  $x'=21$ , diploïde ( $2n=42$ ) ; rares aneuploïdes à 38-40-41-44. Les fréquents individus hybrides entre cette espèce et *S. lacustris* possèdent aussi  $2n=42$ , avec quelques aneuploïdes entre 36 et 46.

#### *Schoenus nigricans*

Espèce basée sur  $x'=27$  ? ( $2n=54$ ). Les premiers comptages donnaient  $2n=44$  ; ce nombre a été plus tard confirmé en France (Languedoc), mais uniquement par des étudiants. LOVE & KJELLQVIST (1973) ont critiqué ce nombre, en insistant sur la difficulté liée aux petits chromosomes. D'autres comptages publiés en Italie, au Portugal et en Slovaquie vont dans ce sens. Il semble difficile d'admettre deux cytotypes si différents ; qui fait l'erreur ?

#### *Scirpus sylvaticus*

Espèce basée sur  $x'=31$ , diploïde ( $2n=62$ ) : aneuploïdie possible à  $2n=60-64$ .

#### *Trichophorum cespitosum*

Espèce basée sur  $x'=52$  ( $2n=104$ ). La répartition irrégulière des nombres dans ce genre ne permet pas une interprétation. En France, on trouve *T. alpinum* (L.) Pers. avec  $x'=29$ , et *T. pumilum* (Vahl) Schinz & Thellung avec  $x'=39$ , sans lien évident avec l'espèce régionale. On peut juste remarquer une augmentation croissante (environ 30-40-50), à partir d'un nombre proche de l'optimum du genre *Carex*.

## DIOSCOREACEAE

La famille des Dioscoréacées est surtout représentée par le grand genre *Dioscorea*. Son nombre de base est certainement  $x=10$ , mais existent de nombreux taxons polyploïdes, ainsi que des cas de dysploïdie descendante, fréquente à 9, plus rares jusqu'à 7 puis 6. Dans les Pyrénées *D. pyrenaica* Grenier possède

$2n=24$  chromosomes ; des analyses précises ont montré son caractère tétraploïde. *D. communis* étant génétiquement proche, on peut penser aussi à un nombre de base  $x=6$ , ou à un nombre paléopolyploïde commun  $x'=12$ . En dehors de *Dioscorea*, la famille peut inclure quelques genres plus archaïques, parfois séparés dans des petites familles annexes. On trouve chez *Tacca* J.R. & G. Forst. ou *Trichopus* Gaertn. un nombre  $x=14$ , peut-être ancestral, auquel cas une dysploïdie aurait conduit à  $x=10$ .

#### *Dioscorea*

Nombre de base  $x'=12$  pour l'espèce locale.

*D. communis* – Espèce tétraploïde sur cette base ( $2n=48$ ).

## GRAMINEAE (= POACEAE)

Certaines familles archaïques à la base des Graminées possèdent déjà un nombre de base de 11-12, comme les Restionacées. Cependant, entre ce groupe et la famille des Graminées existe un ensemble de taxons dont les nombres élevés ont une origine méconnue (sans doute une paléopolyploïdie) : Joinvilléacées basées sur 18, ou Flagellariacées basées sur 19. Le nombre de base des Graminées pourrait dériver de celui des Restionacées, mais aussi, par dysploïdie descendante, du nombre élevé des Joinvilléacées. Dans tous les cas, ce nombre ancestral a rapidement donné naissance à une branche basée sur  $x=12$  (nombreux bambous). Toutes les sous-familles franciliennes ont évolué à partir de ce nombre. L'espèce locale la plus archaïque sur ce plan est *Leersia*. Deux phylums ont très tôt divergé. Dans le phylum de plantes estivales dénommé « PACCAD », le nombre  $x=12$  se retrouve dans l'ensemble des taxons « Centothécoïdes », mais subit une dysploïdie qui conduit rapidement à  $x=10$ , nombre de base de la plupart des espèces. Dans l'autre phylum dénommé « BEP », le nombre  $x=12$  est commun aux deux sous-familles des bambous et des riz ; ensuite, il suit une dysploïdie descendante jusqu'au nombre de base le plus fréquent :  $x=7$ , stabilisé à partir de la tribu des Bromées. Étant donnée la corrélation importante entre la classification de cette grande famille et le nombre de chromosomes, nous avons groupé les genres dans les sous-familles et tribus respectives. La sous-famille principale dans les régions tempérées est celle des Pooïdées. Suivent plusieurs sous-familles, appartenant au vaste phylum dénommé « PACCAD » (Arundinoïdées – Danthonioïdées – Chloridoïdées – Panicoïdées) caractérisées soit par une ligule remplacée par des poils, soit par une origine tropicale (graminées dites « estivales », avec fréquence d'une photosynthèse en C4). Dans cette famille des graminées on observe une remarquable fréquence de

chromosomes B. Nous négligerons ce phénomène, et ne le signalerons que dans les situations exceptionnelles présentées par certains genres.

BOSEMARK N.O., *Hereditas* **43**(2) : 236-297, 1957 | CARNAHAN H.L. & HILL H.D., *The Bot. Review* **27**(1) : 1-162, 1961 | CATALAN P. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **8**(2) : 150-166, 1997 | CATALAN P. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **31** : 517-541, 2004 | CHUPOV V.S., *Biol. Bull. Reviews* **3**(6) : 456-480, 2013 | DEVESA J.A. & al., *Bol. Soc. Brot., Sér. 2*, **63** : 29-66 et 153-205, 1990 | DEVESA J.A. & al., *Bol. Soc. Brot., Sér. 2*, **64** : 35-74, 1991 | DEVOS K.M., *Current Opinion Plant Biol.* **13** : 139-145, 2010 | G.P.W.G., *Annals Missouri Bot. Garden* **88**(3) : 373-457, 2001 | HILU K.W., *Australian J. Bot.* **52** : 13-22, 2004 | KERGUELEN M., *Revue Bot., Nouv. sér.* **75** : 1-343, 1975 | KERGUELEN M., *Bull. Soc. bot. France* **125**(7-8) : 391-400, 1978 | KERGUELEN M., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.* **128** : 73-86, 1981 | QUEIROS M., *Lagascalia* **15**(1) : 79-88, 1988.

Sous-famille des EHRHARTOÏDEES : tribu des Oryzées, basée sur  $x=12$ . Dans cette tribu des Oryzées, de nombreuses espèces sont diploïdes à  $2n=24$ . Le genre *Leersia* présente divers cytotypes :  $2x-4x-8x$  ( $2n=24-48-96$ ).

#### *Leersia oryzoides*

Espèce tétraploïde ( $2n=48$ ), comme la plupart des espèces du genre.

#### Sous-famille des POOÏDEES.

À partir du nombre ancestral  $x=12$ , on observe diverses variations suivant plus ou moins une dysploïdie descendante :  $x=11$  dans le genre basal *Brachyelytrum* P. Beauv.,  $x=10$  pour la tribu des Mélicées,  $x=9$  chez les brachypodes, pour aboutir à  $x=7$ . Nous avons distingué 7 tribus : Nardées (*Nardus*), Mélicées (*Glyceria* et *Melica*), Stipées (*Stipa*), Brachypodiées (*Brachypodium*), Bromées (*Bromus*), Triticées (*Elymus*, *Elytrigia*, *Hordelymus*, *Hordeum*), Poées (autres genres). Les trois dernières sont fondamentalement basées sur  $x=7$ .

Tribu des Nardées : nombre de base  $x'=13$ .

#### *Nardus stricta*

Espèce basée sur  $x'=13$ , diploïde ( $2n=26$ ). En fait il semble bien que le génome de cette espèce originale comprenne 7 chromosomes de base, dont seulement 6 possèdent un double. Ce caryotype découle donc sans doute de la perte d'un chromosome après le doublement d'un stock diploïde à  $2n=14$  : espèce hypotétraploïde basée sur  $x=7$ . Elle présente en plus une forte tendance à l'aneuploïdie, vers le haut en Amérique du Nord et Islande (jusqu'à  $2n=30$ ), et plutôt vers le bas en Europe (jusqu'à  $2n=24$ ). Ces variations chromosomiques s'observent fréquemment dans une même racine. Ces nombres déviants peuvent se maintenir par une remarquable multiplication végétative, mais aussi par une reproduction apomictique.

KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 46-50, 1974 | RYCHLEWSKI J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **10** : 55-72, 1967.

Tribu des Mélicées : nombre de base  $x=10$ , avec dysploïdie descendante à  $x=9-8$ .

#### *Glyceria*

Nombre de base  $x=10$ .

BORRILL M., *Watsonia* **3** : 291-298 et 299-306, 1956 | BORRILL M., *Watsonia* **4** : 77-88 et 89-100, 1958 | CHURCH G.L., *American J. Bot.* **36**(2) : 155-165, 1949 | FITZPATRICK J.M., *New Phytologist* **45**(1) : 137-144, 1946 | PORTAL R., *Glyceria, Puccinellia, Pseudosclerochloa* : 149 pp., 2014.

#### Groupe de *G. fluitans* : *declinata-fluitans-notata*.

Seule *G. declinata* est diploïde ( $2n=20$ ). Les deux autres espèces sont tétraploïdes ( $2n=40$ ) : mentions diploïdes douteuses, toutes à confirmer. *G. notata* serait plus proche d'un taxon autotétraploïde, alors que *G. fluitans* serait allotétraploïde, contenant sans doute le génome de *G. declinata*. Si la distinction entre ces trois taxons correspond assez bien, en Île-de-France, aux observations de BORRILL, il n'en est pas toujours de même dans le Midi. Compte tenu de la variabilité de ces taxons et des possibilités d'hybridation, il ne serait pas absurde de les regrouper en trois sous-espèces !

*G. maxima* – Espèce hexaploïde ( $2n=60$ ).

*G. striata* – Espèce diploïde ( $2n=20$ ).

#### *Melica*

Nombre de base  $x=9$ . Les trois espèces régionales sont diploïdes ( $2n=18$ ) : *ciliata*, *nutans* et *uniflora*. Un seul comptage tétraploïde a été mentionné chez *M. ciliata* dans les Balkans : il s'agit d'endopolyploïdie !

HEMPEL W., *Feddes Repertorium* **122**(1-2) : 1-253, 2011.

Tribu des Stipées : nombre de base  $x=12-11$  (mais pouvant varier secondairement à 10-9).

Cette tribu à divergé très précocement en deux phylums. A la base, on trouve *Macrochloa tenacissima* (L.) Kunth avec  $x=12$  qui pourrait être le nombre ancestral. L'un des phylums (auquel appartient *Oloptum*) garde  $x=12$  comme nombre dominant, mais présente de nombreuses dysploïdies ( $x$  variant de 9 à 14). L'autre phylum (auquel appartient *Stipa*) reste fidèle au nombre  $x=11$ .

ROMASCHENKO K. & al., *Taxon* **61**(1) : 18-44, 2012 | WINTERFELD G. & al., *Australian Systematic Bot.* **28**(3) : 145-159, 2015.

#### *Oloptum miliaceum* (= *Piptatherum miliaceum*)

Espèce basée sur  $x=12$ , diploïde ( $2n=24$ ). Plante en expansion sur les ballasts et dans les friches, pouvant mériter une inclusion dans la Flore d'Île-de-France comme sténo-naturalisée (N').

#### *Stipa pennata*

Espèce basée sur  $x=11$ , tétraploïde ( $2n=44$ ), nombre valable pour toutes les espèces voisines.

## Tribu des **Brachypodiées**

### **Brachypodium**

Avec un nombre de base  $x=10-9-8-7(-5)$ .

BETEKHTIN A. & al., *PLoS ONE* 9(12) : e115108, 2014 | IDZIAC D. & al., *PLoS ONE* 9(3) : e93503, 2014 | KHAN M.A. & STACE C.A., *Nordic J. Bot.* 19 : 257-269, 1999 | ROBERTSON I.H., *Genetica* 56(1) : 55-60, 1981 | SCHIPPMANN U., *Boissiera* 45 : 1-250, 1991 | WOLNY E. & al., *Chromosoma (Berlin)* 120(2) : 199-212, 2011.

La taxonomie de ce genre reste très controversée ; nous préférons, en conséquence, rester fidèle à la monographie de SCHIPPMANN qui reste la plus complète. Cependant, les différences de conception et les difficultés de détermination ont causé diverses erreurs de comptage nécessitant une remise à plat. Les nombres de base cités ci-dessus semblent découler d'une dysploïdie descendante ; en fait, l'évolution des nombres dans ce genre ne serait pas linéaire, mais beaucoup plus complexe. Le nombre  $x=9$  est sans doute ancestral pour les espèces vivaces européennes ; cependant il pourrait ne constituer qu'une étape après une première dysploïdie à partir de  $x=10$  (représenté chez « *B. stacei* Catalan & al. »).

*B. pinnatum* – Espèce basée sur  $x=9$ , ou  $x'=14$  ? D'après SCHIPPMANN, cette espèce présenterait divers cytotypes, la plupart basés sur 7 (rarement 9) :  $2x-4x$  ( $2n=14$  à 20, 28, 36), rarement  $5x-6x$ . En fait, trois cytotypes principaux ont été confirmés puis utilisés dans les travaux récents :  $2n=18-28-36$  (plus de rares cytotypes dysploïdes à  $2n=14-16$ ). Un des principaux problèmes réside dans le fossé entre les travaux appliqués de SCHIPPMANN, et les derniers travaux fondamentaux. En effet, les généticiens utilisent des génotypes sans avoir la capacité de vérifier à qui ils appartiennent ; on ne sait donc pas à quel taxon précis se rapportent leurs résultats ! Devant cette incertitude, nous allons d'abord raisonner en prenant *B. pinnatum* au sens large ; rappelons que la notion de « *B. rupestre* » n'a réellement émergé qu'après 1990. Le cytotype à  $2n=36$  serait autopolyploïde, formé à partir de  $2n=18$ . Reste à expliquer la relation entre les deux cytotypes de base à 18 et 28 chromosomes. À la méiose, le deuxième montre 14 bivalents : il s'agirait donc d'un taxon allotétraploïde ! Une première hypothèse serait l'association de deux taxons à  $2n=18$ , suivie d'une dysploïdie descendante passant de 36 à 28 ; ce schéma implique un effondrement dysploïde sans intermédiaires, et plusieurs fois répété dans le genre (par exemple chez *B. phoenicoides* L., espèce méditerranéenne), ceci étant peu vraisemblable. L'autre hypothèse serait l'hybridation entre le cytotype à  $2n=18$  avec un taxon à  $2n=10$  : or, ce nombre existe dans le groupe de *B. distachyon* L., constitué de taxons annuels. Ainsi, les cytotypes à  $2n=28$  de *B. pinnatum* et *B. phoenicoides* seraient allotétraploïdes formés à partir du cytotype à  $2n=18$  de *B. pinnatum* s.l. associé à un cytotype  $2n=10$  du « groupe *distachyon* ». Ces études oublient

l'existence d'un cytotype dysploïde à  $2n=14$  (signalé, en France, dans la montagne de Lure : microtaxon endémique) qui a pu directement donner  $2n=28$  par simple doublement, puis diploïdisation. Localement apparaissent des populations hexaploïdes ( $2n=42$ ), sans doute dérivées des tétraploïdes dominantes (et quelques  $5x$  d'origine hybride). Ainsi VERLAQUE & al. ont-ils mis en évidence dans le Sud-Est de la France une série euploïde basée sur 7, et non pas 9. La nomination de ces plantes du « complexe *pinnatum* » n'est pas encore résolue. Dans la littérature, les deux cytotypes 18 et 28 ont été signalés aussi bien chez le type que chez la subsp. *rupestre*, la seule présente en Île-de-France. Mais devant le nombre d'erreurs de détermination (voire de typographie : ROBERTSON, par exemple), et les divergences entre auteurs, ces mentions ne veulent pas dire grand-chose. Si l'on suit SCHIPPMANN, le type (subsp. *pinnatum*) continental n'atteint la France que dans le Nord-Est ; toutes les autres populations devraient donc être rapportées à la subsp. *rupestre* à répartition méditerranéo-atlantique. Or les populations tendraient plutôt vers  $2n=18$  dans le N, et vers  $2n=28$  dans le Midi ! Génétiquement parlant, il faudrait séparer ces deux taxons : mais sont-ils déterminables ? Et qu'en est-il réellement des corrélations entre cytotypes et sous-espèces ? En attendant de faire la preuve génétique d'une origine nettement différente entre plusieurs taxons, il vaut mieux concevoir une seule espèce biologique : *B. pinnatum* !

VERLAQUE R. & al., *Revue Biol.-Ecol. Médit.* 10(4) : 301-303 (pl. p. 306-308 ; tab. p. 312), 1987.

*B. sylvaticum* – Espèce basée sur  $x=9$ , avec dysploïdie à  $x=8$ , en général diploïde ( $2n=16-18$ ). D'après SCHIPPMANN, cette espèce présenterait divers cytotypes, la plupart basés sur 9 (rarement 8-7) :  $2x-4x-6x$  ( $2n=14$  en Extrême-Orient, 16, 18, 28, 42 ?, 56 ?). En France n'a été cité que le cytotype diploïde à  $2n=18$ . En fait, la rareté des comptages différant de  $2n=18$  permet de les considérer comme accidentels (ou appartenant à des taxons différents). Le cytotype à  $2n=16$  correspond sans doute à la subsp. *glaucovirans* Murb., absente de France (distribuée à partir des Balkans). Les deux sous-espèces s'hybrident aisément (hybrides F1 à 17 chromosomes), donnant naissance à des populations intermédiaires.

## Tribu des **Bromées**

### **Bromus**

Basé sur  $x=7$ , avec une valence variant de  $2x$  à  $16x$ .

ACEDO C. & LLAMAS F., *Phanerogamarum Monographiae* 22 : 293 p., 1999 | FORTUNE P.M. & al., *Amer. J. Bot.* 95(4) : 454-464, 2008 | JOACHIMIAK A. & al., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, 43 : 105-115, 2001 | PORTAL R., *Mém. Soc. Hist. Nat. Auvergne* 6 : 1-111, 1996 | OJA T., in SHARMA A.K. & SHARMA A., *Plant Genome 1-D*. Chap. 9 : 231-253, 2006 | OVADIAHU-YAVIN Z., *Israel J. Bot.* 18 : 195-216, 1969 | RYCHLEWSKI J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, 13 : 23-35, 1970 | SANCHEZ ANTA M.A. & al., *Acta Bot.*

*Barcinonensia* 37 : 335-344, 1988 | SCHULZ-SCHAEFFER J., *J. Heredity* 51(6) : 269-277, 1960 | SMITH P.M., *Watsonia* 9 : 319-332, 1973 | STEBBINS G.L., *Bot. Jahrb. Syst.* 102(1-4) : 359-379, 1981.

Certains auteurs modernes éclatent le genre *Bromus* : quatre genres pour l'Île-de-France ! Nous n'avons pas accepté ces changements qui mettent à rude épreuve la stabilité nomenclaturale ; l'adoption de trois genres indigènes n'apporte rien de nouveau, et peut très bien correspondre plus discrètement à trois sous-genres ! De plus, le monophylétisme n'est même pas en cause, bien au contraire. On peut déjà citer le groupe « *pectinatus* » (*B. arenarius* Labill., par exemple), intermédiaire entre les sous-genres *Bromus* et *Stenobromus*, et surtout l'ensemble des taxons octoploïdes du sous-genre *Ceratochloa* contenant le stock hexaploïde central du sous-genre sans doute associé à un génome du sous-genre *Festucaria*, ce qui pour nous exclut la notion de genre ! Enfin des hybrides peuvent être obtenus entre les sous-genres. Les résultats de phylogénie moléculaire montrent d'ailleurs très bien l'impossibilité de concevoir plusieurs genres.

KNOWLES P.F., *Genetics* 29 : 128-140, 1944 | SAARELA J.M. & al., *Aliso* 23(1) : 450-467, 2007.

Les difficultés de détermination ont certainement conduit à des erreurs de comptage ; aussi avons-nous omis certains nombres cités dans la littérature, mais non vérifiés par la suite. Ces erreurs touchent aussi bien le sous-genre *Bromus* que le sous-genre *Stenobromus*.

Sous-genre *Bromus* : 2x-4x-(8x).

AINOUCHE M.L. & BAYER R.J., *Genome* 40 : 730-743, 1997 | AINOUCHE M.L. & al., *Folia Geobotanica* 34(4) : 405-419, 1999 | OJA T., *Biochemical Syst. Ecol.* 26 : 403-413, 1998 | SCHOLZ H., *Willdenowia* 38 : 411-422, 2008 | SMITH P.M., *Watsonia* 9 : 319-332, 1973 | SMITH P.M. & SALES F., *Edinburgh J. Bot.* 50(2) : 149-171, 1993.

Comme indiqué ci-dessus, les erreurs de détermination ont pu conduire à des erreurs de comptage. Ainsi, des comptages diploïdes, pourtant récents, ont été réalisés sur *B. hordeaceus*, *B. racemosus* et *B. secalinus*, ce qui remet en question leur origine éventuelle : nous pensons que ces mentions doivent être rigoureusement vérifiées avant d'être admises.

*B. arvensis* – Espèce diploïde (2n=14).

*B. hordeaceus* – Espèce tétraploïde (2n=28), ainsi que la subsp. *lepidus* et les intermédiaires (subsp. *pseudothominii*). Il s'agit certainement d'un taxon allopolyploïde, mais sa formation semble très ancienne et ses parents, même s'ils sont proches de certaines espèces actuelles (diverses hypothèses ont déjà été émises) ont très bien pu disparaître : enquête à suivre. On peut signaler en Île-de-France deux taxons infraspécifiques, eux aussi tétraploïdes, en voie de naturalisation : la subsp. *thominei* (Hardouin) Braun-Blanquet qui colonise les bordures de routes soumises au salage (en compagnie de *Puccinellia*

*distans*), et la subsp. *longipedicellatus* L.M. Spalton à confirmer en bordures de céréales.

SMITH P., *Watsonia* 6(6) : 327-344, 1968.

*B. racemosus* – Espèce en général tétraploïde (2n=28). Malgré les nombreuses contributions qui résolvent les difficultés de ce genre délicat en ajoutant de nouvelles micro-espèces (sous l'impulsion de SCHOLZ), nous persistons à proposer un traitement synthétique, bien mieux adapté aux réalités du terrain : qui est capable de certifier la détermination de *B. racemosus* en Île-de-France ? Il y a dans ce groupe une continuité des tétraploïdes depuis la subsp. *racemosus*, en passant par les écotypes de prairies humides de la subsp. *commutatus*, pour arriver à la subsp. *commutatus* rudérale, poursuivie par une adaptation ségétale, pour terminer au néotaxon « *secalinus* » avec ses diverses variations sélectionnées par les agriculteurs au sein de diverses céréales. Les populations intermédiaires entre la subsp. *commutatus* et *B. secalinus*, fréquentes dans les céréales, correspondent à la var. *agrestis* Grantzow (souvent nommée « *B. commutatus* subsp. *decipiens* (Bomble & H. Scholz) H. Scholz »). On trouve dans la littérature une série euploïde 2x-4x-8x qu'il faudrait vérifier en attribuant précisément ces cytotypes aux taxons infraspécifiques. Nous considérons les individus octoploïdes comme accidentels. Des populations diploïdes ont été trouvées d'une part au Portugal, décrites sous le nom « *racemosus* subsp. *lusitanicus* (Sales & P.M. Sm.) H. Scholz & Spalton », d'autre part en Europe de l'Est et au Caucase (sous « *commutatus* », à vérifier) ; la subsp. *lusitanicus* a depuis été confirmée en Corse. Elles méritent des études complémentaires, ne serait-ce que pour comprendre leur rôle dans la création du complexe allo-tétraploïde que nous venons de décrire.

*B. secalinus* – Espèce certainement dérivée de la précédente, et comme elle tétraploïde (2n=28 : nombre valable pour toutes ses variétés). Ces deux « espèces » devraient être regroupées !

SPALTON L.M., *Watsonia* 24 : 193-202, 2002.

Sous-genre *Ceratochloa* (= Sect. *Ceratochloa*) : 6x-8x-12x. Aucun taxon de ce sous-genre n'a une valence 2x ou 4x ! Soit les 2x-4x ont disparu, soit le taxon originel du sous-genre était paléohexaploïde, les deux n'étant pas incompatibles. La méiose montre toujours 21 bivalents, ce qui plaide en faveur d'une origine allo-hexaploïde. Ce sous-genre peut se scinder en deux unités : un groupe originel allohexaploïde réparti surtout en Amérique du Sud, et un groupe formé en Amérique du Nord par adjonction d'un génome « L » provenant du sous-genre *Festucaria*.

*B. catharticus* – Espèce hexaploïde (2n=42), comme la plupart des espèces de ce sous-genre (autres comptages douteux, correspondant sans doute à d'autres taxons). Les autres bromes fourragers parfois cultivés sont octoploïdes (2n=56 chez *B.*

*carinatus* Hooker & Arnott et chez *B. sitchensis* Trin.) : voir au début du genre pour leur origine allooctoploïde.

Sous-genre *Festucaria* (= Sect. *Psigma*) : 2x à 16x. Sous-genre considéré comme le plus archaïque, et donc assez proche de la souche de la tribu. Les espèces se répartissent en deux groupes : le binome *erectus-inermis* à chromosomes tous petits, et le complexe de *B. ramosus* à gros chromosomes dont certains possèdent des microsattellites. Ces gros chromosomes constituent le génome dénommé « L », qui aurait migré en Amérique du Nord et serait à la base des espèces du Nouveau Monde.

ARMSTRONG K.C., *Canadian J. Plant Science* **67**(1) : 267-269, 1987 | HANNA M.R., *Canadian J. Bot.* **39**(4) : 757-773, 1961 | LLORET F.J. & CARDONA A., *Orsis* **3** : 41-54, 1988 | SUTKOWSKA A. & MITKA J., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **50**(2) : 117-125, 2008.

*B. erectus* – Espèce appartenant à un complexe polyploïde encore mal connu. On y trouve des populations 2x-4x-6x-8x-10x-(rarement 12x ou 16x). Les diploïdes (*B. variegatus* Bieb.) se localisent au Moyen-Orient. Des populations tétraploïdes existent en Europe centrale (*B. pannonicus* Kummer & Sendt.), mais aussi en France dans les éboulis et rocaillies du SE. Ces populations françaises stolonifères ont été rapportées à *B. pannonicus*, mais ce rapprochement reste douteux. Le caractère stolonifère n'est pas si tranché en France, et représente plutôt un caractère d'écotypes ; rien qui permette de distinguer une espèce différente. Les populations 6x et 10x (2n=42-70) sont méridionales ; ces taxons sont sans doute autopolyploïdes, les décaploïdes provenant peut-être d'une hybridation récente entre 6x et 8x. Reste le cytotype octoploïde (2n=56) répandu dans toute la France, auquel appartiennent les populations régionales. Des analyses phylogénétiques semblent ici indispensables pour progresser ; quels que soient les résultats, nous pensons qu'une seule espèce biologique existe en France, qu'il faut prévoir des taxons infraspécifiques.

VERLAQUE R. & VIGNAL C., *Rev. Cytol. Biol. végét., Bot.*, **16** : 47-72, 1993.

*B. inermis* – Cette espèce appartient à un complexe eurasiatique dont les taxons possèdent des valences allant de 2x à 10x. Deux cytotypes existent chez *B. inermis* pris au sens strict : 4x et 8x (2n=28-56 ; 6x possible par hybridation ; 10x accidentels ; nombreux aneuploïdes au niveau 8x). Les populations naturalisées semblent toutes octoploïdes (2n=56) ; elles sont sans doute issues des tétraploïdes par doublement du génome ; certains auteurs, se basant sur le nombre de multivalents, n'excluent pas une différenciation d'un des génomes de base. Cette espèce, sûrement allopolyploïde (au niveau 4x), contient sans doute un génome du groupe de *B. erectus* ci-dessus, associé à un autre génome pour l'instant non déterminé, à rechercher parmi les taxons diploïdes asiatiques du groupe.

ARMSTRONG K.C., *Bot. Jahrb. Syst.* **102**(1-4) : 427-443, 1981 | SIGURBJÖRNSSON B. & al., *Canadian J. Plant Science* **38**(1) : 111-117, 1958.

*B. ramosus* – Espèce présentant plusieurs cytotypes : surtout 4x-6x (2n=28-42). Des mentions 2x et 8x restent douteuses sans autre vérification ; en particulier, confirmer la stabilité des populations 8x signalées en Catalogne espagnole. Seul le type serait indigène dans notre région ; il correspond au cytotype hexaploïde (2n=42). La sous-espèce *benekenii*, volontairement semée en Île-de-France, semble toujours tétraploïde (2n=28). Le génome de la subsp. *benekenii*, taxon plus continental allo-4x, est sans doute inclus dans celui de la subsp. *ramosus*, taxon sub-atlantique allo-6x. Des populations intermédiaires apparaissent dans la zone de contact : confirmées dans le Nord-Est de la France (Meurthe-et-Moselle).

ARMSTRONG K.C., *Canadian J. Bot.* **61**(3) : 700-707, 1983 | SUTKOWSKA A. & al., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Botanica* **57**(1) : 82-94, 2015.

Sous-genre *Stenobromus* (= Sect. *Genea*) : 2x-4x-6x-8x. Les divers comptages litigieux peuvent très bien s'expliquer par les difficultés de détermination, problème logique compte tenu des parentés complexes entre ces taxons. Ces montages n'ont pu exister que par une certaine fréquence d'hybridation, prouvée expérimentalement ; la présence éventuelle d'hybrides, sans doute sous-estimée, peut aussi expliquer quelques comptages divergents.

FORTUNE P.M. & al., *American J. Bot.* **95**(4) : 454-464, 2008 | OJA T. & JAASKA V., *Hereditas* **125** : 249-255, 1996 | OJA T., *Hereditas* **137** : 113-118, 2002 | OJA T. & LAARMANN H., *Plant Biology* **4**(4) : 484-491, 2002 | SALES F., *Botanical J. Linnean Soc.* **115** : 197-210, 1994 | SHEIDAI M. & FADAEI F., *J. Genetics* **84**(2) : 189-194, 2005.

Espèces diploïdes (2n=14) : *B. sterilis* et *B. tectorum*. Nous admettons que la plupart des comptages tétraploïdes correspondent à d'autres taxons (éventuellement des hybrides) !

Espèces allotétraploïdes (2n=28) : *B. madritensis* et *B. rubens*. Là aussi, nous admettons que les comptages diploïdes ou hexaploïdes correspondent à d'autres taxons. *B. madritensis* contient sans doute les génomes « *fasciculatus* C. Presl + *sterilis* », alors que *B. rubens* contient « *fasciculatus* C. Presl + *tectorum* » ; dans les deux cas, *B. fasciculatus* est sans doute le parent maternel.

*B. sterilis* – Espèce généralement diploïde mais chez laquelle ont été signalées de rares populations tétraploïdes : elles seraient alors autotétraploïdes. Cependant, elles se différencient du type par leur robustesse et des épillets plus grands ; nous n'admettons ce cytotype qu'après des études plus précises sur les hybrides *sterilis-diandrus*, curieusement toujours oubliés dans la littérature récente.

*B. diandrus* – Espèce présentant deux cytotypes : 6x et 8x (2n=42-56). On trouve dans la littérature des comptages 2x (très douteux) et 10x (à confirmer et à

étudier). Nous considérons que la subsp. *maximus* correspond strictement au cytotype hexaploïde ; il s'agit d'un taxon allopolyploïde formé par le génome tétraploïde de *B. rubens* (voir ci-dessus), associé à un génome diploïde à confirmer (peut-être *B. sterilis*). Quant à la subsp. *diandrus*, elle correspond au taxon allo-octoploïde (2n=56) comprenant le génome hexaploïde de l'autre sous-espèce auquel s'est ajouté le génome de *B. sterilis*. Certains auteurs doutent de la validité de ces sous-espèces, car les caractères de reconnaissance ne seraient pas liés à la valence chromosomique... étude génétique à poursuivre, en y incluant des essais d'hybridation.

ESNAULT M.-A. & HUON A., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.*, **134**(3) : 299-304, 1987 | GILL G.S. & CARSTAIRS S.A., *Weed Research* **28** : 399-405, 1988.

**Tribu des Triticées** : nombre de base x=7. La taxonomie de cette tribu est particulièrement complexe, car elle réunit de nombreux taxons allopolyploïdes dans un système en réseau ; les multiples possibilités d'hybridation permettent de combiner un nombre important de génomes. Si l'on utilisait strictement la règle du monophylétisme, il n'y aurait que deux solutions, toutes deux impraticables. Soit créer un genre pour chaque combinaison possible, soit ne concevoir qu'un seul genre en mettant ensemble les blés, seigles, orges et chiendents... La deuxième solution paraît excessive étant donnée la variabilité morphologique de cet ensemble, et compte tenu de la prudence nécessaire avant de bousculer les habitudes concernant un ensemble de genres très utilisés par l'Homme. La première solution bute sur la définition des génomes de base : prise dans un sens trop strict, cette démarche est sans fin. Une solution intermédiaire consiste à simplifier la gamme de génomes de base en les hiérarchisant et en regroupant tous ceux qui sont proches ; malheureusement les scientifiques ne seront jamais d'accord sur l'estimation des hiatus. Il est par exemple indiscutable, pour nous, de regrouper en une seule entité les génomes des blés et de tous les *Aegilops* ! Il ne faut, de même, considérer qu'un seul génome de base pour les orges (**H** : inclus I-Xa-Xu). Notre souci de simplification vise à essayer de stabiliser la nomenclature : de multiples articles sortent sur le sujet et remettent en permanence en question les conclusions des précédents. Nous maintenons que dans ce genre d'imbroglio il faut impérativement rester synthétique, et ne pas oublier de rester « collé au terrain ». Créer des genres impossibles à déterminer n'a aucun sens ; pour une simple raison pratique, il faut privilégier les génomes qui portent une information morphologique, au détriment éventuel de leur importance génétique.

MIZIANTY M. & al., in FREY L., *Studies on Grasses in Poland* : 25-77, 2001 | ORGAARD M. & ANAMTHAWAT-JONSSON K., *Genome* **44** : 275-283, 2001.

### *Elymus caninus*

Espèce tétraploïde (2n=28). Taxon allotétraploïde associant un premier génome correspondant à

*Pseudoroegneria* (Nevski) A. Löve (**St**), et un second dérivé de *Hordeum* (**H**).

SALOMON B. & LU B.-R., *Plant Systematics Evol.* **180** : 1-13, 1992 | SUN G. & SALOMON B., *Breeding Science* **59** : 487-491, 2009.

### *Elytrigia*

2x à 12x (2x seulement si l'on y inclut « *Thinopyrum* »).

*E. campestris* – Espèce octoploïde (2n=56). Taxon allopolyploïde contenant sans doute des génomes proches de *E. repens* : les deux espèces ont en commun deux génomes peu différenciés attribuables à *Pseudoroegneria* (**St**). Mais en plus, ce chiendent contiendrait un génome d'*Agropyron* (**P**) et un génome de « *Thinopyrum* » (**E**) : d'où une constitution approximative **ESStP**. L'hybride avec l'espèce suivante est ainsi heptaploïde, parfaitement stérile, mais bénéficiant d'une forte multiplication végétative lui permettant de constituer de vastes populations : à rechercher ! Sa constitution génomique comprend, en plus des génomes E-H-P, 4 génomes proches de **St** mais tous différenciés, et donc non parfaitement homologues.

ELLESKOG-STAAAM P. & al., *Genome* **46** : 164-169, 2003.

*E. repens* – Espèce hexaploïde (2n=42). Taxon allohexaploïde, formé de trois génomes différents, sans doute modifiés par des introgressions. Globalement, un premier génome correspond à *Pseudoroegneria* (**St**), un second est proche de *Hordeum* (**H** ; mais très variable ce qui suggère un polyphylétisme), et un troisième encore mal défini qui pourrait représenter une variante du génome de *Pseudoroegneria* (donc constitution approximative **StStH**).

Les mentions tétraploïdes et octoploïdes doivent concerner d'autres taxons ! Par contre de rares individus nonaploïdes (2n=63) apparaissent dans les populations 6x, certainement par fécondation d'un gamète non réduit.

CAUDERON Y., *Revue Cytol. Biol. végét.* **25** : 287-301, 1962 | MAHELKA V. & al., *Folia Geobotanica* **40** : 367-384, 2005 | MAHELKA V. & KOPECKY D., *Mol. Biol. Evol.* **27**(6) : 1370-1390, 2010 | MASON-GAMER R.J., *Syst. Biol.* **53**(1) : 25-37, 2004 | MASON-GAMER R.J., *Aliso* **23**(1) : 372-379, 2007 | MASON-GAMER R.J., *Molecular Phylogenetics Evol.* **47**(2) : 598-611, 2008.

### *Hordelymus europaeus*

Espèce allotétraploïde (2n=28). La constitution génomique comprend au moins un génome de *Psathyrostachys* (nommé **Ns**). De nombreuses autres propositions ont été faites concernant l'autre génome, la plupart rejetées par les méthodes d'hybridation génomique ; une première hypothèse a proposé un deuxième génome tout simplement variant du génome **Ns**, ce qui rapprocherait *Hordelymus* du genre *Leymus* (représenté, en France, dans les dunes littorales de la Manche) ; mais certains auteurs ont réfuté cette constitution et suggéré un génome

ancestral proche de la souche de **St** (*Pseudoroegneria*) et **O** (*Henrardia*).

ELLNESKOG-STAAM P. & al., *Hereditas* **143** : 103-112, 2006 | NI Y. & al., *Biologia Plantarum* **55**(1) : 68-74, 2011 | PETERSEN G. & SEBERG O., *Plant Systematics Evol.* **273** : 87-95, 2008 | SVITASHEV S. & al., *Genome* **41** : 120-128, 1998 | ZHANG X. & SUN G., *Biochemical Systematics Ecol.* **38** : 789-795, 2010.

### *Hordeum*

Genre caractérisé par le génome **H** *s.l.* (lui-même scindé en trois génomes **H-I-X**), possédant trois niveaux de ploïdie ( $2x-4x-6x$ ).

BLATTNER F.R., *Molecular Phylogenetics Evol.* **33** : 289-299, 2004 | BLATTNER F.R., *Breeding Science* **59** : 471-480, 2009 | BRASSAC J. & BLATTNER F.R., *Systematic Biol.* **64**(5) : 792-808, 2015 | NISHIKAWA T. & al., *Genome* **45** : 1157-1166, 2002 | SVITASHEV S. & al., *Theoretical Applied Genet.* **89** : 801-810, 1994.

*H. murinum* – Espèce caractérisée par le génome **Xu**, présentant trois sous-espèces : une diploïde ( $2n=14$  : subsp. *glaucum*), une toujours tétraploïde ( $2n=28$  : subsp. *murinum*), la dernière signalée avec deux cytotypes (tétraploïde en général, localement hexaploïde : subsp. *leporinum*). La subsp. *murinum* semble allotétraploïde associant le génome de la subsp. *glaucum* à celui du génome très proche d'une orge peut-être éteinte ; la subsp. *leporinum*  $4x$  ne se différencie que très peu sur un plan génétique. Le cytotype  $6x$ , morphologiquement plus proche de « *leporinum* » a une répartition plus orientale (à partir de la Turquie) ; il se serait formé par l'adjonction d'un génome issu de la grande variabilité de la subsp. *glaucum*. En Île-de-France, seule la subsp. *murinum* est indigène. Par contre un autre taxon, pour l'instant rapporté à la subsp. *leporinum* remonte le long des voies de communication : il y a de fortes chances qu'il soit aussi tétraploïde. En effet, la sous-espèce *glaucum* n'a pour l'instant jamais été confirmée en France ; elle aurait une répartition Sud médit.-Ouest Asie (Sud Espagne- Balkans : limite nord à préciser).

AMIROUCHE R. & MISSET M.-T., *Plant Systematics Evol.* **242** : 83-99, 2003 | BOTHMER R., VON & JACOBSEN N., *Plant Syst. Evol.* **153** : 49-64, 1986 | GILES B.E. & LEFKOVITCH L.P., *Plant Systematics Evol.* **153** : 181-197, 1986 | JACOBSEN N. & VON BOTHMER R., *Nordic J. Bot.* **15** : 449-458, 1995 | JAKOB S. & BLATTNER F.R., *Molecular Phylogenetics Evol.* **55** : 650-659, 2010 | LINDE-LAURSEN I. & al., *Genome* **32**(4) : 629-639, 1989 | MORRISON J.W., *Acta Bot. Neerlandica* **7** : 654-664, 1958 | OURARI M. & al., *Genome* **54** : 639-654, 2011 | RAJHATHY T. & MORRISON J.W., *Canadian J. Genet. Cytology* **4** : 240-247, 1962 | TANNO K. & al., *Hereditas* **147** : 34-42, 2010.

*H. secalinum* – Espèce en général tétraploïde ( $2n=28$ ). Il s'agit d'un taxon allotétraploïde contenant un génome de *H. marinum* L. (nommé **Xa**) associé à un génome méconnu. Il semble cependant que cette espèce soit polyphylétique, ce qui pourrait se traduire par deux sous-espèces correspondant aux deux sous-espèces de *H. marinum*. L'autre génome (nommé **I**) proviendrait suivant les auteurs de *H. brevisubulatum* (Trin.) Link, d'Asie centrale, ou selon des études plus récentes de *H. roshevitzii* Bowden. Le génome I de

ces espèces sibériennes serait légèrement différent de celui de leurs cousines américaines.

KOMATSUDA T. & al., *Breeding Science* **59** : 611-616, 2009 | PETERSEN G. & SEBERG O., *Systematic Bot.* **29**(4) : 862-873, 2004 | TAKETA S., *Hereditas* **130** : 185-188, 1999 | TAKETA S., *Breeding Science* **59** : 589-594, 2009.

Tribu des Poées sensu lato (inclues les Avénées) : nombre de base  $x=7$ .

CATALAN P. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **31** : 517-541, 2004 | DEVESA J.A. & LUQUE T., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **61** : 281-304, 1988 | GREBENSTEIN B. & al., *Plant Syst. Evol.* **213**(3-4) : 233-250, 1998 | WINTERFELD G., *Stapfia* **86** : 170 p., 2006.

En dehors des taxons polyploïdes-euploïdes, les seuls exemples de nombre dérivé concernent *Deschampsia cespitosa* et *Rostraria* ( $x'=13$  : dysploïdie au niveau tétraploïde).

### *Agrostis*

Nombre de base  $x=7$ . Ce genre est rendu particulièrement difficile par la proximité génétique entre les quatre espèces régionales, et par les éventuels hybrides dont l'étude permet de préciser les hypothétiques parentés.

BELANGER F.C. & al., *Crop Sci.* **43** : 240-246, 2003 | BJÖRKMANN S.O., *Hereditas* **40** : 254-258, 1954 | BJÖRKMANN S.O., *Symbolae Bot. Upsalienses* **17**(1) : 1-112, 1960 | JONES K., *J. Genet.* **54** : 377-393, 1956 | PORTAL R., *Agrostis de France* : 303 pp., 2009 | ROMERO GARCIA A.T., *Ruizia* **7** : 1-160, 1988 | ROMERO GARCIA A.T. & BLANCA G., *Boletim Soc. Broteriana, Sér. 2*, **61** : 81-104, 1988 | ROTTER D. & al., *Genet. Resour. Crop Evol.* **57** : 1065-1077, 2010 | UOTILA P. & FELLINEN K., *Acta Bot. Fennica* **130** : 1-37 (22-23), 1985 | ZHAO H. & al., *Euphytica* **156** : 227-235, 2007.

On peut noter que de récentes études de phylogénie moléculaire n'arrivent pas à conforter les résultats ci-dessus, obtenus par analyse des hybrides et des divisions cellulaires ; un gros travail reste donc à faire pour préciser la parenté entre les quatre principales espèces. Cependant, ces études portent essentiellement sur des cultivars dont la détermination précise semble très litigieuse ce qui incite à une grande prudence.

AMUNDSEN K., *HortScience* **47**(1) : 18-24, 2012.

*A. canina* – Espèce comprenant en France deux cytotypes (parfois séparés en deux espèces) : la subsp. *canina* diploïde ( $2n=14$ ), et la subsp. *montana* tétraploïde ( $2n=28$ ) ; ce deuxième taxon serait pratiquement autotétraploïde (nombreux quadrivalents), ou serait dérivé d'un taxon autotétraploïde avec une introgression de *A. capillaris* qui expliquerait la présence de rhizomes (les hybrides avec *A. capillaris* sont assez fertiles). La variabilité de *A. canina* ne se réduit pas à ces deux seuls taxons, mais les autres ne concernent pas notre territoire. Cependant, des comptages pentaploïdes ou hexaploïdes (voire octoploïdes) pourraient se rapporter à la sous-espèce *montana* ci-dessus, mais doivent être accidentels (intervention de gamètes non réduits).

JONES K., *J. Genetics* **54** : 370-376, 1956 | ROMERO GARCIA A.T. & al., *Anales Jard. Bot. Madrid* **43**(1) : 47-55, 1986.

*A. capillaris* – Espèce comprenant deux cytotypes, parfois séparés en deux espèces. La subsp. *capillaris* est tétraploïde ( $2n=28$ ) ; taxon allotétraploïde, à constitution proche de : *canina* (parent maternel ; peut-être en commun avec *A. stolonifera*) + génome encore inconnu. La subsp. *castellana* aurait deux cytotypes : tétraploïde ( $2n=28$ ) et hexaploïde ( $2n=42$ ). La plupart des populations sauvages semblent tétraploïdes : allopolyploïdes comme la subsp. *capillaris*. La répartition des hexaploïdes reste méconnue ainsi que leur origine : trouvés surtout en péninsule ibérique. Cependant, ce cytotype hexaploïde a été disséminé comme cultivar, ce qui risque d'obscurcir la répartition naturelle des deux cytotypes.

ZHAO H. & al., *Genome* **49** : 328-335, 2006.

*A. gigantea* – Espèce hexaploïde ( $2n=42$ ) ; taxon allohexaploïde contenant trois génomes distincts : un génome caractéristique de *A. stolonifera*, un génome caractéristique de *A. capillaris*, et un génome commun aux trois espèces (peut-être celui de *A. canina*). Les populations franciliennes semblent conformes à celles qui ont alimenté ces études, et devraient donc être hexaploïdes. Il faudrait par contre étudier les écotypes calcicoles du Sud-Est de la France. Il faudrait également confirmer les cytotypes tétraploïdes attribués à *A. gigantea* signalés en Suisse ! Quant au signalement de populations pentaploïdes, il concerne certainement des hybrides avec *A. stolonifera*.

JONES K., *J. Genetics* **54** : 394-399, 1956.

*A. stolonifera* – Espèce en général tétraploïde ( $2n=28$ ) ; taxon allotétraploïde contenant sans doute un génome en commun avec *A. capillaris* : peut-être le génome de *A. canina*. Des populations hexaploïdes ( $2n=42$ ) issues des tétraploïdes, et pentaploïdes intermédiaires (et fertiles), ont été signalées. Dans ces populations mixtes, avec l'aneuploïdie et les rétrocroisements, le nombre peut varier de  $2n=24$  à  $2n=46$ .

KIK C. & al., *Acta Bot. Neerlandica* **42**(1) : 73-80, 1993.

### *Aira*

Nombre de base  $x=7$ .

ALBERS F., *Flora* **169** : 150-167, 1980 | ALBERS F., *Plant Syst. Evol.* **136** : 137-167, 1980.

*A. caryophyllea* – Espèce complexe et encore insuffisamment étudiée. La subsp. *multiculmis* serait un taxon autotétraploïde ( $2n=28$ ) de répartition sub-atlantique. La subsp. *caryophyllea* regroupe pour l'instant des taxons nécessitant une révision complète ; le nom devrait être réservé aux populations allotétraploïdes, car elles seules ont pu servir de matériel à LINNÉ ; elles seules doivent exister en Île-de-France. Elles présentent une forte variabilité de taille des épillets ; divers noms ont été attribués aux populations à grands épillets (subsp. *armoricana* (Albers) Kerguelen sur le littoral de la Manche et de l'Atlantique ; subsp. *A. edouardi*

(Reuter) Albers en région méditerranéenne, parfois très difficile à distinguer de *A. provincialis* Jordan) dont la valeur taxonomique reste impossible à estimer sans des expérimentations approfondies. Quant aux populations diploïdes attribuées à *A. caryophyllea*, apparemment méridionales, elles nécessitent aussi des études précises : s'agit-il du génome ancestral de la subsp. *multiculmis* ce qui nécessiterait de regrouper ces plantes, quelles relations avec *A. cupaniana* Gussone, autre taxon diploïde méditerranéen très proche ?

*A. praecox* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

### *Alopecurus*

Nombre de base  $x=7$  ( $2n=14$  à 98). Dans les zones d'origine planitiales et subméditerranéennes, on trouve surtout les cytotypes  $2x$  et  $4x$ . La polyploïdie a permis à ce genre de coloniser les montagnes et les régions arctiques. Attention à une fréquente endopolyploïdie : les mentions  $4x$  chez *A. aequalis* et *A. myosuroides* doivent être a priori écartées ; cependant la formation d'individus autotétraploïdes a été vérifiée chez *A. bulbosus* Gouan au Royaume-Uni.

DOGAN M., *Turk. J. Bot.* **23** : 245-262, 1999 | SIEBER V.K. & MURRAY B.G., *Bot. J. Linnean Soc.* **79**(4) : 343-355, 1979 | SIEBER V.K. & MURRAY B.G., *Bot. J. Linnean Soc.* **83**(4) : 293-310, 1981 | SIEBER V.K. & MURRAY B.G., *Plant Systematics Evol.* **139** : 121-136, 1981 | STRELKOVA O., *Cytologia* **8** : 468-480, 1938 | WENTWORTH J.E. & al., *Watsonia* **25** : 137-155, 2004.

*A. aequalis* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

*A. geniculatus* – Espèce tétraploïde ( $2n=28$ ). L'origine de cette espèce n'est pas encore résolue. Elle contient sans doute au moins un génome de *A. bulbosus* Gouan. Malgré les différences écologiques, l'intervention de *A. aequalis* comme progéniteur ne doit pas encore être écartée. Des hybrides stériles existent entre *A. geniculatus* et les deux parents potentiels ; des trivalents se forment chez l'hybride avec *A. aequalis*, prouvant une certaine homologie. Cependant, il faut minimiser la portée de ces observations, car *A. geniculatus* s'hybride aussi avec *A. pratensis*, pourtant plus éloigné.

*A. myosuroides* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

*A. pratensis* – Espèce tétraploïde ( $2n=28$ ). Ce nombre peut être compliqué par des chromosomes surnuméraires et par une éventuelle polysomie, pouvant aller jusqu'à des individus hexaploïdes accidentels.

RAPP K., *Hereditas* **91** : 31-48, 1979.

### *Anthoxanthum odoratum*

Nombre de base  $x=5$ . Le nombre de base est sans doute dérivé par dysploïdie de  $x=7$  que l'on trouve dans le genre voisin *Hierochloë*. Espèce regroupant un complexe polyploïde ( $2x$  à  $18x$  !) qu'il nous paraît plus raisonnable de traiter en sous-espèces (En

Europe, seul *A. gracile* Biv. mérite une séparation). Même si la compréhension de ce complexe s'est grandement améliorée, il faut rester prudent avec les comptages chromosomiques étant données les difficultés de détermination. Deux sous-espèces existent en Île-de-France : subsp. *odoratum* et subsp. *puelii*, cette dernière disparue de son unique station peut-être accidentelle. La subsp. *odoratum* présente deux cytotypes : 2x (2n=10) et 4x (2n=20). Les populations diploïdes restent cependant localisées à l'extrême Sud-Est de la France (répandues dans le bassin méditerranéen, jusqu'en Crète) ; seul le cytotype tétraploïde s'est répandu sur l'ensemble du territoire (le seul présent dans notre région). Quant à la subsp. *puelii*, elle semble diploïde sur la plus grande partie de son aire ; de rares populations tétraploïdes ont été signalées (Espagne) et pourraient représenter des individus autotétraploïdes accidentels (répartition à préciser). L'origine des populations planitiaires tétraploïdes est toujours discutée. La sous-espèce *nipponicum* (Honda) Tzvelev, de hautes montagnes, possède deux cytotypes : diploïde et autotétraploïde. Par contre la subsp. *odoratum* serait soit diploïde en bassin méditerranéen, soit allotétraploïde (une différence entre les deux génomes a été mise en évidence). Elle pourrait associer le génome des populations méridionales diploïdes, au génome diploïde de la subsp. *nipponicum*. Mais sur l'ensemble de leur aire, les tétraploïdes montrent une variabilité génétique telle que l'on peut envisager une origine polyphylétique : raison supplémentaire pour rester à un niveau infraspécifique.

BÖCHER T., *Botanisk Tidsskrift* **56** : 314-355, 1961 | CHUMOVA Z. & al., *PLoS ONE* **10**(7) : e0133748, 2015 | CHUMOVA Z. & al., *Annals Bot.* **120**(2) : 285-302, 2017 | FELBER F., *Botanica Helvetica* **96**(2) : 145-158, 1986 | FELBER F., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.*, **135**(3) : 281-293, 1988 | FELBER F., in JEANMONOD D. & BURDET H.M., *Candollea* **48**(2) : 582-591, 1993 | HEDBERG I., *Hereditas* **64** : 153-176, 1970 | HEDBERG I., *Symbolae Bot. Upsaliensis (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 147-154, 1986 | JONES K., *Chromosoma (Berlin)* **15** : 248-274, 1964 | KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 36-39, 1974 | PIMENTEL M. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **44** : 667-684, 2007 | PIMENTEL M. & al., *Systematic Bot.* **32**(1) : 43-59, 2007 | PIMENTEL M. & al., *Annals Bot.* **112** : 1015-1030, 2013 | ROZMUS M., *Acta Biol. Cracoviensia, Sér. Bot.*, **1** : 171-184, 1958 | TEPPNER H., *Österr. Bot. Z.* **118** : 280-292, 1970 | VALDES B., *Lagascalia* **3**(1) : 99-141, 1973.

### *Antinoria agrostidea*

Espèce diploïde (2n=14). Ce nombre, vérifié en Espagne, serait peut-être à confirmer, car l'espèce voisine *A. insularis* Parl. a été comptée à 2n=18 ?

### *Apera*

Les deux espèces régionales sont diploïdes (2n=14).

### *Arrhenatherum elatius*

Espèce comprenant deux cytotypes : 2x et 4x (2n=14-28). Les populations diploïdes semblent confinées à

des éboulis et rocailles des zones méditerranéo-montagnardes : subsp. *sardoum* (E. Schmid) Gamisans. Toutes les autres populations s'avèrent tétraploïdes (2n=28). Elles se séparent en deux groupes de populations : certaines prairiales (fromental), très compétitives en prairies mésophiles (surtout soumises à des fauches), d'autres adaptées à des milieux perturbés grâce à la production de tubercules (subsp. *bulbosum*). Ces deux groupes ayant la même valence et s'avérant interfertiles correspondent en fait à deux écotypes, et pourraient être conçus comme de simples variétés. Nous maintenons cependant le niveau de sous-espèces car l'origine des deux taxons pourrait différer. La subsp. *elatius* montre une fréquence assez importante de tétravalents à la méiose, ce qui penche en faveur d'une origine autotétraploïde. Par contre, la subsp. *bulbosum* ne présente que des bivalents, caractère d'un taxon allotétraploïde. La présence de bulbes fait penser à l'intervention de la subsp. *baeticum* Romero Zarco, plante souvent diploïde de la péninsule ibérique.

PETIT C. & al., *Heredity* **79** : 31-40, 1997 | ROMERO-ZARCO C., *Acta Bot. Malacitana* **10** : 123-154, 1985.

### *Avena*

Genre possédant des cytotypes 2x-4x-6x (2n=14-28-42).

BULLEN M.R. & REES H., *Chromosoma (Berlin)* **39** : 93-100, 1972 | DROSSOU A. & al., *Theoretical Applied Genet.* **109** : 48-54, 2004 | LADIZINSKY G. & ZOHARY D., *Euphytica* **20** : 380-395, 1971.

Une mise au point s'impose devant l'obstination de certains botanistes qui critiquent notre approche synthétique. En préambule, nous nous élevons fermement devant la notion d'« espèce anthropique » (à moins d'une allopolyploïdie évidente à partir de deux parents suffisamment distincts). Dans *Flora Gallica* (p. 212) il n'y a pas moins de 4 espèces anthropiques, position déplorable et absurde ! Deux de ces espèces étant diploïdes et n'ayant été sélectionnées par l'homme que depuis le néolithique sont obligatoirement (!) dérivées d'une plante sauvage encore existante, et doivent impérativement y être subordonnées ! Si l'on fait la preuve de l'intervention de deux taxons dans l'histoire génétique de ces cultivars, alors l'ensemble doit être conçu comme une espèce biologique collective puisqu'une telle sélection implique la fertilité des hybrides. Vue l'énorme littérature et la densité des prospections, les espèces originelles ont certainement été répertoriées ; aussi est-il aisé, sur un arbre phylogénétique, de retrouver l'espèce sauvage parente des cultivars.

*A. sativa* – Espèce hexaploïde (2n=42), nombre valable pour les deux sous-espèces ; ces taxons sont allohexaploïdes, munis de trois génomes dont deux sont très proches.

KATSIOTIS A. & al., *Annals Bot.* **86** : 1135-1142, 2000 | LI W.-T. & al., *Genetic Resources Crop Evol.* **56** : 465-480, 2009 | NIKOLOUDAKIS N. & KATSIOTIS A., *Theoretical Applied*

*Genet.* **117** : 273-281, 2008 | NIKOLOUDAKIS N. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **46** : 102-115, 2008 | PENG Y.-Y. & al., *Hereditas* **147** : 183-204, 2010 | PENG Y.-Y. & al., *Taxon* **59**(5) : 1472-1482, 2010 | RAJHATHY T. & MORRISON J.W., *Canadian J. Bot.* **37**(3) : 331-337, 1959 | SCHOLZ H., *Willdenowia* **20** : 103-112, 1991.

Les trois génomes ont été dénommés A-C-D. Le génome A provient du groupe de *A. strigosa* L. : sans doute de « *A. wiestii* Steud. ». Dans la partie Sud-Ouest du bassin méditerranéen existent des avoines tétraploïdes (groupe de *A. maroccana* Gand./*A. murphyi* Ladiz.) de formule A-C qui ont pu servir d'étape intermédiaire (parent femelle) ; différents taxons diploïdes peuvent avoir fourni le génome C (« *A. clauda* Durieu », « *A. eriantha* Durieu », « *A. ventricosa* Cosson »). L'origine du génome D reste incertaine : sans doute une simple évolution du génome A (éventuellement celui de « *A. longiglumis* Durieu »), en tout cas ne méritant pas d'être distingué par une lettre différente : en fait, le génome des 6x devrait être nommé AA'C. L'intervention de génomes du « groupe *strigosa* » peut se traduire, surtout chez la subsp. *sterilis*, par des populations à lemnes terminées par deux arêtes aussi longue que chez « *A. barbata* ». L'application du préambule ci-dessus est ici très claire. La subsp. *sativa* comprend l'ensemble des cultivars d'avoines hexaploïdes ; ce nom doit chapeauter les taxons sauvages lui ayant donné naissance et ayant les mêmes génomes, c'est-à-dire le « complexe *sterilis-fatua* ». Dans ce complexe, « *A. ludoviciana* » correspond sans doute à des populations intermédiaires entre les sous-espèces *sterilis* et *fatua*, avec une cicatrice d'attache ovale faisant le milieu entre la cicatrice ovale-arrondie de *fatua* et la cicatrice plus oblongue de *sterilis*. L'absence de séparation des fleurons à maturité découle simplement de la dominance du gène d'indéhiscence présent chez la subsp. *sterilis*. Morphologiquement parlant, et en l'attente d'études plus précises prouvant son origine, il vaut mieux considérer une var. *ludoviciana* (Durieu) Husnot.

#### *A. strigosa* – Complexe 2x-4x (2n=14-28).

Au sens strict, ce taxon comprend un ensemble de cultivars (incluse « *A. brevis* ») maintenant pour la plupart abandonnés en France. Ces avoines se sont souvent maintenues comme impuretés dans les champs d'avoines hexaploïdes, mais ont fini par s'éteindre : à exclure donc de la flore régionale, même si des stations fugaces s'observent toujours (impuretés dans des lots de semences fourragères). On peut distinguer deux groupes dans ce complexe, correspondant aux deux niveaux de ploïdie. Certes, les hybrides triploïdes sont peu fertiles, mais c'est le cas pour tous les cytotypes à valence différente. Rares sont les spécialistes aptes à garder l'objectivité nécessaire et à prendre suffisamment de recul pour proposer une classification valable pour l'ensemble de la flore. Dans le cas des avoines, nous ne voyons que Ladizinsky & Zohary qui ont eux-mêmes réalisé des croisements pour apprécier la notion d'espèce biologique dans ce groupe de graminées. Nous

sommes entièrement d'accord avec leurs conclusions, synthétisées dans cette constatation : « there is a considerable taxonomic over-splitting » ! En réaction nous traiterons les deux niveaux de ploïdie en deux sous-espèces !

La subsp. *strigosa*, décrite d'après des cultivars, doit inclure (voir préambule) les parents sauvages possédant le même génome et interfertiles avec elle. Dans ce cas, il s'agit entre autres d'un couple d'avoines diploïdes : « *A. hirtula* » et « *A. wiestii* ». Ce sont deux écotypes (donc deux variétés !) issus du même génome, le premier adapté au climat méditerranéen, le second adapté aux régions semi-arides ; les cultivars semblent génétiquement très proches de *wiestii*.

La subsp. *barbata* englobe au moins trois taxons tétraploïdes, parfaitement interfertiles, possédant un génome dénommé AB. Sur ces trois taxons, seule « *A. barbata* » est sauvage ; les deux autres taxons en sont dérivés : néotaxons messicoles adaptés aux hauts plateaux éthiopiens. Le même principe doit être appliqué aux néotaxons et aux plantes cultivées ! Le niveau variétal (maximal) ne se justifie que par une légère différenciation génétique, insuffisante pour provoquer une perte de fertilité : peut-être un phénomène d'introgression locale au contact des diploïdes (par exemple « *A. longiglumis* ») ? Même si nous comprenons (contrairement aux avoines 6x) que certains auteurs élèvent la subsp. *barbata* au rang d'espèce, nous allons justifier notre position. Rappelons ici notre position globale sur la Flore d'Île-de-France : un taxon autotétraploïde mérite au maximum un rang de variété, à condition qu'il ait une valeur d'écotype ! Or, la dénomination du génome de la subsp. *barbata* « AB » est de la poudre aux yeux. Plusieurs auteurs ont parfaitement démontré que le génome B est dérivé du génome A par quelques restructurations mineures ; ce génome doit donc être dénommé AA' (voir en particulier DROSSOU & al.). Le niveau à attribuer à un taxon allotétraploïde dépend alors de la distance génétique entre les deux parents ; ici, le génome A provient sans doute du couple « *strigosa-wiestii* » (voir la subsp. *strigosa*), et le génome A' pourrait venir de « *A. hirtula* », simple écotype méditerranéen parfaitement interfertile. On est donc très près d'une autotétraploïdie. Pour utiliser le jargon abscons des généticiens, « *A. barbata* » serait un taxon allotétraploïde segmentaire parfaitement diploïdisé. Des preuves génétiques ont été apportées à ces remarques. Non seulement les hybrides entre 2x et entre 4x sont totalement interfertiles (ce qui exclut le niveau d'espèces), mais les triploïdes présentent quelques semences et surtout un pollen à 40% fertile, ce qui est considérable ; des rétrocroisements restaurent la fertilité totale dès F2, avec une tendance à retrouver un niveau tétraploïde. Ceci explique qu'au contact entre 4x et 2x existent des populations intermédiaires formées par introgression. Tous ces discours pour expliquer le nom choisi pour cette

plante (*A. strigosa* subsp. *barbata*) qui remonte jusqu'à l'Île-de-France où elle pourrait obtenir un statut de sténo-naturalisée, voire (à étudier) de néoindigène.

GARCIA P. & al., *Proceedings Nat. Acad. Sci. USA* **88** : 1207-1211, 1991 | LADIZINSKY G. & ZOHARY D., *Canadian J. Genet. Cytol.* **10** : 68-81, 1968.

### *Avenula*

Genre distinct, parmi les avoines vivaces, par des limbes à 1 seule nervure médiane saillante. Genre à ploïdie très variable allant de 2x à 22x (2n=14 à 154).

FREY L., *Fragmenta Floristica Geobot.* **35**(1-2) : 101-137, 1991 | GERVAIS C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **89** : 87-100, 1966 | GERVAIS C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **104** : 153-166, 1981 | GERVAIS C., *Botanica Helvetica* **93**(2) : 195-212, 1983 | HEDBERG I., *Botaniska Notiser* **114**(4) : 389-396, 1961 | ROMERO ZARCO C., *Lagascalia* **13**(1) : 39-146, 1984 | RÖSER M., *Plant Syst. Evol.* **203** : 181-281, 1996 | RÖSER M. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **21**(2) : 198-217, 2001 | WINTERFELD G. & al., *Genome* **52** : 361-380, 2009.

*A. pratensis* (= *Helictochloa pratensis* (L.) Romero Zarco) – Espèce très variable, possédant de nombreux cytotypes : depuis 2n=(48-)84 jusqu'à 2n=140, donc 12x à 20x. La plupart des taxons se trouvent dans la région pyrénéenne, puis au-delà en Espagne. Dans les plaines ne semble exister que le cytotype à 2n= 126 chromosomes (subsp. *pratensis*), 18x (compté à Mantes)! Les espèces diploïdes *A. bromoides* (Gouan) H. Scholz et *A. sulcata* (Gay) Dumortier pourraient représenter les parents potentiels de ce complexe.

*A. pubescens* (= *Homalotrichon pubescens*) – Espèce diploïde (2n=14).

*Brachypodium* : voir tribu des Brachypodiées.

### *Briza*

Nombre de base x=7 (dysploïdie conduisant à x=5).  
CAUDERON Y. & SAIGNE B., *Revue Cytol. Biol. végét.* **25** : 461-465, 1962 | MURRAY B.G., *Chromosoma (Berlin)* **49** : 299-308, 1975 | MURRAY B.G., *Chromosoma (Berlin)* **57** : 81-93, 1976 | SCHIFINO M.T. & WINGE H., *Rev. Brasil. Genet.* **6**(2) : 245-259, 1983.

*B. media* – Espèce basée sur x=7, présentant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$  (2n=14-28). Le cytotype autotétraploïde a une répartition continentale (France Nord-Est et Massif-Central), et n'atteint sans doute pas l'Île-de-France.

*B. minor* – Espèce diploïde, originale par son nombre de base de x=5 (2n=10).

*Bromus* : voir tribu des Bromées.

### *Calamagrostis*

Nombre de base x=7 (4x à 20x).

*C. canescens* – Espèce tétraploïde (2n=28). Cette espèce tétraploïde peut générer des populations allooctoploïdes hybrides après croisement avec l'espèce suivante ou avec *C. stricta* (Timm) Koeler.

*C. epigejos* – Espèce présentant trois cytotypes : 4x-6x-8x (2n=28-42-56). Les octoploïdes sont autopolyploïdes, dérivés des 4x ; les hexaploïdes, beaucoup plus rares, se forment le plus souvent par hybridation. En Scandinavie, les populations octoploïdes ont tendance à dominer les tétraploïdes. Par contre les populations semblent plus souvent tétraploïdes en Europe de l'Est ; il en est de même au Royaume-Uni, aux Pays-Bas ou pour les populations introduites aux USA. Il y a donc de fortes chances pour que les populations franciliennes soient toutes tétraploïdes : 2n=28 (avec éventuellement 0 à 9 B). Cette espèce peut s'hybrider avec la précédente. L'hybride tétraploïde est stérile. Par contre l'hybride hexaploïde (obtenu avec le cytotype octoploïde) permet de synthétiser un autre taxon apomictique : *C. purpurea* (Trin.) Trin.

AIKEN S.G. & al., *Canadian J. Bot.* **67**(11) : 3205-3218, 1989 | FREY L. & PASZKO B., *Fragmenta Flor. Geobotanica, Suppl.* **7** : 33-45, 1999 | NYGREN A., *Hereditas* **32**(2) : 131-262, 1946 | NYGREN A., *Symbolae Bot. Upsalienses* **17**(3) : 1-105, 1962.

### *Catabrosa aquatica*

Espèce basée sur x=5, présentant 3 cytotypes :  $2x$ - $4x$ - $?6x$  (2n=10-20-30). Ce genre, très proche de *Puccinellia* à x=7, en a sans doute dérivé par dysploïdie descendante. Le cytotype 6x n'a été noté qu'en Arménie : peut-être accidentel ; une certaine fréquence de gamètes non réduits (grains de pollen géants) a été observée chez cette espèce. Les diploïdes semblent rares : signalés dans le Caucase. Dans toute l'Europe de l'Ouest n'a été trouvé que le cytotype 4x (2n=20).

SHEIDAI M. & al., *Cytologia* **74**(1) : 31-41, 2009.

### *Catapodium*

Nombre de base x=7.

*C. marinum* – Espèce présentant deux cytotypes : 2x et 4x. Les populations tétraploïdes n'ont été signalées qu'au Portugal et en Italie ; les comptages sont cependant trop peu nombreux pour certifier que ce cytotype est stable. Ailleurs, la plante peut être considérée comme diploïde (2n=14).

*C. rigidum* – Espèce diploïde (2n=14).

### *Corynephorus canescens*

Espèce diploïde (2n=14).

ALBERS F., *Preslia (Praha)* **45** : 11-18, 1973.

### *Cynosurus cristatus*

Espèce diploïde (2n=14).

### *Dactylis glomerata*

Espèce très complexe, à concevoir comme une large espèce collective ; niveaux surtout 2x-4x-6x (2n=14-28-42). Les populations hexaploïdes sont très rares. Il s'agit le plus souvent d'individus associés à des populations 4x : phénomènes d'hybridation avec des

2x, ou intervention de gamètes non réduits. Des populations stables existent cependant en Afrique Nord-Est, et peut-être en Espagne (Galice). On trouve en France deux niveaux de ploïdie : 2x et 4x. Les populations diploïdes (2n=14) ne sont indigènes que dans l'est de la France : elles correspondent à la subsp. *lobata* (Drejer) H. Lindberg (= subsp. *aschersoniana* (Graebner) Thellung) qui a été volontairement introduite dans notre région pour améliorer la valeur fourragère des manteaux forestiers. Toutes les populations de dactyle hors milieu forestier sont donc tétraploïdes (2n=28) ; elles sont souvent le résultat d'un semis de cultivars, et l'existence de populations réellement indigènes est devenue impossible à certifier. Cette espèce peut présenter des chromosomes surnuméraires : en général 0-4 chromosomes B, mais éventuellement jusqu'à 12. L'hybride entre les deux sous-espèces locales est mâle-stérile, mais des rétrocroisements avec chacun des parents permettent de restaurer une faible fertilité. En plus du cytotype F1 triploïde, les rétrocroisements avec la sous-espèce tétraploïde fournissent une descendance variée : 3x-4x-5x-6x. Les individus 6x pourraient générer un nouveau taxon allohexaploïde stable ; cependant ils doivent être considérés comme des individus hybridogènes car leur fertilité n'est pas rehaussée. La tendance est au retour rapide vers le niveau 4x, avec un phénomène automatique d'introgession. L'origine des populations tétraploïdes fait encore l'objet de débats, malgré l'énorme quantité de littérature sur cette espèce ; les désaccords persistants pourraient s'expliquer par une origine polyphylétique, variable donc suivant les régions concernées.

ACEDO C. & LLAMAS F., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.*, **138** (4-5) : 329-338, 1991 | ARDOUIN P. & al., *Taxon* **37**(2) : 272-281, 1988 | BÖCHER T., *Botanisk Tidskrift* **56** : 314-355, 1961 | BORRILL M. & CARROLL C.P., *Cytologia* **33** : 6-17, 1969 | CREBER H.M.C. & al., *New Phytologist* **128** : 555-561, 1994 | FALISTOCCO E. & TORRICELLI R., *Plant Biosystems* **150**(4) : 692-701, 2016 | MIZIANTY M., *Acta Soc. Bot. Poloniae* **59**(1-4) : 105-118, 1990 | MÜNTZING A., *Hereditas* **23** : 113-235, 1937 | SHAH S.S., *Chromosoma (Berlin)* **14** : 162-185, 1963 | SPERANZA M. & CRISTOFOLINI G., *Webbia* **41**(2) : 213-224, 1987 | WETSCHNIG W., *Phyton (Horn)* **31**(1) : 35-55, 1991 | ZOHARY D. & NUR U., *Evolution* **13**(3) : 311-317, 1959.

### *Deschampsia*

Nombre de base en général  $x=7$ , mais avec une aneuploïdie chez *D. cespitosa*.

ALBERS F., *Flora* **169** : 150-167, 1980 | ALBERS F., *Plant Syst. Evol.* **136** : 137-167, 1980 | AMOSOVA A.V. & al., *PLoS ONE* **12**(4) : e0175760, 2017 | FREY L., *Fragmenta Floristica Geobot.* **28**(2) : 117-144, 1984 | GARCIA-SUAREZ R. & al., *Plant Syst. Evol.* **205**(1-2) : 99-110, 1997.

*D. cespitosa* – Espèce formant un complexe polyploïde basé sur  $x'=13$ , nombre dysploïde dérivé de  $x=14$  (les plantes à  $2n=26$  sont donc hypotétraploïdes). Divers taxons peuvent être inclus dans ce complexe, allant de  $2x-2x'$  à  $4x'$  (les populations  $3x'$  étant fertiles et autonomes) ; de rares populations hexaploïdes ou octoploïdes existent chez

les taxons apomictiques. Les deux sous-espèces régionales (type et subsp. *media*) seraient diploïdes ( $2n=26$  ; comptages à  $2n=28$  douteux !), ainsi que « *D. parviflora* Thuillier » pour laquelle un niveau de variété semble suffisant.

Cette espèce serait allo-hypotétraploïde, car son génome comprend deux séries de chromosomes nettement différentes. L'une de ces séries correspond sensiblement au génome de *D. setacea*. En Amérique du Nord, l'aneuploïdie est plus importante et plus variable : les populations varient entre 15 et 26 chromosomes. La viviparité ne dépend pas du niveau de ploïdie ; elle est partiellement phénotypique, accentuée par des conditions difficiles, pouvant même augmenter sur les talles périphériques d'un individu (autocompétition ?). La viviparité dépendrait aussi de la longueur du jour. En France, la recherche de populations tétraploïdes de la sous-espèce *cespitosa* serait très intéressante. Ce cytotype domine au Royaume-Uni où il colonise les milieux plus ouverts et plus perturbés ; ailleurs les populations  $4x'$  semblent relictuelles des dernières glaciations : signalées dans les Pyrénées, à rechercher dans les Alpes...

CHIAPELLA J., *Bot. J. Linnean Soc.* **134** : 495-512, 2000 | CHIAPELLA J. & PROBATOVA N.S., *Bot. J. Linnean Soc.* **142**(2) : 213-228, 2003 | HEDBERG O., *Svensk Bot. Tidskrift* **52**(1) : 37-46, 1958 | HEDBERG O., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 183-192, 1986 | NKONGOLO K.K. & al., *Genome* **44** : 818-825, 2001 | ROTHERA S.L. & DAVY A.J., *New Phytologist* **102** : 449-467, 1986.

*D. flexuosa* (= *Avenella flexuosa* (L.) Drejer) – Espèce appartenant à une série polyploïde  $4x-8x-10x$  souvent séparée dans un genre *Avenella*. La subsp. *flexuosa*, seule présente dans la région est tétraploïde ( $2n=28$ ).

GARCIA-SUAREZ R. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **124** : 309-318, 1997.

*D. setacea* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

*Elymus* : voir tribu des Triticées.

*Elytrigia* : voir tribu des Triticées.

### *Festuca*

Exclues les fétuques à larges feuilles (voir au genre *Lolium*). Valences variant de  $2x$  à  $12x$  ( $2n=14$  à 84).

AUQUIER P. & RAMMELOO J., *Bulletin Soc. Royale Bot. Belgique* **106**(2) : 317-328, 1973 | De NOVA P.J.G. & al., *Genome* **49** : 1170-1183, 2006 | GAUT B.S. & al., *Plant Syst. Evol.* **224** : 33-53, 2000 | CATALAN P. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **31** : 517-541, 2004 | KERGUELEN M., *Bull. Soc. bot. France, Lettres bot.*, **128**(1-2) : 73-86, 1981 | KERGUELEN M., *Cahiers Naturalistes (Bull. Natur. Parisiens)*, N.S., **38**(1) : 1-12, 1982 | KERGUELEN M. & PLONKA F., *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, nouv. sér. N.S.* **10** : 1-368, 1989 | PORTAL R., *Festuca de France* : 372 pp., 1999 | SAMPOUX J.-P. & HUYGHE C., *J. Biogeography* **36**(10) : 1978-1993, 2009.

La très grande difficulté de ce genre incite à la prudence ; il vaut mieux exclure tous les comptages anciens, et ne retenir que ceux postérieurs aux

monographies récentes. De gros progrès ont été effectués en France pour la connaissance des fétuques ; cependant, on doit reconnaître une lacune importante en phylogénie moléculaire infragénérique, situation qui freine les possibilités de synthèse et de simplification.

Section *Festuca* = « fétuques ovines » ; 2x à 10x.

Espèces diploïdes (2n=14) : *F. filiformis*, *F. longifolia*, *F. marginata*.

Espèce tétraploïde (2n=28) : *F. ovina*. Plusieurs taxons ont été signalés dans la région, mais qui devraient tous être intégrés dans cette espèce.

Espèce hexaploïde (2n=42) : *F. lemanii*. Les comptages tétraploïdes devraient être révisés.

SMARDA P., *Biologia, Sect. Bot.*, **63**(3) : 349-367, 2008 | WATSON P.J., *New Phytologist* **57** : 11-18, 1958 | WILKINSON M.J. & STACE C.A., *Bot. J. Linnean Soc.* **106**(4) : 347-397, 1991.

Section *Aulaxyper* Dumortier = « fétuques rouges ».

*F. heterophylla* – Espèce tétraploïde (2n=28, comptés en Île-de-France).

*F. rubra* – Espèce correspondant à un complexe difficile à débrouiller, dont les éléments nous paraissent mieux placés en taxons infraspécifiques. Ce complexe présente diverses valences : 2x-4x-6x-8x-10x (plus de rares hybrides 5x-7x-9x). Les populations diploïdes restent cantonnées aux montagnes (subsp. *rivularis* (Boissier) O. Bolos & al., sur les bords de ruisseaux) ; le génome de ce taxon pourrait très bien avoir participé à la formation des autres fétuques rouges. Dans la région, le niveau 4x n'est représenté que par *F. heterophylla* ci-dessus. Pour les autres taxons, des études de phylogénie sont nécessaires pour vérifier la hiérarchisation des caractères, entre le niveau de ploïdie 6x ou 8x (très rarement 10x), et la capacité d'expansion par rhizomes. De toute façon, il ne semble pas y avoir de populations octoploïdes en milieu naturel dans notre région. Chez les taxons hexaploïdes (2n=42), on trouve un continuum entre les populations rhizomateuses (subsp. *rubra* : seul taxon commun en Île-de-France) et les populations cespiteuses (subsp. *commutata* Gaudin (= *F. nigrescens* Lam.) : taxon à rechercher, parfois semé sur les talus, mais sans doute indigène, en particulier aux abords de la forêt de Rambouillet) ; les cultivars intermédiaires sont appelés semi-traçants. Il serait intéressant de préciser la répartition et la tendance à la naturalisation de divers taxons potentiellement introduits ; les mélanges de graminées utilisés pour les gazons urbains, ou semés sur talus, contiennent fréquemment des cultivars appartenant à ce groupe. On peut citer :

- la subsp. *fallax* (Thuillier) Nyman à feuilles inférieures planes, taxon 6x ou 8x.
- la subsp. *junceae* (Hackel) K. Richter à feuilles inférieures régulièrement elliptiques sur le dos et très longs rhizomes, taxon 6x ou 8x.

DIRIHAN S. & al., *PLoS ONE* **11**(11) : e0166264, 2016 | DUBÉ M. & MORISSET P., *Canadian J. Bot.* **73**(8) : 1289-1294, 1995 | KONARSKA B., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **17** : 175-

186, 1974 | OLIVEIRA J.A. & al., *Spanish J. Agricultural Res.* **6**(4) : 586-598, 2008 | STACE C.A. & COTTON R., *Watsonia* **10** : 119-138, 1974.

### *Gaudinia fragilis*

Espèce diploïde (2n=14).

*Glyceria* : voir tribu des Méléciées.

### *Holcus*

Nombre de base x=7.

WALTER R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* **20** (1-2) : 113-131, 1977 | WALTER R., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* **22** (1) : 7-19, 1980 | ZANDEE M. & Van SCHEEPEN J., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci. (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C.*, **84**(4) : 479-491, 1981.

*H. lanatus* – Espèce diploïde (2n=14).

*H. mollis* – Espèce complexe pour laquelle différents cytotypes ont été signalés : 2x-3x-4x-5x-6x-7x. Deux de ces cytotypes doivent correspondre strictement à *H. mollis* : les diploïdes sans doute relictuels, apparemment très disséminés (Bulgarie, Portugal...), et les tétraploïdes (2n=28) très répandus. Ces populations tétraploïdes colonisent, dans la région, les chênaies sessiliflores et les landes siliceuses dans les zones un peu ombragées (souvent associées à la Fougère aigle). Leur origine génétique n'est pas encore connue. Une origine autotétraploïde n'est pas à exclure ; cependant, la rareté des quadrivalents à la méiose va dans le sens d'un génome allotétraploïde, ou au moins d'une situation intermédiaire (croisement de populations diploïdes de *H. mollis* suffisamment différenciées). Les autres cytotypes sont sans doute tous d'origine hybride ; leur histoire semble différente au Royaume-Uni et en France : comparaison à poursuivre, car il peut s'agir d'une simple divergence d'interprétation des résultats. En région parisienne, la plupart des populations de milieux secondaires semblent pentaploïdes (2n=35). Ce taxon se serait formé directement à partir d'une hybridation entre *H. lanatus* et un gamète non réduit de *H. mollis* 4x. Morphologiquement très proche de *H. mollis*, et contenant tout son génome, il doit lui être subordonné. Cependant son origine allo-pentaploïde justifierait de le distinguer du type à un niveau sous-espèce. Cette position se justifie si les générations montrent une stabilité du génotype : hybride fixé (à confirmer). Par contre, au Royaume-Uni ou en Pologne la stérilité importante permet de considérer ces populations comme de simples hybrides, maintenus à grande échelle par multiplication végétative. Cependant, les travaux de BEDDOWS montrent bien qu'au Royaume-Uni, comme en France, les cytotypes hybridogènes sont effectivement fertiles.

BAJON R. & al., *Acta bot. Gallica* **143**(4-5) : 251-262, 1996 | BEDDOWS A.R., *Bot. J. Linnean Soc.* **64** : 183-198, 1971 | HARBERD D.J., *New Phytologist* **66**(3) : 401-408, 1967 | JONES K., *New Phytologist* **57**(2) : 191-210, 1958 | JONES K. & CARROLL C.P., *New Phytologist* **61**(1) : 63-71, 1962 | CARROLL C.P. & JONES K., *New Phytologist* **61**(1) : 72-84, 1962 | RICHARD M. & al., *Molecular Ecol.* **4** : 29-38, 1995 |

ZANDEE M. & GLAS P.C.G., *Proceedings Roy. Neth. Acad. Sci.* (=Koninklijke Akad. Wetenschap. Amsterdam), Ser. C, **85**(3) : 413-437, 1982.

**Hordelymus** : voir tribu des Triticées.

**Hordeum** : voir tribu des Triticées.

### **Koeleria**

Nombre de base  $x=7$ .

ARNOW L.A., *Syst. Bot.* **19**(1) : 6-20, 1994 | BAJON R., in LÖVE A. *Taxon* **34**(4) : 729, 1985 | BAJON R. & al., *Acta bot. Gallica* **143**(4-5) : 251-262, 1996 | PECINKA A. & al., *Annals Bot.* **98** : 117-122, 2006 | QUINTANAR A. & CASTROVIEJO S., *Systematic Bot.* **38**(4) : 1029-1061 | ROBERTSON P.A., *Bulletin Torrey Bot. Club* **101**(3) : 124-129, 1974 | ROLLY B. & al., *Phytochemistry* **27**(8) : 2657-2661, 1988.

La taxonomie et la nomenclature de ce genre ne sont pas encore stabilisées. Depuis les travaux de BAJON & al., aucune étude plus précise n'a été publiée. Pour la France, les cartes de répartition proposées ne sont pas en accord avec ces travaux, ce qui prouve un désaccord entre botanistes de terrain ! *Flora gallica* a adopté la distinction de 3 « espèces » : *K. arenaria* pour les populations diploïdes, *K. macrantha* pour les populations tétraploïdes (« tétraploïdes occidentaux » de BAJON & al.), et *K. pyramidata* pour les polyploïdes supérieurs à 4x.

*K. macrantha* (ou *K. arenaria* (Dumortier) Conert = *K. pyramidata* subsp. *arenaria* (Dumort.) Quintanar & Castroviejo) – Espèce mal définie, chez laquelle divers cytotypes ont été signalés (2x à 10x ; en général 2x ou 4x, les autres comptages méritant une confirmation). En attendant de nouvelles études, nous avons attribué ce nom aux populations diploïdes (2n=14), présentes, dans la région, sur les sables calcaires, et très proches des populations de dunes littorales ; elles correspondent à *K. arenaria* de *Flora Gallica*. *K. macrantha* tétraploïde, au sens de DIXON et des auteurs d'Europe centrale ou d'Amérique du Nord, n'a pas été signalé en Île-de-France par BAJON & al. ; à rechercher cependant, car ce taxon a exactement la même écologie que *K. pyramidata* (voir ci-dessous) !

DIXON J.M., *J. Ecol.* **88** : 709-726, 2000.

*K. pyramidata* – Espèce très complexe, chez laquelle divers cytotypes ont été signalés (2x à 12x). Au sens large, les populations 2x (à rattacher à *K. arenaria* ou *macrantha* ?) sont continentales (à rechercher dans les Alpes) ; les populations 4x (toutes à rattacher à *K. macrantha* ?) semblent souvent montagnardes et localisées à l'est de la France ; elles atteignent cependant la Champagne, ainsi que le Centre. Restent des hauts polyploïdes, correspondant au *K. pyramidata* de *Flora Gallica* ; les 8x n'ont pour l'instant été signalés qu'en montagne, dans les Alpes et le Massif Central ; les 6x se répartissent surtout dans le Sud-Ouest, mais remontent au nord de la Loire. Dans le Bassin parisien, cette espèce est en général représentée par des populations dodécaploïdes (2n=84).

*K. vallesiana* – Espèce présentant plusieurs cytotypes : 2x-4x-6x-8x (2n=14-28-42-56). Cependant, la répartition différant entre les cytotypes, ceux-ci ont été décrits comme des sous-espèces ; les populations octoploïdes n'existent qu'en Afrique du Nord ; pour la France, les populations diploïdes et tétraploïdes restent confinées aux Pyrénées. Les populations régionales, correspondant au type de l'espèce, sont donc hexaploïdes (2n=42).

CALLLOW R.S. & PARKER J.S., *Proceedings Royal Soc. London, Ser. B*, **223**(1233) : 459-473, 1985 | GALLAND N. & KÜPFER P., *Webbia* **38** : 473-490, 1984 | KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 60-72, 1974.

### **Lagurus ovatus**

Espèce diploïde (2n=14).

### **Lolium**

Inclus le genre *Schedonorus* P. Beauv., l'ensemble basé sur  $x=7$ .

BORRILL M. & al., *Cytologia* **41** : 219-236, 1976 | BOSEMARK N.O., *Hereditas* **42** : 189-210, 1956 | KLINGA K., *Hereditas* **107** : 249-256, 1987 | KOPECKY D. & al., *Theoretical Applied Genet.* **113** : 731-742, 2006 | KOPECKY D. & al., *Cytogenetic Genome Research* **124** : 170-178, 2009 | MALIK C.P. & THOMAS P.T., *Caryologia* **19**(2) : 167-196, 1966 | SEAL A.G., *Heredity* **50**(3) : 225-236, 1983 | STAMMERS M. & al., *Heredity* **74** : 19-27, 1995 | TORRECILLA P. & CATALAN P., *Systematic Botany* **27**(2) : 241-251, 2002 | ZWIERZYKOWSKI Z. & NAGANOWSKA B., *Fragmenta Flor. Geobotanica* **41**(2) : 521-536, 1996.

Pris au sens strict, ce genre comprend deux groupes : - d'une part les taxons allogames interfertiles : *L. multiflorum*, *L. perenne* et (à confirmer dans la région) *L. rigidum*

Ces trois taxons fonctionnent comme trois sous-espèces correspondant à des adaptations à trois milieux bien différents : les prairies permanentes pour le Ray-grass anglais, les milieux herbeux mésophiles sur terrain perturbé pour le Ray-grass italien, et les pelouses thermophiles ouvertes ou perturbées pour l'ivraie raide. Les trois sont diploïdes (2n=14). Cependant, des cultivars tétraploïdes (2n=28) ont été créés chez les deux premiers, ainsi que des hybrides, rendant toute détermination délicate. Leur répartition actuelle reste méconnue : étude à poursuivre, en particulier dans les parcelles céréalières.

- d'autre part les taxons autogames, autrefois représentés dans la région par *L. temulentum*, néotaxon archéophyte dans les céréales, depuis longtemps disparu. L'ivraie enivrante, qui tient son nom de la présence d'un champignon endogène à ergotine, est toujours diploïde (2n=14).

Nous avons par ailleurs inclus dans ce genre les espèces séparées par certains auteurs dans le genre *Schedonorus*, à cause des possibilités d'hybridation entre toutes ces espèces allogames.

*L. pratense* – Espèce représentée en Île-de-France par la sous-espèce *pratense* diploïde (2n=14). La sous-espèce *apenninum* (De Notaris) Banfi & al.

tétraploïde, est montagnarde (au-dessus de 1300 m). Le type peut présenter jusqu'à 14 chromosomes accessoires, reconnaissables à leur très petite taille par rapport aux chromosomes normaux. Par ailleurs des cultivars autotétraploïdes ont été créés artificiellement : ils génèrent parfois des individus aneuploïdes peu persistants. Enfin des individus triploïdes apparaissent fréquemment chez les hybrides entre cette espèce et les autres Ray-grass allogames diploïdes. L'absurdité de séparer un genre *Schedonorus* tient non seulement dans cette facilité d'hybridation, mais aussi dans la quasi homologie entre les génomes de *F. pratensis* et *L. multiflorum* ! La sous-espèce *apenninum* possède deux génomes très proches mais malgré tout différenciés.

CENCI C.A. & al., *Webbia* **44**(2) : 255-270, 1990 | ESSAD S., *Annales Amélioration Pl.* **16**(1) : 5-41, 1966 | LEWIS E.J., *Genetica* **47**(1) : 59-64, 1977 | RASKINA O.M. & al., *Chromosome Research* **3**(1) : 66-68, 1995.

Les deux autres espèces locales sont allohexaploïdes ( $2n=42$ ) : *L. arundinaceum* (subsp. *arundinaceum*) et *L. giganteum*. Elles contiennent vraisemblablement un génome de *L. pratense*. Pour *L. arundinaceum*, le génome tétraploïde complémentaire pourrait correspondre à celui de la subsp. *fenas* (Lag.) Banfi & al. (= *Schedonorus interruptus* (Desf.) Tzvelev), plante riveraine du Sud-Est de la France. Là aussi, les généticiens ont opéré divers croisements et créations d'autopolyploïdes générant des valences chromosomiques variées (*pratense* 4x, *giganteum* 8x...). Ils ont également créé des cultivars allo-tétraploïdes entre plusieurs espèces diploïdes (*L. perenne* x *L. pratense*...), ou allo-octoploïdes (*L. multiflorum* x *L. giganteum*...).

CANTER P.H. & al., *Theoretical Applied Genet.* **98** : 809-814, 1999 | HUMPHREYS M.W. & al., *Heredity* **75** : 171-174, 1995 | MALIK C.P. & TRIPATHI R.C., *Zeitschrift Biologie* **116**(5) : 332-339, 1970 | MORGAN W.G. & al., *Plant Breeding* **101** : 335-343, 1988 | ZWIERZYKOWSKI Z. & al., *Chromosome research* **16** : 575-585, 2008.

**Melica** : voir tribu des Mélicées.

### *Mibora minima*

Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

ORTIZ S. & al., *Nordic J. Bot.* **19** : 581-586, 1999.

### *Micropyrum tenellum*

Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

### *Milium*

Nombre ancestral  $x=7$  instable. Le genre *Milium* montre une grande variabilité du nombre de chromosomes, avec des nombres gamétiques de  $x=4-5-7-9$ . Les nombres basés sur 5 puis 4 (*M. vernale* M. Bieb., pour la France) correspondent à des plantes annuelles plus évoluées. Par allopolyploïdisation entre  $x=4$  et  $x=7$ , on obtient  $x=11$  présenté par l'espèce annuelle *M. montianum* Parlatores existant dans le Sud-Est de la France.

*M. effusum* – Espèce présentant trois cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=14-28-42$ ). Les populations hexaploïdes ont été séparées en une sous-espèce décrite de Géorgie : subsp. *schmidtianum* (C. Koch) Cvelev. Des populations diploïdes ont été signalées en Russie, et confirmées en Suisse. Elles seraient relictuelles et réfugiées dans une aire arctico-alpine : à rechercher dans nos Alpes. Il pourrait s'agir d'un des parents du millet dont le génome est allotétraploïde ! Restent donc les populations tétraploïdes ( $2n=28$ ), très largement réparties, et correspondant certainement aux populations franciliennes.

BENNETT S.M. & THOMAS S.T., *Genome* **34**(6) : 868-878, 1991.

**Nardus** : voir tribu des Nardées.

### *Phalaris arundinacea*

Espèce présentant en France trois cytotypes ( $2x-4x-6x$ ) dont les répartitions sont différentes, ce qui permet d'envisager des sous-espèces. Ainsi, les populations diploïdes sont localisées en Corse : subsp. *rotgesii* (Husnot) Kerguelen. A l'opposé, les populations hexaploïdes remplacent le type en climat subméditerranéen : subsp. *oehlerii* Pilger. La plante régionale correspond donc au type tétraploïde ( $2n=28$ ), distinct par les petits épillets (4-5mm).

AMBASTHA H.N.S., *Genetica* **28** : 64-98, 1956 | ANDERSON D.E., *Iowa State J. Sci.* **36**(1) : 1-96, 1961 | BALDINI R.M., *Webbia* **49**(2) : 265-329, 1995 | SCHIFINO M.T. & al., *Cytologia* **50** : 89-99, 1985.

### *Phleum*

Nombre de base  $x=7$  ( $2x$  à  $8x$ ).

NATH J., *Euphytica* **16** : 267-282, 1967.

*P. arenarium* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

*P. phleoides* – Espèce présentant deux cytotypes :  $2x-4x$  (avec des  $3x$  occasionnels). Les individus tétraploïdes semblent rares, résultant semble-t-il de l'existence de gamètes non réduits ; ils peuvent donc être considérés comme accidentels. Les populations diploïdes ( $2n=14$ ) ont été particulièrement étudiées pour la fréquence de chromosomes B (0 à 8). Les seuls comptages tétraploïdes répétés proviennent d'Europe orientale (Russie ; Arménie) et pourraient tous correspondre à *P. montanum* C. Koch.

BÖCHER T.W., *Botaniska Notiser* **1950**(3) : 353-368, 1950 | BOSEMARK N.O., *Hereditas* **42** : 443-466, 1956 | JOACHIMIAK A., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.* **21**(1) : 65-73, 1978.

*P. pratense* – Espèce très complexe chez laquelle trois cytotypes ont été signalés :  $2x-4x-6x$  (plus des individus  $8x$  accidentels). La sous-espèce *nodosum* correspondrait aux deux premiers cytotypes : elle est en général diploïde ( $2n=14$ ), le cytotype tétraploïde semblant surtout représenté, en France, dans les garrigues méridionales (signalé dans toute l'Europe méridionale, mais remontant jusqu'au sud de la Pologne). Hors du Midi de la France, les populations tétraploïdes semblent fréquentes en Italie, mais aussi en Europe centrale. Leur variabilité mérite des études

complémentaires ; les cytotypes autotétraploïdes étudiés par certains auteurs pourraient ne pas correspondre à la totalité des tétraploïdes. L'étude de populations tétraploïdes d'Europe occidentale montre une faible proportion de quadrivalents ; il s'agit soit d'un autotétraploïde ayant subi une diploïdisation, soit d'un tétraploïde segmentaire, c'est-à-dire formé à partir de deux populations diploïdes très proches mais suffisamment différenciées génétiquement.

CENCI C.A., *Giornale Bot. Italiano* **113** : 145-155, 1979 | NIELSEN E.L. & NATH J., *Euphytica* **10** : 343-350, 1961.

La sous-espèce *pratense* est considérée comme allohexaploïde. Très souvent cultivée, elle a migré à partir des parcelles fourragères, au point qu'il est devenu impossible de localiser les populations sauvages originelles. Celles-ci, sans doute réfugiées dans des milieux moins eutrophes, y adoptent une stature grêle et sont alors très difficiles à séparer de la sous-espèce diploïde. L'origine du génome reste controversée ; nous adopterons pour l'instant l'hypothèse vraisemblable d'un génome constitué par un élément autotétraploïde (ou presque) issu de la sous-espèce *nodosum*, associé à un génome de *P. alpinum* (subsp. *rhaeticum* Humphries). Cette dernière espèce aurait apporté les seuls caractères permettant de distinguer les hexaploïdes : les glumes à arête et cils plus développés. La situation semble complexe en région méditerranéenne où les deux sous-espèces pourraient s'avérer polyphylétiques, et où existe aussi un cytotype octoploïde à confirmer.

CAI Q. & BULLEN M.R., *Genome* **34** : 52-58, 1991 | CENCI C.A. & al., *Willdenowia* **14**(2) : 343-353, 1985 | JOACHIMIAK A. & KULA A., *Plant Syst. Evol.* **188** : 17-30, 1993 | JOACHIMIAK A. & KULA A., *Plant Syst. Evol.* **203** : 11-25, 1996 | JOACHIMIAK A. & KULA A., *J. Applied Genet.* **38**(4) : 463-470, 1997 | KULA A., *Fragmenta Floristica Geobot.* **33**(3-4) : 257-265, 1988 | NORDENSKIÖLD H., *Hereditas* **35** : 190-202, 1949 | PERNY M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **157** : 475-485, 2008 | STEWART A.V. & al., in YAMADA T. & SPANGENBERG G., *Molecular Breeding of Forage and Turf* : 71-81, 2009.

## Poa

Nombre de base  $x=7$  ( $2x$  à  $18x$ ). La plupart des espèces vivaces de pâturins présentent une apomixie qui fixe différents cytotypes (série euploïde et nombreux aneuploïdes). Ces cytotypes ne semblent que rarement structurés ; une forte variabilité intrapopulationnelle montre leur faible dépendance environnementale. Il est donc impossible de prévoir la valence d'une population. Une preuve de cette instabilité : un même cultivar de Pâturin des prés, donc a priori monophylétique d'origine récente, a montré une variabilité allant de  $5x$  à  $15x$  ( $7x$  et  $10x$  dominants). Pour les espèces vivaces indigènes, seul *P. trivialis* ne présente aucune apomixie ; à remarquer qu'il s'agit du seul pâturin vivace capable de fonctionner comme plante annuelle dans les céréales.

DUCKERT-HENRIOD M.M. & FAVARGER C., *Mémoires Soc. Helvétique Sci. Nat.* **100** : 1-130, 1987 | KELLEY A.M. & al., *Crop Science* **49** : 1395-1402, 2009 | PATTERSON J.T. & al., *Genome* **48** : 76-87, 2005 | PORTAL R., *Poa* de France,

Belgique et Suisse : 303 pp., 2005 | RODIONOV A.V. & al., *Russian J. Genetics* **46**(12) : 1407-1416, 2010 | SORENG R.J. & al., in SEBERG O. & al. *Diversity, phylogeny, and evolution in the Monocotyledons* : 619-643, 2010 | STOEVA M.P., in LÖVE A., *Taxon* **26**(5-6) : 560, 1977.

*P. annua* – Nous concevons cette espèce comme un complexe à trois pôles, souvent traité en trois espèces, mais que nous préférons regrouper en trois sous-espèces. Deux de ces sous-espèces sont, en France, strictement diploïdes : subsp. *exilis* (= *P. infirma* Kunth), annuelle hivernale subméditerranéenne à cycle très court, et subsp. *supina* (Schrader) Link (= *P. supina* Schrader), plante stolonifère hygrophile de haute montagne. En France, les aires de ces deux taxons sont nettement séparées par leurs écologies divergentes. L'hybridation de ces deux plantes a donné naissance à la subsp. *annua*, allotétraploïde ( $2n=28$ ) : suivant le milieu, cette sous-espèce peut mimer l'un ou l'autre de ses parents. En Île-de-France, la subsp. *annua* colonise tous les milieux ouverts, tandis que la subsp. *exilis* se naturalise ponctuellement en zones urbaines.

CHRTEK J. & JIRASEK V., *Preslia* **34** : 40-68, 1962 | KAUR H. & al., *Cytologia* **75**(3) : 313-318, 2010 | TUTIN T.G., *Watsonia* **4** : 1-10, 1957.

*P. bulbosa* – Plante présentant divers cytotypes :  $2x$  à  $8x$  ( $2n=14$  à  $58$ ). L'apomixie permet une fréquence importante des cytotypes impairs ( $3x$ - $5x$ - $7x$ ) en partie fertiles. Les  $4x$  et  $6x$  dominant.

*P. chaixii* – Espèce diploïde ( $2n=14$ ).

*P. compressa* – Plante présentant divers cytotypes :  $5x$  à  $10x$  ( $2n=35$  à  $70$  ;  $2x$  rares à confirmer). Le cytotype dominant semble hexaploïde ( $2n=42$ ).

*P. nemoralis* – Plante présentant divers cytotypes :  $2x$  à  $10x$  ( $2n=14$  à  $70$ ). Cependant, la plupart des populations correspondent aux cytotypes tétra- et hexaploïdes ( $2n=28$ - $42$ ). Les diploïdes semblent plus fréquents dans le Midi ; peut-être à rechercher dans les milieux primaires.

*P. palustris* – Plante présentant divers cytotypes :  $3x$  à  $10x$  ( $2n=21$  à  $70$ ), mais en général tétraploïde ( $2n=28$ ).

*P. pratensis* – Nous concevons cette espèce apomictique comme un complexe à trois pôles souvent traités en trois espèces, mais que nous préférons regrouper en trois sous-espèces (toutes apomictiques). La subsp. *pratensis* colonise tous les milieux herboux, en particulier les prairies légèrement dégradées et les bords de champs : elle est souvent semée comme graminée fourragère ou pour assurer l'enherbement de parcs ou d'entre-rangs de vergers. Les deux autres sous-espèces ont une écologie plus stricte : stratégie peu stolonifère de la subsp. *angustifolia* sur des pelouses sèches et stables, stratégie très stolonifère de la subsp. *latifolia* sur des terrains sablonneux ou graveleux perturbés. Nous traiterons les trois sous-espèces ensembles : la compréhension de la répartition des différents

cytotypes mérite des travaux complémentaires. Les populations vont du niveau 2x (? accidentels : les nombres inférieurs à 4x correspondent à des haploïdes issus de nombres plus élevés) à 18x, le plus souvent entre 7x et 13x (parfois dans une même population). Mais comme indiqué dans l'introduction au genre *Poa*, le nombre de chromosomes n'est lié à aucun facteur écologique ; l'introduction de nombreux cultivars a certainement opacifié une éventuelle structuration naturelle. Des travaux faits sur un cultivar fondamentalement dodécaploïde ont montré que l'apomixie permet non seulement l'entretien d'une forte aneuploïdie, mais aussi l'apparition d'individus polyhaploïdes (donc environ hexaploïdes dans ce cas), et d'individus 18x par intervention de gamètes non réduits. Il est donc très difficile d'estimer le nombre originel qui a donné naissance à ce complexe.

AKERBERG E., *Hereditas* **28**(1-2) : 1-126, 1942 | BARLING D.M., *Watsonia* **5**(3) : 163-173, 1962 | HUFF D.R. & BARA M., *Theoretical Applied Genet.* **87**(1-2) : 201-208, 1993 | MUROVEC J. & al., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, **51**(2) : 45-52, 2009 | NISSEN O., *Agronomy J.* **42**(3) : 136-144, 1950 | SPECKMANN G.J. & VAN DIJK G.E., *Euphytica* **21** : 171-180, 1972.

*P. trivialis* – Espèce présentant deux cytotypes : 2x et 4x ? (2n=14-28). Cependant l'ensemble des sous-espèces semble fondamentalement diploïde. Les individus tétraploïdes parfois cités dans la littérature paraissent accidentels (peut-être endopolyploïdie).

BOSEMARK N.O., *Hereditas* **43**(2) : 236-297, 1957.

### *Polypogon*

Nombre de base x=7. Il est important de noter que ce genre est plus ou moins interfertile avec le genre *Agrostis*, ce qui peut justifier leur regroupement. *P. viridis* a d'ailleurs été récemment inclus dans *Polypogon*. Les relations entre ces deux genres très proches méritent des études complémentaires. Ces études pourraient permettre de comprendre l'origine tétraploïde des deux espèces présentes en Île-de-France.

BJÖRCKMAN S.O., *Symbolae Bot. Upsalienses* **17**(1) : 87-112, 1960 | ZHAO H. & al., *Euphytica* **156** : 227-235, 2007.

*P. monspeliensis* – Espèce tétraploïde (2n=28). Cette espèce pourrait contenir le génome de *P. maritimus* Willd. associé à un génome d'*Agrostis* (peut-être voisin du nouveau genre *Neoschischkinia* Tzvelev).

*P. viridis* – Espèce tétraploïde (2n=28).

### *Puccinellia distans*

Espèce hexaploïde (2n=42). À rajouter à la Flore d'Île-de-France (N° : sténonaturalisée) ! Cette espèce devient abondante sur le bord des chaussées bénéficiant d'un salage hivernal. Elle se comporte comme *Cochlearia danica*, mais avec un cycle beaucoup plus tardif.

JONES B.M.G. & NEWTON L.E., *Watsonia* **8** : 17-26, 1970 | MORAVCOVA L. & al., *Preslia, Praha*, **73** : 161-172, 2001.

### *Rostraria cristata*

Espèce très originale par son nombre de base x'=13, diploïde (2n=26). Ce nombre est certainement dérivé par dysploïdie de 2x=14 ; ce taxon est donc en fait hypotétraploïde.

### *Sesleria caerulea*

Espèce tétraploïde (2n=28). Tous les taxons voisins de cette espèce sont également tétraploïdes (voire octoploïdes).

BIELECKI E., *Acta Soc. Botanicorum Poloniae* **24**(1) : 145-162, 1955 | BUDZAKOVA M. & al., *Preslia* **86** : 245-277, 2014 | DALE A., *Watsonia* **13**(1) : 51-53, 1980 | KÜPFER P., *Boissiera* **23** : 54-55, 1974 | LAZAREVIC M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **179** : 126-143, 2015 | LYSAK M.A. & DOLEZEL J., *Caryologia* **51**(2) : 123-132, 1998.

*Stipa* : voir tribu des Stipées.

### *Trisetum flavescens*

Espèce présentant deux cytotypes principaux : 2x et 4x (2n=14-28). Le taxon largement répandu dans les prairies planitiaires correspond au cytotype tétraploïde (2n=28). Les populations diploïdes occupent des biotopes relictuels en montagne (exemple de la sous-espèce *purpurascens* (DC.) Arcangeli, dans les Alpes). Cette espèce mérite des études complémentaires, non seulement pour préciser la répartition des diploïdes, mais aussi pour expliquer les mentions répétées d'une série euploïde basée sur x=6 (2n=12-24-36), ainsi que la parenté avec les populations hexaploïdes (2n=42) d'Afrique du Nord.

FREY L., *Fragmenta Flor. Geobotanica* **37**(2) : 443-475, 1992.

### *Vulpia*

Genre polyphylétique, s'hybridant avec *Festuca rubra*, qu'il faudrait donc peut-être inclure, au moins partiellement, dans le genre *Festuca* ! Ce genre a une origine très complexe, polyphylétique ; les taxons allopolyploïdes résultent d'hybridations entre des taxons assez éloignés, et jettent des ponts pour réunir différents phylums. Ce schéma ne peut devenir monophylétique que par un éclatement extrême, ou par une conception très élargie du genre *Festuca*. Cette dernière option semble la seule à ne pas bouleverser la nomenclature ; en effet, le genre *Vulpia* et les petits genres voisins rendent le genre *Festuca* paraphylétique : nécessité de séparer les fétuques ovines des fétuques rouges !

AINSCOUGH C.M. & al., *Watsonia* **16** : 143-151, 1986 | AUQUIER P. & RENARD R., in LÖVE A., *Taxon* **26**(4) : 452, 1977 | COTTON R. & STACE C.A., *Genetica* **46**(2) : 235-255, 1976 | DIAZ-PEREZ A.J. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **79** : 92-105, 2014 | STACE C.A. & COTTON R., *Watsonia* **10** : 119-138, 1974 | STACE C.A. & AINSCOUGH M.M., *Plant Systematics Evol.* **147**(3-4) : 227-236, 1984.

Trois espèces diploïdes (2n=14) : *V. bromoides*, *V. membranacea*, *V. unilateralis*. Ces trois espèces représentent trois génomes nettement différents. La plus isolée reste *V. unilateralis*, plus proche de *Narduroïdes* Rouy que des autres vulpies ! Par contre

le génome de *V. bromoides* s'apparente nettement à celui des fétuques rouges (*F. rubra* subsp. *rivularis*).

*V. ciliata* – Espèce tétraploïde (2n=28 pour les deux sous-espèces). Cette espèce pourrait provenir d'un génome de type « *bromoides-muralis* » associé à un génome de type « *Psilurus* Trin. ».

WATKINSON A.R. & al., *J. Ecol.* **86** : 690-705, 1998.

*V. myuros* – Espèce allohexaploïde (2n=42). Cette espèce pourrait contenir le génome 4x de *V. ciliata*, auquel se rajoute un génome de type « *bromoides-muralis* ».

Sous-famille des ARUNDINOÏDEES : nombre ancestral sans doute  $x=12$ . Cette sous-famille a subi une réduction drastique dans les classifications récentes. Dans son acception étroite (tribu des Arundinées) elle dérive certainement de  $x=12$ , nombre également présent chez des groupes voisins comme la sous-famille des Centothécoidées, si tant est que cette dernière ait une autonomie. On observe dans ce groupe de nombreux cas de dysploïdie : 11-10-9.

### *Molinia caerulea*

Espèce basée sur  $x=9$ , présentant de nombreux cytotypes : 4x à 12x. Les comptages 6x et 10x pourraient être accidentels ; trois cytotypes dominant : 4x-8x-12x. Certains auteurs proposent un démembrement de cette espèce. Ainsi, MILKOVITS & BORHIDI (1986) considèrent 10 taxons rien qu'en Hongrie (alors que le complexe a une large répartition circumboréale) ; rien moins que 8 espèces dont 5 nouvelles pour la science. Cette étude analytique « mégalo » ne se base que sur les cytotypes et des caractères anatomiques : ce qui correspond à notre niveau variétal ! Faute de discussion sur les autres conceptions, elle crée une grande confusion ; ainsi le nombre décaploïde est-il cité dans la littérature aussi bien pour « *M. litoralis* Host », que pour « *M. arundinacea* Schrank », positions exclues par les auteurs ci-dessus ; le taxon que nous appelons subsp. *arundinacea* en France n'a rien à voir avec celui décrit sous ce nom dans cette révision... Par contre il correspond à celui décrit par FREY (1975 et 1976). Heureusement, d'autres auteurs ont révisé ce complexe en Europe centrale en revenant à une conception raisonnable (DANSAK & al.). D'après eux, le cytotype octoploïde (séparé en *M. arundinacea* subsp. *freyi* Dancak) reste localisé à l'Europe de l'Est, sur une aire disjointe du cytotype dodécaploïde ; donc absent de France. Les comptages 10x devraient tous être revus ; la cytométrie de flux n'indique que des dodécaploïdes en Europe centrale ; reste à confirmer ce cytotype 10x dans la seule région franco-suisse où il a été signalé. Le cytotype 6x ne semble confirmé qu'en présence de tétraploïdes, et découle sans doute de fécondations par des gamètes non réduits (éventuellement d'hybridations dans les

populations mixtes). Nous considérons une seule espèce en France, avec deux sous-espèces : le type tétraploïde (avec 6x accidentels), et la subsp. *arundinacea* (Schrank) K. Richter 10-12x, dont la répartition mérite des études complémentaires (présente surtout dans le Sud-Est). Nous pensons qu'il n'y a en Île-de-France que des populations très variables de la subsp. *caerulea*, parfois très robustes et à inflorescences étalées (souvent prises pour *arundinacea* dans la littérature), mais à pièces florales de taille modeste ; toutes devraient être tétraploïdes (2n=36). Les populations de zones tourbeuses à inflorescences très condensées et en général très colorées pourraient constituer un écotype ; elles correspondent sans doute à la var. *subspicata* (Figert) Ascherson & Graebner.

DANCAK M. & al., *Preslia* **84** : 351-374, 2012 | FREY L., *Fragmenta Flor. Geobot.* **21**(1) : 21-50, 1975 | FREY L., *Fragmenta Flor. Geobot.* **22**(3) : 275-279, 1976 | GUINCHET M. & LEMEE G., *Revue Gén. Bot.* **57** : 565-593, 1950 | MILKOVITS I. & BORHIDI A., *Symbolae Bot. Upsaliensis (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27**(2) : 139-145, 1986.

### *Phragmites australis*

Espèce basée sur  $x=12$ , présentant de nombreux cytotypes (2x à 12x), compliqués par des aneuploïdes. Les diploïdes ancestraux semblent avoir disparu (toutes les espèces endémiques voisines de *P. australis* sont tétraploïdes) ; une population diploïde trouvée en Camargue a sans doute une origine récente accidentelle, et ne peut pas représenter le cytotype originel. Les populations hexaploïdes-dodécaploïdes sont très rares, et les triploïdes très disséminées : elles sont donc le plus souvent 4x ou 8x. En France, les octoploïdes restent localisés au littoral méditerranéen. En plaine tempérée, la plante doit donc être tétraploïde (2n=48) ; des individus aneuploïdes peuvent cependant apparaître dans les populations (2n allant de 42 à 54) ; la même situation s'observe en Amérique du Nord, avec une forte aneuploïdie au niveau tétraploïde allant de 2n= 42 à 2n=59.

Ces populations 4x pourraient résulter de l'association de deux génomes suffisamment différents pour que la méiose ne présente que des bivalents. En conséquence, les 6x, sans doute issus de l'hybridation entre 4x et 8x, ont une moindre fertilité qui expliquerait leur faible fréquence (fonctionnellement 3x).

La variabilité de chaque génotype surpasse largement les différences éventuelles entre génotypes, si bien qu'il est impossible de les détecter par leur morphologie.

ACHENBACH L. & al., *AoB PLANTS* **pls017** : 12 p., 2012 | CLEVERING O.A. & LISSNER J., *Aquatic Botany* **64**(3-4) : 185-208, 1999 | DJEBROUNI M., *Folia Geobotanica Phytotax.* **27**(1) : 49-59, 1992 | GERVAIS C. & al., *Canadian J. Bot.* **71**(10) : 1386-1393, 1993 | GORENFLOT R. & al., *Coll. Int. C.N.R.S.* **235** : 165-173, 1975 | GORENFLOT R. & al., *Webbia* **38** : 715-721, 1984 | HANSEN D.L. & al., *Aquatic Botany* **86** : 269-279, 2007 | LAMBERTINI C. & al., *Plant Systematics Evol.* **258** : 161-182, 2006 | PAUCA-COMANESCU M. & al., *Aquatic Botany* **64**(3-4) : 223-234, 1999.

Sous-famille des DANTHONIOÏDEES : nombre ancestral  $x=6$  ? Cette sous-famille a sa plus grande diversité dans l'hémisphère Sud. La plupart des genres possèdent au moins  $2n=24$  ou  $36$  ; difficile de déterminer le nombre ancestral entre  $6-9-12$  ! On retrouve la même ambiguïté à la base des Chloridoïdées avec la tribu voisine des Centropodiées : seulement deux genres basés sur  $9$  et  $12$ . Qu'il soit dérivé ou non par dysploïdie, le nombre  $x=6$  peut servir de nombre de base pour la sous-famille car diverses espèces possèdent  $2n=12$  (en France *Schismus barbatus* (L.) Thellung). La polyploïdie est très prononcée : sur cette base les nombres varient de  $2x$  à  $26x$  !

LINDER H.P. & VERBOOM G.A., *Telopea* 6(4) : 597-627, 1996  
| LINDER H.P. & al., *Annals Missouri Bot. Garden* 97(3) : 306-364, 2010.

### *Danthonia*

$3x$  à environ  $16x$  sur une base  $6$  (en général  $4x$ ). Les auteurs divergent sur la conception de ce genre. Des études récentes réduisent le genre à un peu plus d'une vingtaine d'espèces ; la plupart possèdent  $2n=36$  et pourraient suggérer un nombre secondaire paléopolyploïde  $x'=18$ . Cependant, *D. decumbens* peut avoir  $2n=24$ , et le genre voisin *Rytidosperma* Steud. possède  $2n=24$ . Le nombre de base serait donc  $x=12$  ou  $6$ .

*D. decumbens* – Espèce basée sur  $x=6-12$ . Espèce présentant deux cytotypes : une sous-espèce *decipiens* O. Schwarz & Bässler à  $2n=24$ , d'Europe centrale et orientale (n'atteignant pas la France), et la sous-espèce type, largement répandue, à  $2n=36$ . Sur la base  $6$ , la plante francilienne est donc hexaploïde.

SCHWARZ O. & BÄSSLER M., *Österreichische Bot. Z.* 111(2-3) : 193-207, 1964.

Sous-famille des CHLORIDOÏDEES : nombre de base originel peut-être  $x=12$ , mais ce nombre ne concerne que très peu d'espèces proches de la souche de la sous-famille (*Centropodia glauca* (Nees) Cope) ; ce nombre a de suite subi une dysploïdie à  $x=10$ , ensuite poursuivie à  $x=9-8-7-6-5$ . La grande majorité des espèces sont basées sur  $x=10$ , avec une dysploïdie fréquente à  $x=9$ , comme chez la sous-famille voisine des Panicoïdées (ci-après). Des études très fines ont montré que, chez les Panicoïdées, ce génome à  $10$  chromosomes serait paléopolyploïde, formé de l'association de deux génomes à  $5$  chromosomes ! Certains auteurs, utilisant l'argument de l'existence de graminées à  $2n=10$ , ont suggéré un nombre de base de  $5$ . Selon la conception adoptée ici du nombre de base, nous ne souscrivons pas à cette suggestion. Les taxons à  $2n=10$  sont dérivés, et, même s'il s'agit d'un retour au nombre originel (?), nous préférons choisir  $x=12-10$  qui est sans doute le nombre paléopolyploïde de l'ancêtre commun aux Chloridoïdées et Panicoïdées.

ROODT R. & SPIES J.J., *Taxon* 52(3) : 555-566, 2003.

Nous avons admis trois tribus dans cette sous-famille : Cynodontées, Eragrostidées, Zoysiées.

### Tribu des Cynodontées.

#### *Cynodon dactylon*

Espèce en général basée sur  $x=9$  ( $x=10$  douteux, signalé par certains auteurs, devrait être vérifié, en faisant attention à la présence fréquente de chromosomes B), et présentant deux cytotypes principaux :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=18$  et  $36$ , plus des individus aneuploïdes), avec parfois des triploïdes d'origine certainement hybride. De rares populations  $5x$  ou  $6x$  ( $2n=45-54$ ) ont été signalées ; des prospections précises ont permis cependant de repérer les cinq cytotypes (présents en Turquie, par exemple). Ces cytotypes polyploïdes ont pu également être disséminés comme cultivars ; ces cultivars peuvent aussi avoir des origines complexes faisant intervenir d'autres espèces (les cultivars stériles les plus utilisés sont des hybrides triploïdes entre *C. dactylon*  $4x$  et *C. transvaalensis* Burtt-Davy  $2x$ ). Pour les besoins de l'amélioration des plantes, les généticiens ont créé des individus auto- $4x$  et allo- $6x$  par action de la colchicine. Au Sri Lanka, les populations diploïdes semblent calcifuges, alors que les tétraploïdes dominant et affectionnent les sols neutrocalcicoles. En Iran, la domination des populations tétraploïdes semble encore plus marquée. En Inde, localement, les clones triploïdes stériles occupent la place grâce à une forte multiplication végétative. La part prise par chaque cytotype semble donc très variable suivant les régions et les conditions environnementales. D'après HARLAN & al., les populations diploïdes se distinguent par des parties aériennes plus robustes, et des rhizomes grêles et profonds à comportement essentiellement monopodique. Ils les séparent en une variété *aridus* Harlan & De Wet dont la limite ouest pourrait se situer en Turquie. Toutes les populations françaises appartiennent à la var. *dactylon* et seraient tétraploïdes ( $2n=36$ ) : sans doute allotétraploïdes. Des expériences d'hybridation semblent exclure d'autres espèces de *Cynodon* comme parents potentiels. La var. *dactylon*  $4x$  se serait formée par hybridation infraspécifique entre deux variétés diploïdes : peut-être var. *aridus* ci-dessus associée à un génome de la var. *afghanicus* Harlan & De Wet ? Par contre la méiose de certains  $6x$  est irrégulière, montrant l'homologie de deux des génomes : donc formation soit par doublement d'un hybride triploïde, soit par l'intervention de gamètes non réduits.

ASSEFA S. & al., *Genome* 42(3) : 465-474, 1999 | De SILVA P.H.A.U. & SNAYDON R.W., *Annals Bot.* 76 : 535-537, 1995 | De WET J.M.J. & HARLAN J.R., *Taxon* 19(4) : 565-569, 1970 | ETEMADI N. & al., *Int. J. Agric. Biology* 8(2) : 198-202, 2006 | GULSEN O. & al., *Theoretical Applied Genetics* 118 : 1309-1319, 2009 | GUPTA P.K. & SRIVASTAVA A.K., *Caryologia* 23(1) : 29-35, 1970 | HARLAN J.R. & al., *American J. Bot.* 56(8) : 944-950, 1969 | HARLAN J.R. & al., *Euphytica* 19(4) : 465-469, 1970 | KANG S.-Y. & al., *Molecules and Cells* 25(2) : 163-171, 2008 | TRIPATHI R.C. & al., *Biologisches Zentralblatt*

96 : 423-435, 1977 | WU Y.Q. & al., *Genome* 47 : 689-696, 2004 | WU Y.Q. & al., *Crop Science* 46 : 917-926, 2006.

### *Tragus racemosus*

Espèce tétraploïde, basée sur  $x=10$  ( $2n=40$ ).

Tribu des **Eragrostidées** (parfois incluse dans la précédente).

### *Eragrostis*

Nombre de base  $x=10$ . Les grandes difficultés de détermination ont généré des comptages erronés : nombreuses vérifications à poursuivre !

JONES B.M.G. & al., *Annals Bot.* 42(6) : 1369-1373, 1978 | KOCH S.D., *Illinois Biol. Monographs* 48 : 74 p., 1974 | PORTAL R., *Eragrostis* de France et de l'Europe occidentale : 431 pp., 2002 | RICCIERI C., *Webbia* 35(2) : 323-354, 1982.

*E. cilianensis* – Espèce diploïde ( $2n=20$ ). Quelques comptages à  $2n=40$  douteux, à vérifier (parfois accidentels au milieu des  $2x$ ).

*E. curvula* – Cette espèce appartient à un complexe de taxons traités à des niveaux très variables suivant les auteurs. Comme souvent, dans ce genre de cas, il vaut certainement mieux concevoir une espèce biologique de conception assez large. Les différents cytotypes ( $2n=20-40-50-60-70-80$ ) ne correspondent pas strictement aux différents taxons ; le problème se complique par l'existence de cultivars utilisés pour améliorer la valeur fourragère de zones semi-arides. D'autre part, la plupart de ces taxons peuvent se reproduire par apomixie ! Cependant, il semble que les populations correspondant au type de *E. curvula* soient tétraploïdes ( $2n=40$ ) ; encore faudrait-il vérifier que les plantes naturalisées dans la région (surtout sur ballasts) appartiennent bien à ce type.

CARDONE S. & al., *Euphytica* 151 : 263-272, 2006 | SPIES J.J., *Bothalia* 14(1) : 119-122, 1982 | VORSTER T.B. & LIEBENBERG H., *Bothalia* 12(2) : 21221, 1977.

*E. mexicana* – Espèce hexaploïde ( $2n=60$ ). Ce nombre vaut pour toutes les sous-espèces, dont la subsp. *virescens*.

SANCHEZ VEGA I. & KOCH S.D., *Boletín Sociedad Bot. México* 48 : 95-112, 1988.

*E. minor* – Espèce généralement tétraploïde ( $2n=40$ ). La détermination des comptages à  $2n=20(-30)$  devrait être revue. Cette espèce semble proche de *E. mexicana* (ci-dessus), sa cousine américaine qui pourrait avoir un génome maternel en commun.

*E. pectinacea* – Espèce hexaploïde ( $2n=60$ ) : comptages à  $2n=40$  douteux, à vérifier.

*E. pilosa* – Espèce tétraploïde ( $2n=40$ ). Ce nombre est valable pour les deux sous-espèces. Les autres comptages,  $2x$  ou  $5x-6x$ , doivent être pour l'instant écartés, étant donnés les forts risques de confusion : analyse précise du complexe à poursuivre. Cette espèce semble génétiquement très proche de *E. tef* (Zucc.) Trotter, céréale localisée aux plateaux éthiopiens, au point d'en être sans doute le parent sauvage.

Tribu des **Zoysiées** : nombre de base sans doute  $x=10$ . D'après les résultats de phylogénie moléculaire, il serait logique d'inclure le genre *Crypsis* ci-après dans le genre *Sporobolus* !

### *Crypsis alopecuroides* (= *Sporobolus alopecuroides*)

Espèce basée sur  $x=8$  ?, diploïde ( $2n=16$ ). Les seuls comptages précis ont été obtenus en Amérique du Nord où la plante est introduite. Les quatre taxons du genre présents aux USA possèdent ce nombre de base de  $x=8$  ! Curieusement, divers comptages ponctuels plus anciens, effectués dans le genre *Crypsis*, ont abouti à un nombre de base de  $x=9$  ; il serait donc utile de confirmer ces résultats sur du matériel européen. Ces nombres 9 et 8 sont sans doute dérivés de  $x=10$  par dysploïdie descendante.

HAMMEL B.E. & REEDER J.R., *Systematic Botany* 4(4) : 267-280, 1979.

### *Sporobolus*

Genre présentant trois nombres de base principaux,  $x=6-9-10$ . Les avis divergent sur les explications de cette variabilité. En se basant sur la phylogénie moléculaire, la tribu des Zoysiées est basée sur le genre *Zoysia* à  $x=10$ . On peut donc concevoir que ce nombre est ancestral pour le genre *Sporobolus* (présent chez environ le quart des espèces). Le nombre le plus fréquent  $x=9$  peut correspondre à une dysploïdie descendante ; cependant, l'existence d'espèces à  $x=6$  introduit une ambiguïté car  $2n=36$  et 54 peuvent provenir des deux nombres de base !

PETERSON P.M. & al., *Taxon* 63(6) : 1212-1243, 2014.

*S. indicus* – Espèce appartenant à un groupe complexe où l'on retrouve l'ambiguïté de tout le genre : certains taxons fonctionnent sur  $x=6$ , d'autres apparemment sur  $x=9$ . Les difficultés de détermination sont telles qu'il vaut mieux rester prudent sur les comptages proposés, d'autant plus que les auteurs conçoivent une espèce collective plus ou moins large. Le type de *S. indicus*, celui introduit en France (originaire d'Amérique), semble basé sur  $x=9$ , avec deux cytotypes principaux :  $2x$  et  $4x$  ( $2n=18-36$ ). Les populations naturalisées seraient plutôt tétraploïdes.

BAAJENS G.J. & VELDKAMP J.F., *Blumea* 35 : 393-458, 1991.

Sous-famille des **PANICOÏDEES** : nombre de base originel sans doute  $x=10$ , suivi de dysploïdie ( $x=9-5$ ).

AHSAN S.M. & al., *Annals Missouri Bot. Garden* 81 : 775-783, 1994 | ALISCIONI S.S. & al., *American J. Bot.* 90(5) : 796-821, 2003 | GIUSSANI L.M. & al., *American J. Bot.* 88(11) : 1993-2012, 2001.

Sous-famille représentée en Île-de-France par deux tribus : les Andropogonées caractérisées par leurs épillets géminés, dérivées des Panicées à inflorescences moins spécialisées.

Tribu des **Andropogonées** : nombre de base 10 (rarement dysploïdie à 9, 8 ou 5). Le nombre ancestral pourrait être de  $x=9$ , mais avec un passage rapide à  $x=10$ , nombre partagé avec la plupart des genres archaïques de la tribu. L'évolution de cette tribu a ensuite pu conduire, par dysploïdie, à  $x=9$  et  $x=5$ , ou, au contraire par polyploïdie, à  $x'=20$ .

CHRISTOPHER J., *Cytologia* **43** : 273-287, 1978 | SPANGLER R. & al., *Systematic Bot.* **24**(2) : 267-281, 1999.

### **Bothriochloa**

$x=10$  ( $2x$  à  $22x$  suivant les espèces ; au moins  $6x$  en Amérique). La séparation de *Bothriochloa* du genre *Dichanthium* ne nous paraît pas justifiée !

De WET J.M.J., *Amer. J. Bot.* **55**(10) : 1346-1250, 1968 | De WET J.M.J. & al., *Caryologia* **16**(1) : 47-55, 1963 | SCRIVANTI L. & al., *Plant Biology* **12**(6) : 910-916, 2010 | VEGA A.S., *Darwiniana* **38**(1-2) : 127-186, 2000.

*B. barbinodis* – Cette espèce appartient à un complexe de graminées subtropicales américaines ; l'identité précise de la plante naturalisée mérite des études complémentaires : elle aurait pu s'échapper de mélanges ornementaux utilisant des individus éventuellement améliorés. Les taxons les plus proches appartiennent à un ensemble octodécaploïde ( $2n=180$ ). Cette espèce présente cependant un cytotype hexaploïde en Amérique du Sud (accidentellement octoploïde) ; comme pour d'autres espèces du genre, il semble que les populations originelles S-américaines aient donné naissance à des polyploïdes qui ont migré en Amérique du Nord avant leur exportation dans différentes régions du Monde. Ces populations pourraient aussi résulter d'une allopolyploïdie associant le cytotype hexaploïde à une plante dodécaploïde (existant par exemple chez certains taxons du groupe de *B. saccharoides*).

*B. ischaemum* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $4x$  à  $8x$  ( $2n=40-50-60-80$ ), apomictique. Les populations  $4x$  sont très largement répandues depuis la France jusqu'au Moyen-Orient, et correspondent certainement aux plantes franciliennes ( $2n=40$ ). Il s'agit sans doute du cytotype allotétraploïde ancestral de l'espèce. Les populations hexaploïdes semblent polyphylétiques et peuvent se séparer en deux groupes. Les plus proches ont été signalées en Turquie. Elles ont un génome très proche des  $4x$  et se sont sans doute formées par intervention de gamètes non réduits. Le deuxième groupe se trouve en Extrême-Orient, accompagné de populations  $5x$  (parfois exportées comme cultivar). Ces  $5x-6x$  orientaux se différencient nettement, contenant sans doute un autre génome : peut-être celui de *B. intermedia* A. Camus. La méiose se montre très irrégulière ; la fertilité de ces populations découle vraisemblablement de l'apomixie. Cet ensemble a été séparé en var. *songarica* (Rupr.) Celarier & J.R. Harlan.

CELARIER R.P., *American J. Bot.* **44**(9) : 729-738, 1957 | De WET J.M.J. & HARLAN J.R., *Evolution* **24**(2) : 270-277, 1970.

### **Sorghum**

Genre basé sur  $x=10$ .

De WET J.M.J. & HUCKABAY J.P., *Evolution* **21**(4) : 787-802, 1967 | ENDRIZZI J.E., *Botanical Gazette* **119**(1) : 1-10, 1957 | GOMEZ M.I. & al., *J. Heredity* **89**(2) : 188-190, 1998 | GU M.-H. & al., *J. Heredity* **75**(3) : 196-202, 1984 | HAWKINS J.S. & al., *Annals Bot.* **116** : 291-299, 2015 | MORAKINYO J.A. & OLORODE O., *Cytologia* **53** : 653-658, 1988 | PRICE H.J. & al., *Annals Bot.* **95** : 219-227, 2005 | SHARMA A.K. & BHATTACHARJEE D., *Cytologia* **22** : 287-311, 1957 | WILSON A.W. & al., *Genetics* **153** : 453-473, 1999 | ZWICK M.S. & al., *American J. Bot.* **87**(12) : 1757-1764, 2000.

Les différents sorghos ont des nombres pour la plupart multiples de 5 : plusieurs espèces possèdent  $2n=10$ , d'autres  $2n=20$  ou 40. Cependant, l'arbre phylogénétique semble montrer que l'ancêtre de ce genre aurait possédé  $2n=20$ , et que le nombre  $2n=10$ , caractéristique d'un groupe d'espèces évolué, découlerait d'une dysploïdie descendante. Certains auteurs ont suggéré l'existence d'ancêtres disparus à  $x=5$  ; le retour à  $x=5$  pourrait alors s'interpréter comme une dihaploïdie. Des méthodes d'analyse plus modernes (méthode FISH – hybridation fluorescente *in situ* – et clonage cellulaire) montrent bien une paléopolyploïdie, mais sans doute très ancienne. Les sorghos évolués à  $2n=10$  ont en fait des chromosomes plus gros, ce qui indique plutôt une soudure à partir de  $2n=20$ . Le même phénomène s'observe dans l'histoire du maïs. À partir de l'ancêtre commun à  $x=10$ , une dysploïdie descendante conduit à  $x=9$  : l'ancêtre du Maïs, le genre *Tripsacum* L., possède souvent  $x'=18$  dérivé de 9. Ensuite la dysploïdie se poursuit suivie d'une duplication (et peut-être d'une nouvelle dysploïdie) pour aboutir à  $2n=20$  chez le Maïs.

*S. halepense* – Espèce  $4x$  ( $2n=40$ ). Les auteurs varient quant à la délimitation de cette espèce par rapport au sorgho cultivé *S. bicolor* (L.) Moench ; cette incertitude résulte sans doute de phénomènes fréquents d'hybridation. Plutôt que de pulvériser les sorghos en multiples microespèces (dégât collatéral fréquent dans les groupes trop étudiés) il vaudrait mieux admettre cette relative interfertilité qui justifie éventuellement d'inclure le Sorgho d'Alep en sous-espèce de *S. bicolor*, d'autant plus que le caractère rhizomateux n'est dépendant que d'un seul gène ! Bien que certains admettent deux cytotypes chez *S. halepense*, nous ne retiendrons ici que le cytotype tétraploïde correspondant certainement aux populations franciliennes. Ce cytotype allo- $4x$  s'est sans doute formé à partir de deux sorghos très proches, dont l'un correspond à *S. bicolor*. En dehors des populations subméditerranéennes, toujours  $4x$ , existe un écotype tropical plus robuste et diploïde qui pourrait représenter l'autre parent ; il a été séparé sous le nom de *S. propinquum* (Kunth) Hitchcock. Ce taxon a sans doute légué la capacité à produire des rhizomes. Pour l'amélioration des plantes, des cytotypes haploïdes ou autopolyploïdes (par action de la colchicine) ont été créés ; les chercheurs ont même

synthétisé un nouveau sorgho allohexaploïde issu de l'hybridation entre sorgho cultivé et Sorgho d'Alep.

CELARIER R.P., *Bulletin Torrey Bot. Club* **85**(1) : 49-62, 1958 | De WET J.M.J., *American J. Bot.* **65**(4) : 477-484, 1978 | HOANG-TANG & LIANG G.H., *Theoretical Applied Genet.* **76**(2) : 277-284, 1988 | HOANG-TANG & al., *Genome* **34** : 241-250, 1991 | MAGOON M.L. & SHAMBULINGAPPA K.G., *Chromosoma (Berlin)* **12** : 460-465, 1961 | PATERSON A.H. & al., *Proceedings Natl. Acad. Sci. USA* **92** : 6127-6131, 1995.

**Tribu des Panicées** : nombre de base 10 ou 9. Cette tribu comprend deux phylums correspondant à peu près aux deux nombres de base. Le genre *Panicum*, au sens traditionnel, se trouve réparti entre ces deux phylums et doit donc subir un remembrement complet. Heureusement, les espèces naturalisées locales appartiennent au noyau central du genre dont l'espèce type est *P. miliaceum*, et ne risquent pas de changer de nom.

Avec  $x=10$ .

PITMAN M.W. & al., *Bot. Gazette* **148**(1) : 130-135, 1987.

### *Paspalum dilatatum*

Espèce chez laquelle plusieurs cytotypes ont été signalés : 4x-5x-6x-7x ( $2n=40-50-60-70$ ). En fait l'espèce n'est sexuée que chez les populations tétraploïdes (reconnaissables à leurs anthères jaunes). Les autres polyploïdes s'avèrent apomictiques. Le cytotype le plus répandu est apomictique et pentaploïde ( $2n=50$ ), suivi par le cytotype tétraploïde. Les tétraploïdes (subsp. *flavescens* Roseng. & al.) contiennent deux génomes : certains auteurs ont suggéré la parenté de *P. intermedium* Morong et *P. juergensii* Hackel (génomes I et J). Par contre, le troisième génome constituant le cytotype hexaploïde reste méconnu (génome X) : il transmettrait la capacité apomictique. Les plantes naturalisées correspondent au cytotype 5x qui possède ainsi un génome IIIJX, formé par hybridation entre les 4x fertiles et un taxon allo-hexaploïde (biotype uruguayen).

BURSON B.L., *Genome* **34**(6) : 950-953, 1991 | BURSON B.L., *Int. J. Plant Sciences* **156**(3) : 326-331, 1995 | CASA A.M. & al., *The J. Heredity* **93**(4) : 300-302, 2002 | MIZ R.B. & SOUZA-CHIES T.T., *Genetic Resources Crop Evol.* **53**(3) : 541-552, 2006 | POZZOBON M.T. & al., *Acta Bot. Brasil.* **14**(2) : 151-162, 2000 | SPERANZA P.R., *Plant Systematics Evol.* **282** : 43-56, 2009.

Avec  $x=9$ .

### *Digitaria*

Valences allant de 2x à 8x ( $2n=18$  à 72).

*D. ischaemum* – Espèce tétraploïde ( $2n=36$ ).

*D. sanguinalis* – Espèce chez laquelle deux cytotypes ont été signalés : 4x et 6x ( $2n=36-54$ ). Cette espèce fait partie d'un complexe très difficile à décortiquer. Divers comptages restent incertains à cause des erreurs de détermination, ou d'une conception plus large des espèces. Ainsi, les cytotypes 6x appartiennent plutôt à des espèces voisines comme *D. ciliaris* (Retz.) Koeler (= *D. adscendens* (H.B.K.)

Henrard) : au sens strict, *D. sanguinalis* correspond au taxon tétraploïde, le seul présent en Île-de-France.

GOULD F.W., *Brittonia* **15**(3) : 241-244, 1963 | WEBSTER R.D., *Sida* **12**(1) : 209-222, 1987.

### *Echinochloa crus-galli*

Espèce allohexaploïde ( $2n=54$ ), contenant sans doute le génome tétraploïde de *E. oryzicola* (Vasinger) Vasinger (= *E. phyllopogon* (Stapf) Kossenko), cette dernière introduite dans les rizières de Camargue. L'autre génome diploïde est méconnu ; en l'absence d'espèces diploïdes dans le genre, on peut penser que l'autre parent a disparu. Des populations déciploïdes ont été signalées en Orient, mais leur nature exacte mérite des études complémentaires.

CARRETERO J.L., *Anales Jardin Bot. Madrid* **38**(1) : 91-108, 1981 | HILU K.W., *Plant Syst. Evol.* **189** : 247-257, 1994 | JAUZEIN P., *Le Monde des Plantes* **446** : 1-5, 1993 | YABUNO T., *Jap. J. Bot.* **19**(2) : 277-323, 1966 | YABUNO T., *Cytologia* **46** : 393-396, 1981, et **49** : 673-678, 1984.

### *Panicum*

Valences allant de 2x à 12x (rarement au-dessus de 6x).

HAMOU M.A. & al., *Biologia Plantarum* **36**(1) : 37-45, 1994 | HUNT H.V. & al., *J. Experimental Bot.* **65**(12) : 3165-3175, 2014 | SCHOLZ H. & MIKOLAS V., *Thaiszia, Kosice*, **1** : 31-41, 1991.

*P. capillare* – Espèce diploïde ( $2n=18$ ).

*P. miliaceum* – Espèce chez laquelle de nombreux cytotypes ont été signalés, les euploïdes correspondant à des valences 4x-6x-8x. Cependant, les cultivars anciens et les populations retournées à l'état sauvage semblent toujours tétraploïdes ( $2n=36$ ). Seules des plantes échappées de cultures récentes pourraient avoir une valence plus élevée ; elles ne seraient de toute façon que subsponsanées. La présence de 18 bivalents à la méiose montre l'origine allotétraploïde de cette espèce. Des études génomiques suggèrent une association entre le génome d'une espèce du « groupe *capillare* » (à rechercher plutôt en Asie d'après le centre d'origine de l'espèce) avec un des génomes de *P. repens* L., espèce vivace très polymorphe.

### *Setaria*

Nombre de base  $x=9$  (2x à 12x).

BENABDELMOUNA A. & al., *Genome* **44**(4) : 685-690, 2001 | JAUZEIN P., *Le Monde Pl.* **83**(431) : 9-12, 1988 | KAUR H. & al., *Cytologia* **76**(3) : 309-318, 2011 | KELLOGG E.A. & al., *International J. Plant Sciences* **170**(1) : 117-131, 2009 | LE THIERRY D'ENNEQUIN M. & al., *J. Heredity* **89**(6) : 556-559, 1998 | SINGH R.V. & GUPTA P.K., *Cytologia* **42** : 483-493, 1977 | TILL-BOTTRAUD I. & al., *Theoretical Applied Genet.* **83**(8) : 940-946, 1992 | WANG Y. & al., *Genetic Resources Crop Evol.* **56**(6) : 843-850, 2009 | WILLWEBER-KISHIMOTO E., *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.* **14** : 1-41, 1962.

*S. italica* – Espèce toujours diploïde ( $2n=18$ ), aussi bien pour les cultivars que pour le néotaxon subsp. *pynocoma*, ainsi que pour le taxon sauvage originel :

subsp. *viridis*. Cependant, des individus autotétraploïdes ont été sélectionnés pour les besoins de l'amélioration des plantes. Existence également des populations sauvages autotétraploïdes endémiques d'Australie qui ont été séparées en *S. queenslandica* Domin., niveau taxonomique peut-être surévalué.

DARMECY H. & al., *Genetica* **75**(2) : 103-107, 1987 | DARMECY H. & al., *Genome* **29** : 453-456, 1987.

*S. pumila* – Espèce possédant divers cytotypes : 2x-4x-8x (2n=18-36-72), et de rares 6x sans doute d'origine hybride. Les trois principaux cytotypes semblent bien représentés en Inde, sans montrer de disjonctions géographiques ; par contre les octoploïdes montent plus en altitude que les tétraploïdes, la polyploïdie élargissant leurs capacités écologiques. En Europe de l'Ouest, les cultures intensives ont sélectionné les polyploïdes : 4x et 8x ont été signalés, les octoploïdes disséminés. Ce schéma suggère une origine auto-octoploïde des 8x à partir des 4x. Par ailleurs, les tétraploïdes auraient une origine allopolyploïde. Au sens strict, cette espèce ne correspondrait donc qu'aux cytotypes 4x-6x-8x. Les diploïdes doivent correspondre à un autre taxon dont il est difficile de préciser le nom parmi le nébuleux complexe autour de *S. pumila*, incluant les écotypes tropicaux dénommés « *pallide-fusca* » et les populations pérennantes incluses dans *S. parviflora* (Poiret) Kerguelen...

KHOSLA P.K. & SINGH S., *Current Sci.* **41**(16) : 613, 1972.

*S. verticillata* – Espèce chez laquelle trois cytotypes ont été signalés : (2x-)4x-6x (2n=18-36-54). En fait les plantes diploïdes doivent sans doute être toutes rapportées à *S. adhaerens* (Forssk.) Chiov., taxon subtropical méritant un niveau spécifique car ne représentant que l'un des parents de *S. verticillata*. *S. verticillata* est donc un taxon allotétraploïde (2n=36) dont l'autre parent est certainement *S. viridis*. Des populations hexaploïdes ont été signalées en Inde (en plus de mentions 8x et 12x à confirmer), et plus près de nous en Albanie. Leur origine génétique est méconnue, mais leur méiose présente des irrégularités qui pourraient signaler l'homologie de deux des génomes : peut-être issus des 4x par intervention de gamètes non réduits ? En Inde, les hexaploïdes semblent pousser en mélange avec les 2x et 4x ce qui correspond à un modèle intéressant à approfondir, car cette situation pourrait permettre la formation d'un néotaxon allo-hexaploïde après hybridation entre 2x et allo-4x.

BALA S. & SACHDEVA S.K., *Phytologia* **68**(4) : 276-292, 1990 | GUPTA P.K., *Phyton (Austria)* **15**(1-2) : 31-36, 1973.

## HYACINTHACEAE

Nombre de base très variable s'échelonnant de x=2 à x=15, voire plus pour des nombres sans doute secondaires, avec nombreuses dysploïdies et polyploïdies. La famille est scindée en trois sous-

familles principales. À la base se situent les Ornithogaloïdées (genre *Ornithogalum*) et les Urginéoïdées pour lesquelles on peut envisager un nombre originel de x=10. Dans la sous-famille plus spécialisée des Jacinthoïdées, le nombre x=10 persiste pour la tribu des Massoniées, absente d'Europe. Ensuite, une dysploïdie conduit à x=9, présent dans les genres de transition *Barnardia* Lindley ou *Pseudoprospéro* Speta ; ce nombre x=9 vaut pour toute la tribu des Jacinthées (tous les genres franciliens autres que *Ornithogalum*).

GOLDBLATT P. & MANNING J.C., *South African J. Bot.* **77**(3) : 581-591, 2011 | GOLDBLATT P. & al., *South African J. Bot.* **83** : 134-144, 2012.

### *Hyacinthoides non-scripta*

Espèce basée sur x=8, diploïde (2n=16). Des individus 3x (2n=24) apparaissent spontanément au milieu des populations normales, et se reconnaissent à leur gigantisme. Ils résultent sans doute de l'intervention de gamètes non réduits.

GRUNDMANN M. & al., *Taxon* **59**(1) : 68-82, 2010 | IETSWAART J.H. & al., *Acta Bot. Neerlandica* **32**(5-6) : 467-480, 1983 | WHITE J. & JENKINS G., *Caryologia* **40**(3) : 157-166, 1987 | WILSON J.Y., *Cytologia* **23** : 435-446, 1958.

### *Muscari*

Nombre de base x=9.

GARBARI F., *Giornale Bot. Italiano* **102** : 87-105, 1968 | GARBARI F., *Webbia* **38** : 139-164, 1984 | STECK-BLASER B., *Botanica Helvetica* **102**(2) : 211-227, 1992 | STUART D.C., *Notes Royal Bot. Garden Edinburgh* **30** : 189-196, 1970 | SUAREZ-SANTIAGO V.N. & al., *Taxon* **56**(4) : 1171-1184, 2007 | VALDES B. & MEJIAS J.A., *Lagascalia* **15**(1) : 95-103, 1988.

*M. comosum* – Espèce diploïde (2n=18). Des populations triploïdes existent sans doute çà et là (signalées en Crète), se multipliant sans doute par caïeux, et dérivées directement des diploïdes.

BENTZER B., *Botaniska Notiser* **122** : 457-480, 1969 | RUIZ REJON C. & al., *Genetica* **81** : 133-142, 1990.

*M. neglectum* appartient à un complexe polyploïde dans lequel certains auteurs adoptent un niveau d'espèce pour chaque cytotype (2x-3x-4x-5x-6x-7x-8x) ; il nous paraît évident que cet ensemble doit être conçu à un niveau infra-spécifique. Les diploïdes correspondent, en France, à « *M. atlanticum* Boiss. & Reuter », plante de milieux primaires signalée seulement en Languedoc-Roussillon. Les 7x et 8x sont à confirmer, car peut-être accidentels.

Les deux cytotypes les plus répandus sont les 4x et 6x, avec des 5x sans doute d'origine hybride. La répartition de ces cytotypes est encore imprécise en France. Cependant, étant données les préférences écologiques et leur répartition approximative, les plantes de la région devraient appartenir au type tétraploïde de l'espèce (2n=36).

### *Ornithogalum*

Nombre de base x=9 (dysploïdie à x=8).

COUDERC H. & al., *Webbia* **38** : 671-679, 1984 | CULLEN J. & RATTER J.A., *Notes Royal Bot. Garden Edinburgh* **27**(3) : 293-339, 1967 | CZAPIK R., *Watsonia* **6**(6) : 345-349, 1968 | DALGIC G. & ÖZHATAY N., *Bocconea* **5** : 743-747, 1997 | GADELLA W.J. & VAN RAAMSDONK W.D., *Bol. Soc. Brot., Sér. 2*, **53**(2) : 745-791, 1981 | GARBARI F. & al., *Bocconea* **16**(1) : 269-281, 2003 | KUSHNIR U. & GALIL J., *Israel J. Bot.* **26** : 63-82, 1977 | MORET J., *Nordic J. Bot.* **12** : 183-195, 1992 | MORET J. & GALLAND N., *Plant Syst. Evol.* **181** : 179-202, 1992 | NEVES J.B., *Boletim Soc. Broteriana, Ser. 2*, **26** : 5-192, 1952 | NEVES J.B., *Boletim Soc. Broteriana, Ser. 2*, **30** : 141-154, 1956 | SPETA F., *Beitr. Naturk. Oberösterreichs* **9** : 743-792, 2000 | TORNADORE N. & GARBARI F., *Webbia* **33**(2) : 379-423, 1979 | Van RAAMSDONK L.W.D., *Nordic J. Bot.* **6** : 525-544, 1986 | Van RAAMSDONK L.W.D. & HERINGA J., *Nordic J. Bot.* **7**(6) : 631-637, 1987.

*O. pyrenaicum* – Espèce basée sur  $x=8$ , diploïde ( $2n=16$ ). Divers comptages faits sur du matériel de jardin botanique montrent une variabilité secondaire du nombre liée à la présence éventuelle de chromosomes B, ou à une endo-tétraploïdie.

MARTINEZ-AZORIN M. & al., *Belg. J. Bot.* **142**(2) : 139-161, 2009 | PASTOR J. & DIOSDADO J.C., *Acta Bot. Gallica* **141**(1) : 49-60, 1994.

*O. gr. umbellatum* – Complexe ayant fait l'objet de nombreuses publications ; il est d'ailleurs impossible de proposer un nom définitif aux deux taxons présents en Île-de-France. Par défaut, nous garderons les noms utilisés dans la Flore d'Île-de-France : *O. umbellatum* avec deux sous-espèces, la sous-espèce type correspondant aux populations de milieux secondaires (aussi appelée « *O. divergens* Boreau » si l'on choisit l'autre typification). Les valences varient de  $2x$  à  $12x$  ( $2n=18$  à  $108$ ), avec de nombreux cas d'aneuploïdie. Pour la région, on peut exclure les taxons diploïdes localisés au sud de la France et aux Alpes. Les comptages sont compliqués par une forte variabilité des nombres observés au sein d'une même racine ; ainsi les nombres les plus élevés peuvent être considérés comme accidentels ; seuls les cytotypes  $3x$  à  $6x$  se développent en Bassin parisien.

Subsp. *campestre* – Taxon triploïde ( $2n=27$ ) ; des individus tétraploïdes ayant la même morphologie pourraient correspondre à des intermédiaires entre  $3x$  et  $5x$ .

Subsp. *umbellatum* – Taxon présentant plusieurs cytotypes :  $4x-5x-6x$  ( $2n=36-45-54$ ) ; la connaissance de la répartition des cytotypes reste imprécise en France (les trois sont fréquents) : le seul comptage en Île-de-France est tétraploïde. L'aire a été fortement perturbée par les activités agricoles ; cette sous-espèce est sans doute archéophyte dans tout le Bassin parisien.

### *Prospero autumnale*

Espèce basée sur  $x=7$ , présentant de nombreux cytotypes ( $2x$  à  $10x$ ) : en Île-de-France elle ne serait représentée que par le cytotype tétraploïde ( $2n=28$ ). Les populations diploïdes semblent localisées à la région méditerranéenne. Cette espèce peut compter jusqu'à 9 chromosomes B. En plus du cytotype originel ( $2n=14$ ) existent des populations dysploïdes basées sur  $x=6$  (Crète) ou  $x=5$  (Libye). Les

populations polyploïdes ont apparemment des origines diverses, soit autopolyploïdes (cas des populations locales), soit réunissant des génomes d'origines différentes. Elles sont en général tétraploïdes ; cependant existent des individus hexaploïdes, le plus souvent isolés au milieu des tétraploïdes.

BATTAGLIA E., *Caryologia* **10**(1) : 75-95, 1957 | BATTAGLIA E., *Caryologia* **17**(3) : 557-565, 1964 | GERACI A. & SCHICCHI R., *Flora Mediterranea* **12** : 177-182, 2002 | GUILLEN A. & REJON M.R., *Plant Systematics Evol.* **144**(3-4) : 201-207, 1984 | HONG D.-Y., *Hereditas* **97** : 227-235, 1982 | JANG T.-S. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **13**(136) : 17 p., 2013 | JENKINS G. & al., *Genome* **30** : 940-946, 1988 | PARKER J.S. & al., *Heredity* **67** : 287-297, 1991 | RUIZ REJON M. & al., *Chromosoma* **79** : 341-348, 1980 | RUIZ REJON M. & al., *Boletim Soc. Brot., Sér. 2*, **53** : 555-562, 1980 | VAUGHAN H.E. & al., *Heredity* **79** : 371-379, 1997 | WHITE J. & al., *Genome* **30** : 930-939, 1988.

### *Scilla bifolia*

Espèce basée sur  $x=9$ , présentant trois cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=18-36-54$ ). En fait, ce nom recouvre un complexe polyploïde très diversifié en Europe centrale. Certains auteurs ont adopté une approche très éclatée, décrivant diverses espèces dont la valeur mérite une confirmation. Le type correspond au taxon français, le seul présent en Europe occidentale ; il semble toujours diploïde ( $2n=18$ ). Le nombre  $x=9$  est ancestral pour le genre *Scilla*, avec des cas de dysploïdie à  $x=6$  puis  $x=5$ . À titre anecdotique on peut signaler une exceptionnelle endopolyploïdie au niveau des élaïosomes des graines (myrmécophilie) : les cellules de leur épiderme peuvent dépasser une valence de 4 000 !

KERESZTY Z. & SZILAGYI L., *Acta Bot. Hungarica* **30**(1-2) : 53-66, et **32**(1-4) : 167-176, 1984 | KERESZTY Z. & al., *Symbolae Bot. Upsalienses (Acta Universitatis Upsaliensis)* **27** (2) : 107-112, 1986.

## HYDROCHARITACEAE

Evolution chromosomique très complexe, avec des nombres de base variant de 6 à 12. Cette variabilité n'est pas régulière si bien qu'il est impossible de trouver une logique entre ces nombres. Ainsi,  $x=10$  se retrouve-t-il aussi bien chez l'espèce la plus archaïque, *Stratiotes aloides* L., que chez la plus spécialisée, *Vallisneria spiralis*.

Du coup, le nombre le plus fréquent  $2n=24$  peut découler aussi bien de  $x=6-8-12$ . Le fait que tous les nombres de base entre 6 et 12 existent suggère une dysploïdie descendante :  $x=12-11$  (*Ottelia*) – 10 (*Vallisneria*) – 9 (*Halophila*) – 8 (*Hydrilla*) – 7 (*Hydrocharis*) – 6 (*Najas*). Mais placés sur l'arbre phylogénétique, ces nombres ne se suivent pas de façon simple : seuls 7 et 6 sont sans doute dérivés. Pour plusieurs genres, l'hésitation porte sur le choix 8 ou 12. Parfois, l'absence de diploïdes, incite à choisir 12 (élodées), mais le cas de *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle est parlant. En Amérique,

cette espèce présente  $2n=24$  chromosomes ; le caryotype montre que les chromosomes de même taille se groupent par trois, montrant qu'il s'agit de populations triploïdes ; d'ailleurs des populations diploïdes ont été trouvées en Europe du Nord (Irlande et Pologne). Existente aussi des tétraploïdes au Japon, monoiques, ce qui tranche avec la dioécie habituelle.

LES D.H. & al., *J. Aquat. Plant Manage.* **35** : 10-14, 1997 | SULTANA N. & al., *Cytologia* **78**(3) : 277-284, 2013.

Nous n'avons pas tenu compte de toutes les aneuploïdies assez fréquentes dans la famille, sans doute entretenues par la forte multiplication végétative.

FEITOZA L.L. & al., *Plant Systematics Evol.* **280** : 119-131, 2009 | WINGE Ö., *J. Genetics* **18** : 1-42, 1927.

### *Egeria densa*

Espèce basée, comme pour *Elodea*, sur  $x=8$  (ou 12), donc plutôt hexaploïde ( $2n=48$ ). Nous avons rajouté cette espèce que l'on trouve dans quelques mares, après délestage d'aquariophiles peu scrupuleux ; elle envahit alors rapidement ces plans d'eau, mais s'échappe rarement par elle-même. Des mentions d'individus aneuploïdes à  $2n=46$  existent : à confirmer car il s'agit de comptages ponctuels, insuffisants pour signaler un autre cytotype.

COOK C.D.K. & URMI-KÖNIG K., *Aquatic Bot.* **19**(1-2) : 73-96, 1984.

### *Elodea*

Nombre de base  $x=8$  (? 12). Les comptages effectués en Russie dans l'Ienisseï, sur *Elodea canadensis*, fournissent tous les nombres basés sur  $x=8$  depuis  $2n=24$  jusqu'à  $2n=96$  ( $3x$  à  $12x$ ), avec une forte mixoploïdie (plusieurs valences suivant les cellules d'un même apex racinaire) ; certes il n'y a pas de diploïdes, mais cette série conforte l'hypothèse d'un nombre de base  $x=8$ , sans pour autant évincer  $x=12$  (alors  $2x$  à  $8x$ ). Cette variabilité découle sans doute des fortes capacités de bouturage, et du clonage local de cette espèce (ne pas exclure les fortes radiations auxquelles ont été soumises les populations de cette zone, ainsi que les taux importants de métaux lourds). En France, ce clonage se traduit par une absence de pieds mâles, et par une homogénéité morphologique bien supérieure à ce qui s'observe en Amérique du Nord ; de nouvelles introductions ont cependant installé un polymorphisme depuis une vingtaine d'années. La présence de quelques individus hybrides entre *E. canadensis* et *E. nuttallii* dans le Nord-Est de la France prouve que peut exister une reproduction sexuée. Cette observation implique l'existence de pieds mâles ; à rechercher plutôt chez *E. nuttallii* beaucoup plus diversifiée que sa cousine (à moins que de rares fleurs mâles apparaissent sur les pieds femelles).

COOK C.D.K. & URMI-KÖNIG K., *Aquatic Bot.* **21** : 111-156, 1985 | DI NINO F., Thèse (Metz) : 213 p., 2008.

*E. canadensis* – Espèce présentant trois cytotypes principaux :  $3x-6x-12x$  ( $2n=24-48-96$ ).

En fait, la majorité des populations semblent hexaploïdes ( $2n=48$ ) : comptage confirmé en Europe occidentale (voir cependant l'introduction au genre, ci-dessus). Cependant, des comptages récents effectués dans le Nord-Est de la France aboutissent à  $2n=52$  ! Ce nombre correspond à une valence hyperhexaploïde (ou hyper-tétraploïde sur une base  $x'=13$ ).

*E. nuttallii* – Espèce présentant deux cytotypes principaux :  $6x$  et  $7x$  ( $2n=48-56$ , plus de rares  $4x$ ). Les deux cytotypes ayant été signalés en France, on ne peut prévoir la valence des populations franciliennes. De plus, des comptages récents effectués dans le Nord-Est de la France aboutissent, comme pour *E. canadensis*, à  $2n=52$  ! Cette similitude de populations hyperhexaploïdes chez les deux espèces est surprenante : à confirmer !

CATLING P.M. & WOJTAŠ W., *Canadian J. Bot.* **64** : 1525-1541, 1986 | MURATOVA E.N. & al., *Biology Bulletin* **41**(5) : 461-467, 2014.

### *Hydrocharis morsus-ranae*

Espèce basée sur  $x=7$ , généralement tétraploïde ( $2n=28$ ). Les mentions diploïdes seraient à vérifier ; cette valence s'observe surtout chez *H. dubia* (Blume) Backer, plante plutôt basée sur  $x=8$ , mais apparemment sujette à une aneuploïdie.

COOK C.D.K. & LÜÖND R., *Aquatic Bot.* **14** : 177-204, 1982.

### *Lagarosiphon major*

Espèce basée sur  $x=11$ , diploïde :  $2n=22$  (24). Sur une base 12, ce nombre correspondrait à une valence hypo-tétraploïde (11 dérivé par dysploïdie descendante de  $x'=12$ ). Mais sur une base 8, il faut envisager un taxon originel triploïde, ou plus simplement une dysploïdie ascendante à partir de 8 (phénomène apparemment fréquent dans la famille).

FERRO G., *Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, Ser. 6*, **1** : 111-115, 1965.

### *Najas*

Nombre de base  $x=6$  ( $2x$  à  $10x$ ).

ITO Y. & al., *Taxon* **66**(2) : 309-323, 2017 | VIINIKKA Y., *Ann. Bot. Fennici* **13** : 119-131, 1976.

*N. marina* – Espèce diploïde ( $2n=12$ ). Les comptages à  $2n=14$  correspondent parfois à la notation de deux satellites, mais aussi à la présence éventuelle de chromosomes B. Des populations tétraploïdes existent, mais seulement chez la subsp. *armata* (H. Lindb.) Horn, en Afrique centrale et Israël (accidentelles ?).

VIINIKKA Y., *Hereditas* **75** : 207-212, 1973 | VIINIKKA Y., *Hereditas* **86** : 91-102, 1977 | VIINIKKA Y. & al., *Hereditas* **106** : 289-291, 1987.

*N. minor* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-4x-6x$  ( $2n=12-24-36$  ;  $8x$  à confirmer). Les populations diploïdes ont été signalées en Orient (de l'Inde au Japon), les hexaploïdes au Japon. Pour l'instant, tous les comptages effectués en Europe correspondent aux tétraploïdes ( $2n=24$  : Sologne !).

SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, 8(1) : 32-33, 1970 | TRIEST L., *Mémoires in-8° Acad. Royale Sci. d'Outre-Mer* 22(1) : 1-172, 1988.

### *Vallisneria spiralis*

Espèce basée sur  $x=10$ , diploïde ( $2n=20$ ). On peut observer une aneuploïdie accidentelle sur certains grains de pollen. Les mentions tétraploïdes (ou triploïdes certainement d'origine hybride) appartiennent sans doute à d'autres taxons, éventuellement à des plantes cultivées en aquariums.

JORGENSEN C.A., *J. Genetics* 18(1) : 63-75, 1927.

## IRIDACEAE

Il s'agit d'une des familles où le nombre de chromosomes varie le plus, avec des phases répétées de polyploïdie et de dysploïdie, rendant l'interprétation impossible tant qu'une phylogénie plus précise n'est pas publiée. Sur un plan purement statistique le nombre le plus fréquent serait  $x=10$ , avec des doublements à 20 dans plusieurs groupes, suivis de dysploïdies descendantes rapides.

GOLDBLATT P. & TAKEI M., *Annals Missouri Bot. Garden* 84(2) : 285-304, 1997.

### *Iris*

Nombre de base peut-être  $x=8$  (éventuellement dérivé de 10).

*I. foetidissima* – Espèce basée sur  $x'=20$ , diploïde ( $2n=40$ ). Dans le sous-genre *Iris*, le nombre  $2n=40$ , partagé par diverses espèces, pourrait s'avérer allopolyploïde, par association d'un génome à  $2n=16$ , avec un génome à  $2n=24$ . Reste à le prouver pour cette espèce qui appartient à un autre sous-genre ! La fréquence du nombre 20 dans la famille rend aussi possible une polyploïdie directement à partir de  $x=10$ .

*I. pseudacorus* – Espèce basée sur  $x'=17$ , diploïde ( $2n=34$ ). La présence d'individus à  $2n=(30-32)$ , en général au sein des populations à  $2n=34$ , peut suggérer que le nombre  $2n=34$  (hyper-tétraploïde) a dû dériver par aneuploïdie de  $2n=32$ , et se stabiliser. De rares mentions d'un cytotype accidentel à  $2n=24$  vont dans ce sens, car il peut alors s'agir de triploïdes basés sur  $x=8$  (de même que des cellules pentaploïdes à  $2n=40$ ).

PEREZ E. & PASTOR J., *Lagasalia* 17(2) : 257-272, 1994 | WCISLO H., *Acta Biol. Cracoviensia, Ser. Bot.*, 7 : 25-36, 1964.

## JUNCACEAE

Les chromosomes holocentriques ont été détectés pour la première fois en étudiant une luzule ; ils caractérisent ce genre où ont été décrits des phénomènes d'agmatoploïdie (multiplication des

chromosomes par scission) et de symploïdie (diminution par soudure), sans modification de la quantité d'ADN. En fait, pour l'Île-de-France, ce phénomène ne touche que *L. forsteri* et *L. pilosa*, exemples d'agmatoploïdie.

DRABKOVA L.Z., *Bot. Review* 79 : 401-446, 2013.

### *Juncus*

Nombre de base très difficile à établir, avec statistiquement une probabilité pour  $x=20$ . La fréquence de l'aneuploïdie oblige à raisonner différemment suivant les groupes de juncs. Les nombres s'échelonnent entre  $2n=18$  (voir *J. capitatus*) et  $2n=170$  ! La polyploïdie joue donc un rôle important, compliquée par une fréquente aneuploïdie. Cependant, les espèces à  $2n=20$  sont rares et sans doute dérivées. Le nombre de base serait alors  $x=20$  ; les deux nombres largement dominants sont les niveaux diploïde ( $2n=40$ ) et tétraploïde ( $2n=80$ ). Sur le plan caryologique, on peut séparer les juncs en deux groupes. Certains ont de très petits chromosomes ellipsoïdes peu différenciés ; on y trouve la plupart des espèces franciliennes (groupe *bufonius-tenageia*, juncs aphylls, *J. compressus* et *J. squarrosus*). D'autres ont des chromosomes plus grands et de tailles variables : juncs articulés et *J. capitatus*.

FERNANDEZ-CARVAJAL M.C., *Anales Jard. Bot. Madrid* 38(2) : 417-467, 1982 | HARRIMAN N.A. & REDMOND D., *Rhodora* 78(816) : 727-738, 1976 | NILSSON Ö. & SNOGERUP S., *Botaniska Notiser* 124/125 : 1-8, 179-186, 311-316, 435-441/1-8, 131-138, 203-211, 1971/1972 | SNOGERUP S., *Botaniska Notiser* 116(2) : 142-156, 1963.

Groupe de *J. articulatus* : nombre de base  $x=20$ . La plupart des espèces de ce groupe sont diploïdes sur la base  $x=20$  ( $2n=40$ ) : *J. acutiflorus*, *J. anceps*, *J. bulbosus*, *J. pygmaeus*, *J. subnodulosus*. Par contre *J. articulatus* est tétraploïde ( $2n=80$ ). Les hybrides de cette espèce avec les autres de ce groupe (*J. acutiflorus*, *anceps*, *subnodulosus*) peuvent ainsi être confirmés par leur nombre de chromosome  $2n=60$  ! Les mentions diploïdes de *J. articulatus* concernent sans doute un autre taxon !

PROCKOW J., *Ann. Bot. Fennici* 47 : 409-424, 2010 | TIMM E.W. & CLAPHAM A.R., *New Phytologist* 39(1) : 1-14 ; 1940 | ZANDEE M., *Proceedings Koninklijke Nederlandse akad. Wetenschappen C* 84(2) : 243-254, 1981.

*J. bufonius* – Le groupe de *J. bufonius*, très complexe, possède des nombres de base variés : le plus souvent nombres dérivés compris entre 13 et 18. Ainsi  $x'=13$  pour *J. foliosus* Desf.,  $x'=14$  pour *J. sorrentinii* Parlatores,  $x'=17$  pour *J. ranarius* Songeon & Perrier et *J. hybridus* Brotero,  $x'=18$  pour *J. sphaerocarpus* Nees. Concernant *J. bufonius*, les nombres signalés s'échelonnent de  $2n=30$  à  $2n=120$ , mais en général compris entre 100 et 120 ; en considérant un nombre de base  $x'=17-18$ , cela correspond à des valences  $2x-3x-4x-5x-6x$  (avec  $x'=12$  on obtient  $(3x-5x)$  à  $10x$ ). Le nombre le plus fréquent reste cependant  $2n=108$  : nombre hexaploïde sur la base  $x'=18$ . Il est suivi par les  $4x$ , les  $2x$  étant les moins fréquents. Certains

auteurs considèrent que les diploïdes peuvent tous être rapportés à *J. ranarius* (2n=34). *J. bufonius* correspond alors à un complexe contenant deux niveaux : 4x et 6x. Dans les pays nordiques, donc plutôt en limite d'aire, les populations tétraploïdes (2n= env. 72) pourraient se distinguer : elles ont été nommées « *J. minutulus* » ; morphologiquement parlant on peut éventuellement concevoir une var. *congestus* Wahlenberg. Cependant, sur une aire plus large, la corrélation entre valence chromosomique et morphologie perd de sa pertinence ; la variété aurait alors les deux mêmes cytotypes, et ne pourrait garder sa valeur que si l'on confirme une écologie différente.

COPE T.A. & STACE C.A., *Watsonia* **12** : 113-128, 1978 | COPE T.A. & STACE C.A., *Watsonia* **15** : 309-320, 1985 | MICIETA K., *Folia Geobotanica Phytotax.* **18**(3) : 329-331, 1983 | MICIETA K. & MUCINA L., *Plant Systematics Evol.* **142**(3-4) : 137-148, 1983 | VAN LOENHOUD P.J. & STERK A.A., *Acta Bot. Neerlandica* **25**(3) : 193-204, 1976.

Groupe des joncs aphyllés : comme pour les joncs articulés, on peut envisager un nombre secondaire  $x'=20$ . Les trois espèces régionales (*J. conglomeratus*, *J. effusus*, *J. inflexus*) sont diploïdes sur la base  $x'=20$ . Divers comptages montrent une fréquente aneuploïdie : 2n=42(-44). Certains résultats caryologiques suggèrent, pour les trois espèces régionales un nombre originel aneuploïde 2n=42 (fréquent chez *J. conglomeratus* et *J. effusus*), donnant par soudure de deux chromosomes 2n=40 (nombre dominant chez *J. inflexus*). Cependant, quand on compare les différents joncs, le nombre de base correspond plutôt à 2n=40, et ce serait alors une scission qui conduit à 2n=42.

#### Autres espèces :

*J. capitatus* – Espèce basée sur  $x=9$  (dysploïdie à partir de  $x=10$ ), diploïde (2n=18).

*J. compressus* – Espèce fonctionnant comme les joncs aphyllés, diploïde sur une base  $x'=20$  (2n=40), avec des individus souvent aneuploïdes à 2n=42-44, généralement 44 (*J. gerardii* Loiseleur, espèce halophile très proche, a un nombre de chromosomes double : 2n=84).

*J. squarrosus* – Espèce elle aussi dérivée de 2n=40, souvent aneuploïde à 2n=42 chromosomes.

*J. tenageia* – Espèce pour laquelle nous n'avons trouvé aucun comptage !

*J. tenuis* – Espèce basée sur  $x'=20$ , ayant plusieurs cytotypes : 2x-3x-4x (2n=40-60-80). La plupart des comptages signalent des populations tétraploïdes, et souvent aneuploïdes à 2n=84. Des populations diploïdes ont cependant été signalées en Pologne ou dans le Sud-Ouest de la France : répartition à renseigner ! Si l'on suit certains auteurs américains, les seuls vraiment compétents sur ce complexe difficile, il se pourrait que *J. tenuis* s.s. soit diploïde (2n=40, avec aneuploïdie possible à 42), alors que les taxons voisins seraient tétraploïdes : en particulier *J. dichotomus* Elliott, déjà naturalisé en Europe. En fait,

les botanistes synthétiques regroupent ces joncs en une seule espèce (en sous-espèces ou même variétés), ce qui explique tous les comptages attribués à *J. tenuis* ; cette solution semble assez sage, mais nous ne pouvons nous prononcer, faute de connaître tous ces taxons.

#### Luzula

Nombre de base  $x=6$ .

ARMSTRONG J.V., *Watsonia* **21** : 265-276, 1997 | BACIC T. & al., *Taxon* **56**(1) : 129-136, 2007 | BOZEK M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **170**(4) : 529-541, 2012 | GARCIA-HERRAN M.C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **124** : 59-72, 2001 | KIRSCHNER J., *Preslia (Praha)* **63** : 81-112, 1991 | KIRSCHNER J., *Thaiszia (Kosice)* **2** : 11-39, 1992 | LUCENO M. & GUERRA M., *Caryologia* **49**(3-4) : 301-309, 1996 | MICHALSKA A., *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **22**(1) : 169-186, 1953 | NORDENSKIÖLD H., *Hereditas* **37**(3) : 325-355, 1951.

L'existence d'une espèce à 2n=6 (*L. elegans* Lowe) aurait pu faire penser à un nombre de base de 3, mais cette espèce est dérivée et ce nombre s'est construit par soudure des chromosomes (symploïdie). Sur la base  $x=6$ , on trouve divers niveaux de polyploïdie depuis 2x jusqu'à 11x chez *L. pilosa* !

*L. campestris* – Taxon sans doute toujours diploïde (2n=12) dont le génome a pu participer à la formation de *L. multiflora*. Certains auteurs ont signalé, en France, l'existence d'individus aneuploïdes (2n=14 à 18).

*L. forsteri* – Espèce tétraploïde (2n=24). Il s'agit d'un taxon agmato-tétraploïde, formé par fission des chromosomes d'un taxon à 2n=12.

*L. multiflora* subsp. *multiflora* – Sous-espèce possédant deux cytotypes : 4x et 6x, mais sans doute hexaploïde dans la région (2n=36). Les populations tétraploïdes semblent localisées aux massifs montagneux (Alpes, Massif Central et Pyrénées, au-dessus de 1500 m). Chez cette espèce il s'agit d'une véritable polyploïdie, sans fission des chromosomes. Une analyse des populations tétraploïdes d'Irlande a conduit JAROLIMOVA & KIRSCHNER (1995) à proposer une origine allotétraploïde à partir d'une hybridation entre *L. campestris* et *L. pallidula* Kirschner. Ces auteurs ont d'abord suggéré une origine commune de l'ensemble des tétraploïdes qui se seraient maintenus dans deux refuges, l'un insulaire en Irlande, l'autre montagnard en Europe centrale. Partout ailleurs ils auraient laissé la place aux populations hexaploïdes. Mais des travaux plus récents optent pour une origine polyphylétique des tétraploïdes. Ces études méritent d'être poursuivies, ne serait-ce que pour préciser l'origine des hexaploïdes dominants.

JAROLIMOVA V. & KIRSCHNER J., *Folia Geobotanica Phytotax.* **30**(4) : 389-396, 1995 | KIRSCHNER J., *Preslia (Praha)* **67** : 219-223, 1996 | KIRSCHNER J., *Plant Systematics Evol.* **200**(1-2) : 1-11, 1996 | KIRSCHNER J., *Watsonia* **21** : 89-97, 1996.

Les mentions de cytotypes diploïdes correspondent à des taxons absents de France, décrits comme espèces

dans l'optique analytique de KIRSCHNER : *L. pallidula* Kirschner, taxon largement répandu de l'Irlande à l'Europe de l'Est, et *L. taurica* (Krecz.) Novik., taxon plus oriental apparaissant à partir des Balkans... ou comme sous-espèces : subsp. *monticola* Kirschner, dans les Pyrénées espagnoles. Des comptages obtenus sur des méristèmes foliaires de plantules présentent une forte variabilité : importante mixoploïdie, avec une mosaïque de cellules possédant de 12 à 84 chromosomes ( $2x$  à  $14x$ ). Ces observations montrent la difficulté de détermination du nombre, sur une population globalement hexaploïde.

KUTA E. & al., *Genome* **47** : 246-256, 2004.

*L. multiflora* subsp. *congesta* est un taxon octoploïde ( $2n=48$ ) à génome très voisin de la sous-espèce précédente. Elle s'hybride d'ailleurs avec elle, en générant des individus intermédiaires.

*L. pilosa* – Espèce  $11x$  ( $2n=66$  ; aneuploïdie possible entre 60 et 72).

Cette espèce serait directement dérivée d'un taxon à  $2n=16$  après scissions successives des chromosomes, facilitée par les centromères délocalisés (agmatopolyploïdie) ; la quantité d'ADN reste alors stable.

*L. sylvatica* – Espèce diploïde ( $2n=12$ ), nombre valable pour toutes les sous-espèces.

## JUNCAGINACEAE

Faute de connaître le nombre du genre le plus ancestral de la famille (*Tetroncium* Willd. de Patagonie), on peut estimer comme basal le nombre  $x=8$  du genre *Cynogeton* R.Br., récemment séparé de *Triglochin*. Les troscarts en sont dérivés avec dysploïdie à  $x=6$  ; les *Triglochin* présentent de nombreux polyploïdes allant de  $2x$  à  $16x$ . Le nombre de base  $x=8$  pourrait dériver d'un nombre plus élevé comme  $x=10$  que l'on trouve chez les familles proches plus spécialisées : Maundiacées ou Posidoniacées.

### *Triglochin palustre*

Espèce basée sur  $x=6$ , tétraploïde ( $2n=24$ ). Les autres nombres signalés doivent sans doute être rapportés au complexe de *T. maritima* L. dont les nombres varient, dans le Monde, de  $2n=16$  à  $2n=156$ .

Von MERING S. & KADEREIT J.W., in SEBERG & al., *Diversity, Phylogeny, and Evol. in the Monocotyledons* : 55-79, 2010.

## LILIACEAE

Le nombre de base de la famille est sans doute  $x=8$ , commun avec la proche famille des Smilacacées (caractérisée par  $x'=16$ ), et que l'on trouve dans un groupe précis de Liliacées (genres *Prosartes* D. Don,

*Scoliopus* Torrey...). Après une dysploïdie à  $x=7$  (genres *Medeola* L., *Clintonia* Raf.), on trouve un ensemble évolué entièrement basé sur  $x=12$  (sous-famille des Lilioidées), avec de nombreux genres dont ceux présents en Île-de-France. Ce nombre aurait pu correspondre à une dysploïdie ascendante par scission de plusieurs petits chromosomes ; cependant, le caryotype avec deux grands chromosomes métacentriques associés à 10 chromosomes acrocentriques suggère une origine allotétraploïde à partir d'ancêtres à  $x=6$ , nombre dérivé par dysploïdie de  $x=7$ .

CHAUHAN K.P.S. & BRANDHAM P.E., *Kew Bulletin* **40**(3) : 567-571, 1985 | PERUZZI L. & al., *Annals Bot.* **103** : 459-475, 2009.

### *Gagea*

Nombre de base  $x=12$ , allant de taxons  $2x$  ( $2n=24$ ) jusqu'à des taxons  $12x$  ( $2n=144$ ), mais rarement au-delà de  $6x$ .

GUTIERREZ M. & al., *Folia Bot. Extremadurensis* **4** : 45-57, 2009 | HEYN C.C. & DAFNI A., *Israel J. Bot.* **26** : 11-22, 1977 | MESICEK J. & HROUDA L., *Folia Geobot. Phytotaxonomica* **9**(4) : 359-368, 1974 | PERUZZI L., *Caryologia* **56**(1) : 115-128, 2003 | PERUZZI L. & AQUARO G., *Candollea* **60**(1) : 237-253, 2005 | PERUZZI L., *Caryologia* **61**(1) : 92-106, 2008 | PERUZZI L., *Bocconea* **24** : 147-158, 2012 | PETERSON A. & al., *Plant Systematics Evol.* **278** : 133-148, 2009.

*G. bohémica* – Espèce possédant plusieurs cytotypes :  $2x-3x-4x-5x-6x$  ( $2n=24-36-48-60-72$ ). La répartition des cytotypes reste insuffisamment connue ;  $4x$  en Espagne et Italie,  $5x$  au Royaume-Uni, en République tchèque,  $6x$  en Sicile... En France, ont été répertoriées des populations diploïdes, en particulier dans l'ouest et en Provence, et triploïdes en Corse et dans la vallée du Rhône. Si les rares stations franciliennes étaient indigènes, elles se rapportaient plus sûrement aux populations atlantiques dont elles constituaient la limite NE, ce qui penche en faveur du cytotype diploïde ( $2n=24$ ) : trop tard pour vérifier !

PETERSON A. & al., *Plant Biosystems* **144**(2) : 308-322, 2010 | TISON J.-M., *Le Monde des Plantes* **455** : 11-16, 1996 | TISON J.-M., *Le Monde des Plantes* **462** : 7-8, 1998.

*G. villosa* – Espèce possédant plusieurs cytotypes :  $3x-4x-5x-6x$  ( $2n=36-48-60-72$ ). Seules les populations tétraploïdes ont été notées en France ( $2n=48$ ), et dans toute la zone méditerranéenne occidentale. Les autres cytotypes semblent localisés au Proche-Orient. Les mentions diploïdes doivent toutes correspondre à d'autres taxons, soit mal déterminés (*G. granatellii* (Parl.) Parl. pour la France), soit méconnus ou récemment décrits chez les taxons plus orientaux (*G. dubia* A. Terracc., et autres...).

### *Tulipa*

Genre basé sur  $x=12$ , avec des niveaux allant de  $2x$  (nombreuses espèces) à  $6x$ .

*T. sylvestris* – Espèce présentant deux cytotypes : 2x et 4x (2n=24 et 48). Le cytotype diploïde (parfois localement triploïde) correspond au taxon indigène dans le Midi de la France : subsp. *australis* (Link) Pampanini. Par contre, la sous-espèce type, naturalisée dans les milieux secondaires (essentiellement dans les parcs pour l'Île-de-France), possède 2n=48 chromosomes. La subsp. *sylvestris* c'est sans doute formée par l'association de deux génomes proches appartenant à des variétés de la subsp. *australis*.

BASAK N. & ÖZHATAY N., *Bocconeia* **5** : 727-731, 1997 | BLAKEY D.H. & VOSA C.G., *Plant Syst. Evol.* **139** : 47-55, 1981 | KROON G.H. & JONGERIUS M.C., *Euphytica* **35** : 73-76, 1986 | RAAMSDONK L.W.D. Van & DE VRIES T., *Plant Systematics Evol.* **179** : 27-41, 1992 | SOUTHERN D.I., *Chromosoma (Berlin)* **23** : 80-94, 1967.

## MELANTHIACEAE

La méthode purement statistique de PELLICER & al. (2014) suggère un nombre ancestral de x=9. Si tel était le cas, une dysploïdie rapide aurait conduit à x=8. Nous préférons suggérer directement **x=8** qui caractérise par exemple les genres ancestraux *Schoenocaulon* A. Gray ou *Veratrum* L. ; certaines familles voisines ont la même base, comme les Smilacacées basées sur x'=16. À partir de x=8, de nombreuses variations chromosomiques s'observent dans la famille, avec une réduction des chromosomes, très petits pour la majorité des genres. Cependant, dans la tribu spécialisée des Paridées, une diminution brutale du nombre de chromosomes (dysploïdie de 8 à 5) s'accompagne d'une énorme augmentation d'ADN (quantité multipliée par 10), donnant chez *Paris* des chromosomes très grands ; phénomène assez unique par son ampleur.

PELLICER J. & al., *New Phytologist* **201** : 1484-1497, 2014 | ZOMLEFER W.B. & al., *Aliso* **22** : 566-578, 2006.

### Paris

Nombre de base x=5 (nombreuses espèces diploïdes en Chine).

*P. quadrifolia* – Espèce tétraploïde (2n=20). Taxon sans doute allotétraploïde (seulement des bivalents à la méiose, répartis en deux groupes de 5 presque homologues).

BJERKETVEDT D. & LAANE M.M., *Cytologia* **47** : 391-398, 1982 | DARLINGTON C.D., *Annals Bot.* **5(2)** : 203-216, 1941 | LAANE M.M., *Blyttia* **48** : 73-76, 1990 | YESIL Y. & ÖZHATAY F.N., *Biological Diversity Conserv.* **7(2)** : 57-69, 2014.

## ORCHIDACEAE

Comme chez la plupart des grandes familles de plantes à fleurs, une duplication a été détectée vers la base des Orchidées, ayant sans doute favorisé l'extraordinaire diversité de cette superbe famille. Ce

doublement a eu lieu vers 75 millions d'années ; sa position par rapport à la souche de la famille doit être précisée.

CAI J. & al., *Nature Genetics* **47(1)** : 65-72, 2015.

Cette énorme famille présente une complexité des nombres de chromosomes encore difficile à comprendre. Trop peu d'espèces ont été vérifiées, surtout dans les groupes plus archaïques ; les sous-familles basales semblent avoir chacune dérivé dans des directions différentes. Dans la sous-famille des Orchidoïdées, nous ne nous intéresserons qu'à la tribu des Orchidées qui comprend la plupart des espèces régionales. Elle est scindée en deux phylums principaux :

-pour la sous-tribu des Orchidinées, le nombre x=21 des genres *Neotinea*/*Orchis* pourrait être ancestral. Par dysploïdie il a donné x=20 chez *Dactylorhiza-Gymnadenia*, et x=18 chez *Anacamptis-Himantoglossum-Ophrys*.

-il n'est pas impossible que le même phénomène ait touché la sous-tribu des Habénariinées (seulement *Herminium* pour l'Île-de-France) car le nombre x=21 domine chez *Habenaria* Willd., et la même variabilité touche les autres genres (fréquence de x=21 et x=18).

Dans la sous-famille des Epidendroïdées, une des tribus basales est celle des Néottiées qui comprend les genres *Cephalanthera-Epipactis-Limodorum-Listera/Neottia*. Le nombre de base varie de 16 à 28 chez les espèces locales, avec un optimum pour x=18-20. Il peut très bien avoir dérivé de x=21 des Orchidoïdées. On retrouve ici les écarts d'opinion entre auteurs sur le nombre de base. Statistiquement et mathématiquement ressort la série x=7-14-21-28 dont le plus petit dénominateur commun est 7. Cependant, les nombres élevés (x=18 à 21) des Orchidoïdées pourraient être dus à une paléopolyploïdie avec **x=21** (triploïde sur la base 7) comme nombre originel. Le nombre x=18 est plutôt dérivé d'une dysploïdie à partir de 21, et non pas d'une dysploïdie 7/6 donnant des hexaploïdes avec disparition systématique des diploïdes ! À partir de ce nombre ancestral hypothétique de la sous-famille, la fréquence des phénomènes de dysploïdie ou d'aneuploïdie conduit à une diversité des nombres de base. Mais l'analyse des nombres se complique par une aneuploïdie infraspécifique et la fréquence de chromosomes B ; l'interprétation est d'ailleurs souvent ambiguë entre ces deux phénomènes. Pour les espèces régionales les principaux nombres de base se répartissent ainsi :

-nombre de base **x=21** : *Neotinea-Orchis-Platanthera*

-nombre de base **x=20** : *Dactylorhiza-Epipactis-Gymnadenia-Herminium*

-nombre de base **x=19** : voir *Epipactis*

-nombre de base **x=18** : dysploïdie dérivée de x=21 du genre *Neotinea* pour *Anacamptis-Himantoglossum-Ophrys*, mais aussi chez *Neottia* et *Cephalanthera p.p.*

- nombre de base  $x=17$  : *Listera*
- nombre de base  $x=16$  : voir *Cephalanthera*
- nombre de base  $x=15$  : *Spiranthes-Goodyera*
- nombre de base  $x=14$  : *Hammarbya*.
- nombre de base  $x=13$  : *Liparis*

BATEMAN R.M. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* **142** : 1-40, 2003 | BERNARDOS S. & al., *Israel J. Plant Sciences* **52** : 161-170, 2004 | CAUWET-MARC A.-M. & BALAYER M., *Botanica Helvetica* **94**(2) : 391-406, 1984 | CAUWET-MARC A.-M. & BALAYER M., *Bull. Soc. bot. France, Lettres Bot.*, **131**(2) : 121-137, 1984 | CAUWET-MARC A.-M. & BALAYER M., *Bull. Soc. bot. France, Lettres Bot.*, **133**(3) : 265-277, 1986 | DEL PRETE C., *Informatore Bot. Italiano* **10** : 379-389, 1978 | DEL PRETE C. & CONTE R., *Webbia* **34**(2) : 553-614, 1980 | D'EMERICO S. & al., *Caryologia* **43**(3-4) : 267-276, 1990 | D'EMERICO S. & al., *Plant Systematics Evol.* **217**(1-2) : 147-161, 1999 | FELIX L.P. & GUERRA M., *Plant Systematics Evol.* **254**(3-4) : 131-148, 2005 | KLIPHUIS E., *Acta Bot. Neerlandica* **12** : 172-194, 1963 | MEILI-FREI E., *Berichte Schweizerischen Bot. Gesells.* **75** : 219-292, 1965.

### Anacamptis

Nombre de base  $x=18$ , dysploïdie dérivée de  $x=21$  du genre *Neotinea*.

DEL PRETE C. & al., *Plant Systematics Evol.* **174**(3-4) : 115-123, 1991 | D'EMERICO S. & al., *Caryologia* **46**(4) : 309-319, 1993 | D'EMERICO S. & al., *Plant Systematics Evol.* **200**(1-2) : 111-124, 1996 | SCRUGLI A., *Informatore Bot. Italiano* **13** : 119-121, 1981.

*A. coriophora* – Espèce diploïde ( $2n=36$ ). Certaines cellules montrent  $2n=38$  chromosomes, mais cet état semble accidentel. À la méiose, les plaques présentent alors deux trivalents ce qui correspondrait à des chromosomes accessoires associés à deux paires de bivalents. Par ailleurs de rares individus triploïdes apparaissent accidentellement dans les populations.

*A. laxiflora* – Espèce diploïde ( $2n=36$ ). Des individus triploïdes apparaissent accidentellement dans les populations. Comme pour *A. palustris* ci-après, les comptages à  $2n=42$  sont douteux, et sans doute erronés.

*A. morio* – Espèce diploïde ( $2n=36$ ).

*A. palustris* – Espèce diploïde ( $2n=36$ ). Les comptages signalant  $2n=42$  restent très douteux : confusion avec *Orchis mascula* ?

*A. pyramidalis* – Espèce présentant plusieurs cytotypes :  $2x-3x-4x$  ( $2n=36$  ou 72, avec des hybrides à  $2n=54$ ). Des hybridations entre ces cytotypes (rétrocroisements) peuvent produire des individus à  $2n=45$  ou  $2n=63$ . Cependant, cette variabilité n'a pour l'instant été constatée qu'en région méditerranéenne ; les populations franciliennes devraient donc correspondre au cytotype le plus répandu à  $2n=36$ .

### Cephalanthera

Nombre de base variable impliquant des remaniements complexes ( $x=16-18-22$ ). D'après certains auteurs, ce genre serait paléotétraploïde. Les trois espèces régionales seraient dérivées de génomes

à 9-8-11 chromosomes respectivement ; le nombre originel n'est pas confirmé ( $x=8$  ?). Ces hypothèses nous paraissent douteuses. Le genre *Cephalanthera* (résultats encore variables suivant les auteurs) serait situé à la base de la tribu des Néottiées ; la plupart des orchidées de ce groupe présentent une forte asymétrie des chromosomes, avec quelques chromosomes de grande taille, et toute une série de petits chromosomes en nombre variable car facilement soumis à des soudures ou des fissions. Certes l'ensemble découle sans doute d'un épisode de duplication, et tous les genres de la tribu sont alors paléopolyploïdes ! Dans le genre *Cephalanthera*, *C. rubra* se distingue par un caryotype nettement moins asymétrique et avec un nombre plus grand de chromosomes ; il est de plus placé en position plus ancestrale que les deux autres ; *C. damasonium* et *C. longifolia* restent très proches, avec trois grands chromosomes, et ne différant que par deux paires de très petits chromosomes. Le nombre de base serait donc plus élevé, éventuellement voisin de  $x=18-20$ , nombres que l'on retrouve chez *Neottia* et dans le genre plus spécialisé *Epipactis*. S'en est suivie une dysploïdie descendante au sein du genre *Cephalanthera*.

D'EMERICO S. & al., *Plant Systematics Evol.* **217** : 147-161, 1999 | D'EMERICO S. & al., *Cytologia* **65** : 189-195, 2000 | MOSCONE E.A. & al., *Chromosome Research* **15** : 931-943, 2007 | SCHWARZACHER T. & SCHWEIZER D., *Plant Systematics Evol.* **141**(2) : 91-113, 1982.

*C. damasonium* – Espèce basée sur  $x=18$ , diploïde ( $2n=36$ ). L'autogamie limite fortement la variabilité de cette espèce. Des individus triploïdes ont été signalés : sans doute fécondation par un gamète non réduit.

*C. longifolia* – Espèce basée sur  $x=16$ , diploïde ( $2n=32$ ). De rares populations aneuploïdes (confirmées, en France, dans le Conflent) possèdent une paire complémentaire de petits chromosomes ( $2n=34$ ) ; certains auteurs soulignent cependant le risque de compter deux fois les chromosomes à fortes constriction.

*C. rubra* – Espèce centrée sur  $x=22$ , diploïde ( $2n=44$ ). Les résultats obtenus sur cette espèce montrent une forte variabilité : nombre compris entre  $2n=36$  (Sud France) et  $2n=48$ . Il faudrait vérifier cette aneuploïdie (difficultés de comptage des chromosomes les plus petits), et rechercher si elle correspond à une répartition particulière : sans doute pas, comme dans les genres voisins, même si  $2n=36$  semble constant en France méridionale.

### Dactylorhiza

$x=20$  dérivé par dysploïdie de  $x=21$  du genre *Platanthera*.

BATEMAN R.M. & DENHOLM I., *Watsonia* **14** : 347-376, 1983 | BERTOLONI V. & al., *Portugaliae Acta Biol.* **19** : 249-265, 2000 | DUFRÈNE M. & al., *Plant Syst. Evol.* **175** : 55-72, 1991 | HEDREN M. & al., *Amer. J. Bot.* **88**(10) : 1868-1880, 2001 | JAGIELLO M. & al., *Fragmenta Floristica Geobot.* **34**(3-4) :

315-326, 1989 | PILLON Y. & al., *Taxon* **56**(4) : 1185-1208, 2007 | VAUCHER C., *Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat.* **89** : 75-85, 1966.

*D. incarnata* – Espèce diploïde (2n=40).

*D. maculata* – Espèce appartenant à un complexe pouvant se scinder en un groupe de taxons diploïdes, et un groupe de taxons autotétraploïdes. Dans la région, on distingue ainsi la subsp. *meyeri* diploïde (2n=40), de la subsp. *maculata* autotétraploïde (2n=80). Les comptages signalés à 2n=60 correspondent certainement à des hybrides.

Dans les pays nordiques (Scandinavie par exemple) la séparation entre les deux cytotypes s'avère aisée ; cette divergence correspond à une migration assez récente en provenance du sud, avec une base de variabilité affaiblie. Il semble cependant que certains caractères ne s'expriment que *in situ*, traduisant plutôt une divergence écologique.

En région méditerranéenne, la situation semble nettement plus floue. Certains auteurs reconnaissent l'impossibilité de séparer morphologiquement de la subsp. *maculata* diverses populations diploïdes. Ces populations, parfaitement interfertiles avec la subsp. *meyeri*, pourraient correspondre à une introgression, ou, pourquoi pas, faire partie des populations ancestrales ayant contribué à la formation des tétraploïdes. Par ailleurs existent en Europe centrale des populations tétraploïdes identiques à la subsp. *meyeri* ; on peut donc considérer qu'en région continentale, cette sous-espèce possède deux cytotypes (autotétraploïdes récents). Ces populations de *meyeri* tétraploïdes atteignent la France dans le nord des Alpes et sans doute la Montagne Noire et les Pyrénées.

DEVOS N. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **36** : 568-580, 2005 | JAGIELLO M. & LANKOSZ-MROZ M., *Fragmenta Floristica Geobot.* **31-32**(3-4) : 385-393, 1986-1987 | KRAHULCOVA A., *Preslia, Praha*, **75** : 97-113 (105-106), 2003 | STAHLBERG D., *Evolutionary Ecol.* **23** : 295-328, 2009 | STAHLBERG D. & HEDREN M., *Plant Systematics Evol.* **273** : 107-132, 2008 | STAHLBERG D. & HEDREN M., *Biological J. Linnean Soc.* **101** : 503-525, 2010 | VAUCHER C., *Bulletin Soc. neuchâteloise Sci. Nat.* **89** : 75-85, 1966.

*D. majalis* – Ensemble de taxons allotétraploïdes (2n=80) issus d'hybridations répétées (donc polyphylétiques) entre *D. incarnata* et *D. maculata* (mentions diploïdes à confirmer). Les deux sous-espèces de *D. maculata* ont sans doute participé à la diversité des hybridations, de même que les différents haplotypes. Des hybridations répétées et introgressions ont embrumé les hiatus entre ces différentes lignées tétraploïdes.

Ainsi *D. majalis* subsp. *majalis* serait plutôt dérivé d'un hybride *meyeri* femelle x *incarnata* mâle. Par contre, la subsp. *praetermissa* aurait pour parent « *D. saccifera* (Brongniart) Soo », taxon diploïde représentant le gr. *maculata* en Corse... La description systématique de ces lignées illustre plus une quête onirique qu'une réelle biodiversité patrimoniale !

BALAO F. & al., *Heredity* **116** : 351-361, 2016 | DE HERT K. & al., *American J. Bot.* **98**(6) : 946-955, 2011 | DE HERT K. &

al., *Annals Bot.* **109**(4) : 709-720, 2012 | DEVOS N. & al., *Molecular Phylogenetics Evol.* **38** : 767-778, 2006 | HEDREN M., *Watsonia* **21** : 113-118, 1996 | HEDREN M. & al., *Molecular Ecology* **17**(23) : 5075-5091, 2008 | PAUN O. & al., *BMC Evolutionary Biol.* **11**(113) : 14p., 2011.

*D. sambucina* – Espèce diploïde (2n=40). Des individus triploïdes (2n=60) ont été signalés, sans doute formés par intervention de gamètes non réduits.

PEDERSEN H., *Bot. J. Linnean Soc.* **152** : 405-434, 2006.

*D. viridis* (= *Coeloglossum viride*) – Espèce diploïde (2n=40). De nombreux auteurs séparent le genre *Coeloglossum* ; parmi les caractères on peut citer les sépales en casque, les pollinies divergentes, le labelle oblong et bifide, la présence de nectar... Mais, génétiquement parlant l'unique espèce est proche des autres *Dactylorhiza* : sans doute basale. Un niveau de sous-genre nous semble mieux correspondre à ce schéma phylogénétique.

### *Epipactis*

Nombre de base x=20. Fondamentalement, toutes les espèces sont diploïdes et possèdent donc 2n=40 chromosomes. Cependant les individus aneuploïdes sont assez fréquents chez certains taxons. Les caryotypes suggèrent une origine paléotétraploïde du genre à partir d'ancêtres disparus à x=10. Il est cependant probable que cette paléopolyploïdie soit générale à l'ensemble Orchidées et Néottiées. Certains auteurs ont signalé de rares individus à 2n=18-20 qui pourraient représenter les ancêtres ; il semble plus vraisemblable que ces cytotypes accidentels soient dérivés : retour aux sources par survie végétative d'individus haploïdes.

*E. atrorubens* – En général 2n=40, rarement aneuploïde à 2n=38.

*E. helleborine* – Nombre variant de 36 à 44 avec fréquence des cytotypes à 2n=38 et 40.

*E. microphylla* – Apparemment stable à 2n=40.

*E. muelleri* – Les deux cytotypes 2n=38 et 40 signalés.

*E. palustris* – En général 2n=40 : rares aneuploïdes à 2n=44 à 48.

BERNARDOS S. & al., *Folia Geobotanica* **38**(3) : 319-331, 2003.

### *Goodyera repens*

Espèce sans doute basée sur x=15 comme *Spiranthes*, en général diploïde (2n=30). Un cytotype à 2n=32 a été cité (en particulier en Sologne et dans les Albères) ; il serait intéressant d'analyser les deux chromosomes complémentaires pour savoir s'il s'agit d'une aneuploïdie ou de la présence de deux chromosomes accessoires (chromosomes B ?). D'autres auteurs ont cité une aneuploïdie de 28 à 32. En fait, le genre *Goodyera* semble très complexe sur le plan cytotoxonomique. Le nombre de base, sans doute secondaire, varie de x'=11 à 16, avec

domination des cytotypes à  $x=14-15-16$ . Or, au voisinage du genre *Goodyera*, plusieurs genres sont basés sur  $x=10$  (par exemple *Zeuxine* Lindley), mais avec une fréquente polyploïdie conduisant à des  $3x$  (à 15) ou  $5x$  (à 25). On pourrait ainsi suggérer que le nombre 15 serait dérivé d'un hybride triploïde ? Par contre, plusieurs auteurs ont signalé chez *G. repens* un cytotype à  $2n=40$  (Pays-Bas et Pologne), à confirmer car difficile à expliquer ; on retrouverait une base 10, avec une possible dysploïdie descendante de 20 à 14 ?

SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, 8(1) : 33-35, 1970.

### *Gymnadenia*

$x=20$  dérivé par dysploïdie de  $x=21$  du genre *Platanthera*.

MARHOLD K. & al., *Preslia (Praha)* 77(2) : 159-176, 2005 | MEEKERS T. & al., *J. Ecology* 100 : 1269-1288, 2012 | STARK C. & al., *Plant Systematics Evol.* 293 : 213-226, 2011 | TRAVNICEK P. & al., *Annals Bot.* 107 : 77-87, 2011.

*G. conopsea* – Espèce présentant divers cytotypes :  $2x$  à  $6x$  ( $2n=40-60-80-100-120$ ). Ces cytotypes autopolyploïdes peuvent cohabiter dans une même population, et ne semblent donc indiquer aucune particularité écologique. Cependant, les deux cytotypes  $2x$  et  $4x$  dominant largement, les  $4x$  correspondant à un simple doublement du stock. Par contre certaines populations diploïdes se distinguent génétiquement et représentent ainsi un taxon particulier difficile à déterminer : subsp. *densiflora* (Wahlenb.) K. Richter (= *G. densiflora* (Wahlenb.) A. Dietr.), à floraison plus tardive. La répartition de ce taxon reste méconnue en France ; il semble se réfugier en montagne (Alpes et Jura) où il peut côtoyer la sous-espèce type.

*G. odoratissima* – Espèce toujours diploïde ( $2n=40$ ). On trouve des populations fixées intermédiaires entre cette espèce et la précédente : subsp. *longicalcarata* Hermosilla & Sabando (= *G. pyrenaica* (Philippe) Giraudias), disséminée dans le Sud-Ouest de la France. Cette situation incite à regrouper tous ces taxons en une seule espèce biologique, et donc à inclure *G. odoratissima* dans la variabilité infraspécifique de *G. conopsea* !

### *Hammarbya paludosa*

Espèce basée sur  $x=14$ , diploïde ( $2n=28$ ).

### *Herminium monorchis*

Espèce basée sur  $x=20$ , diploïde ( $2n=40$ ).

Des populations à  $2n=38$  ont été citées en Chine : autre taxon ? Le nombre de base du genre serait  $x=21$ , avec dysploïdie à 20 puis 19-18.

### *Himantoglossum hircinum*

Espèce basée sur  $x=18$  (dysploïdie dérivée de  $x=21$  du genre *Neotinea*), diploïde ( $2n=36$ ).

### *Limodorum abortivum*

Espèce fonctionnellement diploïde à  $2n=56$ . L'espèce possède deux paires de grands chromosomes, et toute une série de chromosomes plus petits. Il existe de rares cytotypes aneuploïdes à  $2n=60$  (et  $2n=48$  ou  $2n=64$  à confirmer), la différence touchant le nombre de paires de petits chromosomes. Cette espèce appartient à la tribu des Néottiées, et serait plus spécialisée que le genre *Cephalanthera*. Le nombre très élevé de chromosomes peut faire penser à une polyploïdie ; cependant, comparé aux céphalanthères, le caryotype très asymétrique ne montre pas plus de grands chromosomes (en fait moins), et la quantité d'ADN serait même plus faible. Il s'agit donc d'un taxon diploïde dont les chromosomes ont subi des scissions répétées jusqu'à atteindre environ 56.

### *Liparis loeselii*

Espèce basée sur  $x=13$ , diploïde ( $2n=26$ ). Ce nombre pourrait être dérivé de  $x=21$ , possiblement ancestral dans la tribu des Malaxidées.

### *Listera ovata* (*Neottia ovata*)

Espèce basée sur  $x=17$ , diploïde ( $2n=34$ ), pouvant posséder en complément 1-8 chromosomes B. Ces chromosomes surnuméraires semblent de deux types ; certains assez gros et sub-métacentriques, en nombre stable dans un même individu (stabilisant ainsi un cytotype à  $2n=36$ ), et d'autres correspondant à de petits fragments en nombre instable.

D'EMERICO S. & al., *Cytologia* 65 : 189-195, 2000 | GARBARI F., *Informatore Bot. Italiano* 3 : 216-221, 1971 | SCHOTSMAN H.D., *Bull. Centre Etud. Rech. sci., Biarritz*, 8(2) : 199-255 (237-239), 1970 | SIMON W., *Caryologia* 21(2) : 181-189, 1968 | VOSA C.G., *Caryologia* 36(2) : 113-120, 1983.

### *Neotinea ustulata*

Espèce basée sur  $x=21$ , diploïde ( $2n=42$ ).

### *Neottia nidus-avis*

Espèce basée sur  $x=18$ , diploïde ( $2n=36$ ).

GIUSEPPINA B. & al., *Caryologia* 63(2) : 184-191, 2010.

### *Ophrys*

Nombre de base  $x=18$ , dysploïdie dérivée de  $x=21$  du genre *Neotinea*. À part de rares individus aneuploïdes, le nombre de chromosomes de ce genre est remarquablement stable. Les quatre espèces régionales sont diploïdes ( $2n=36$ ) : *O. apifera*, *O. aranifera*, *O. fuciflora*, *O. insectifera*.

Ces espèces peuvent présenter une aneuploïdie somatique, avec des comptages à  $2n=37$  ou  $38$  : à considérer comme accidentelle.

BERNARDOS S. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* 142(4) : 395-406, 2003 | D'EMERICO S. & al., *Bot. J. Linnean Soc.* 148(1) : 87-99, 2005 | GREILHUBER J. & EHRENDORFER F., *Plant Systematics Evol.* 124(2) : 125-138, 1975.

### *Orchis*

Nombre de base  $x=21$ . Les cinq espèces régionales sont diploïdes ( $2n=42$ ) : *O. anthropophora*, *O. mascula*, *O. militaris*, *O. purpurea*, *O. simia*. *O. mascula* se distingue nettement des autres espèces : certains auteurs acceptent une séparation dans le genre *Androrchis*. Des populations à  $2n=56$  ont été signalées dans les Pyrénées orientales (attribuées à la subsp. *pinetorum* Boiss. & Kotschy) : douteux, à confirmer.

D'EMERICO S. & al., *Caryologia* **55**(1) : 55-62, 2002.

### *Platanthera*

Nombre de base  $x=21$ . Les deux espèces sont diploïdes :  $2n=42$ . La limite entre *P. chlorantha* et *P. bifolia*, nette quand les populations sont très isolées, devient floue dès que les deux espèces se côtoient, avec de fréquents phénomènes d'introgression de *P. chlorantha* dans *P. bifolia*.

NILSSON L.A., *Bot. J. Linnean Soc.* **87** : 325-350, 1983.

### *Spiranthes*

Nombre de base  $x=15$ . Les deux espèces régionales sont diploïdes ( $2n=30$ ) : *S. aestivalis*, *S. spiralis*.

## POTAMOGETONACEAE

D'excellents connaisseurs de cette famille comme LES concluent à un nombre ancestral des potamots de  $x=7$ , en contradiction avec  $x=13$ . Un trait original des potamots est ce lien permanent entre 7 et 13, visible non seulement entre groupes d'espèces, mais aussi, d'après la bibliographie, au niveau infraspécifique. En fait, si l'on fait le ménage parmi les comptages incertains, la variabilité infraspécifique disparaît ; restent deux séries euploïdes basées sur 26 et 28. De toute évidence, le nombre  $x=13$  est hypotétraploïde ( $7 \times 2 - 1$ ), et paraît dérivé. Cependant la contance de  $x=13$  impliquerait une répétition de la dysploïdie 14 vers 13 ! Or, autant le polyphylétisme d'une tétraploïdie simple (7 se double à 14) se conçoit aisément, autant la répétition systématique d'une même dysploïdie semble plus improbable. Deux possibilités s'affrontent, excluant toutes deux le niveau diploïde. Si l'on retient  $x=13$  comme ancestral, les génomes plus archaïques à  $x=7/14$  ressortent à l'occasion de remaniements. Les nombres variés des potamots dériveraient alors tous de la série euploïde 13-26-52. Le fait que le groupe basal de *P. pectinatus*, séparé pour certains dans un genre *Stuckenia* Börner, soit un ensemble  $6x$  basé sur  $x=13$  apporte un argument de poids. Par contre, la

phylogénie proposée par KAPLAN & al. (2013) laisse la place à un nombre  $x=14$  basal pouvant ne nécessiter que deux passages à 13, puis des retours à 14. Le nombre  $x'=15$  du genre *Groenlandia* confirme que le nombre ancestral commun à tous les potamots serait  $x=14$ , paléo-tétraploïde ; s'en serait suivie une double dysploïdie, ascendante pour *Groenlandia* et descendante pour les autres potamots (ou certains autres potamots). Plus en amont, à condition d'inclure le genre *Zannichellia* dans la famille des Potamogetonacées, alors seulement le nombre  $x=7$  deviendrait originel au niveau de la souche de la famille : nombre immédiatement touché par un doublement, à la base de l'ensemble des potamots. Les chromosomes sont petits et difficiles à compter ; en particulier, la détermination de chromosomes B est délicate. Mais, d'autres erreurs sont commises en comptant deux satellites ou en doublant des chromosomes à fortes constriction (cas des mentions à  $2n=28$  chez *P. pusillus*). D'autres comptages aneuploïdes ont été signalés chez les taxons tétraploïdes ( $2n=48-50$  au lieu de 52) ; nous les considérons comme accidentels, même si la multiplication végétative peut localement favoriser ces cytotypes (à confirmer). Plus prosaïquement, ces commentaires essaient de justifier les comptages divergents par politesse, alors que dans divers cas il doit s'agir d'erreurs de détermination, fréquentes chez ce genre difficile. Nous rejoignons ici le remarquable bilan de KAPLAN & al. (2013) dont la pertinence pourrait servir de modèle aux futures synthèses cytotaxonomiques.

KAPLAN Z. & al., *Preslia* **85** : 421-482, 2013 | PRESTON C.D., *BSBI Handbook n°8* : 350 pp., 1995.

### *Groenlandia densa*

Espèce diploïde, basée sur  $x=15$  ( $2n=30$ ).

### *Potamogeton*

Nombre de base  $x=13$  ( $2x$  à  $8x$ ).

HOLLINGSWORTH P.M. & al., *Aquatic Bot.* **60** : 337-358, 1998 | KAPLAN Z. & STEPANEK J., *Plant Syst. Evol.* **239** : 95-112, 2003 | LES D.H., *Rhodora* **85**(843) : 301-323, 1983 | LES D.H. & SHERIDAN D.J., *Taxon* **39**(1) : 41-58, 1990 | LINDQUIST C. & al., *Cladistics* **22** : 568-588, 2006 | WAN T. & al., *Plant Syst. Evol.* **298** : 1195-1210, 2012 | WANG Q.D. & al., *Plant Syst. Evol.* **267** : 65-78, 2007.

Toutes les espèces à feuilles sessiles étroites sont diploïdes : en général à  $2n=26$  avec *berchtoldii*, *friesii*, *obtusifolius*, *pusillus*, *trichoides*, plus rarement à  $2n=28$  chez *acutifolius* (ainsi que *P. compressus*, signalé par erreur dans la région). *P. obtusifolius* aurait pu se former par hybridation ancienne entre *P. compressus* et *P. pusillus*.

*P. pectinatus* (= *Stuckenia pectinata*) – Espèce appartenant à un groupe isolé, caractérisé par une longue gaine stipulaire ; elle est hexaploïde ( $2n=78$ ), comme les autres espèces de ce phylum. Cependant, une fois éliminés les comptages inférieurs à  $6x$  effectués par des auteurs peu fiables, certains

chercheurs ont signalé une aneuploïdie fréquente, allant de 70 à 87, sans toujours préciser l'échelle de cette variabilité ; elle peut en effet être en grande partie due à une variabilité cellulaire, sans parler des difficultés de comptage au niveau hexaploïde. Elle n'a de toute façon que peu de valeur taxonomique, et le nombre fondamental de l'espèce est certainement  $2n=78$ .

KALKMAN L. & Van WIJK R.J., *Aquatic Bot.* **20** : 343-349, 1984.

Espèces à feuilles supérieures larges :

*P. crispus* – Espèce pour laquelle de nombreux comptages ont été signalés :  $2n=26-48-50-52-56-78$ . Cependant, la plupart de ces comptages ont été effectués par des auteurs peu fiables, et en général sur une base d'échantillons trop faible. Aussi, il semble plus raisonnable, en l'attente de nouvelles confirmations de ne retenir que le comptage tétraploïde attesté par de nombreux auteurs :  $2n=52$ .

*P. perfoliatus* – Comme pour *P. crispus*, la diversité des comptages déconcerte :  $2n=14-26-40-48-52-78$ . Ainsi, cette espèce serait très étonnante, présentant les deux séries basées l'une sur  $x=7$  (14 et sans doute 40), l'autre sur  $x'=13$  (26-52-78). La série basée sur  $x=7$  reste très douteuse et sans doute erronée. Par contre, la série euploïde basée sur  $x=13$  paraît plus vraisemblable, mais à confirmer. Le niveau hexaploïde pourrait résulter de la fécondation accidentelle par un gamète non réduit. La grande majorité des comptages acte la domination du cytotype tétraploïde ( $2n=52$ ) auquel devraient appartenir les populations locales.

Les autres espèces semblent plus stables (dans la littérature). Elles correspondent (à part *P. lucens*) aux espèces à dimorphisme foliaire, différenciant des feuilles supérieures larges et flottantes. Deux de ces espèces sont diploïdes ( $2n=26?-28$ ), et considérées comme plus archaïques : *P. coloratus* et *P. polygonifolius*. Le signalement d'un cytotype tétraploïde de *P. polygonifolius*, espèce particulièrement difficile à déterminer, est certainement erroné.

Les espèces restantes sont tétraploïdes ( $2n=52$ ) : *gramineus*, *lucens*, *natans*, *nodosus*. Parmi celles-ci, au moins *P. lucens* et *P. natans* auraient des génomes allotétraploïdes.

### *Zannichellia palustris*

Espèce basée sur  $x=6$ .

TALAVERA S. & al., *Lagascalia* **14**(2) : 241-271, 1986 | Van VIERSSEN, *Aquatic Botany* **12** : 103-155, 1982.

Seul le type (subsp. *palustris*) a été confirmé en Île-de-France ; il s'agit d'un taxon tétraploïde ( $2n=24$ ). Deux taxons méritent des recherches complémentaires en Île-de-France. La subsp. *pedicellata* (= *Z. pedunculata* Rchb.), hexaploïde ( $2n=36$ ), préfère les eaux légèrement salées et ne

pénètre que peu à l'intérieur des terres ; cependant favorisée par l'eutrophisation. Enfin *Z. peltata* Bertol., plante diploïde ( $2n=12$ ), anciennement signalée en forêt de Fontainebleau. Les risques de confusion étant importants, nous attendons une confirmation de leur éventuelle présence.

## TYPHACEAE

Le nombre de base de la famille,  $x=15$ , semble très stable. L'isolement de cette famille rend délicate toute comparaison avec d'autres familles.

### *Sparganium*

Nombre de base  $x=15$ .

BUOK K. & ADAMKIEWICZ E., *Acta Soc. Botanicorum Poloniae* **40**(1) : 143-148, 1971 | COOK C.D.K. & NICHOLLS M.S., *Botanica Helvetica* **96**(2) : 213-267, 1986 | COOK C.D.K. & NICHOLLS M.S., *Botanica Helvetica* **97**(1) : 1-44, 1987.

Les trois espèces régionales sont diploïdes ( $2n=30$ ). Il en est de même pour toutes les espèces du genre.

### *Typha*

Nombre de base  $x=15$ . Les deux espèces régionales sont diploïdes ( $2n=30$ ).

## XANTHORRHOEACEAE

Si l'on accepte cette famille au sens large, en incluant les Asphodélacées, le nombre de base est  $x=7$ . Certaines Asphodélacées australiennes (genre *Bulbine* Wolf) présentent à la fois  $x=7$  et  $x=12$  suggérant une dysploïdie descendante à partir de  $x'=14$ . Le nombre de chromosomes de *Simethis* s'est-il formé de cette façon ? Il y a sans doute eu duplication (donc genre paléo-tétraploïde) à partir d'un ancêtre soit à  $x=7$ , soit déjà dysploïde à  $x=6$ .

### *Simethis mattiazzii*

Espèce basée sur  $x=12$ , possédant deux cytotypes :  $2x$  et  $4x$ , mais en général tétraploïde ( $2n=48$ ). Les populations  $2x$  relictuelles n'ont, pour l'instant, été trouvées qu'en Italie.

# Bilan régional prospectif

Si très peu d'espèces ont bénéficié de comptages en France, et particulièrement en Île-de-France, une bibliographie internationale permet de faire un bilan assez complet de la cytotaxonomie des plantes franciliennes. Pratiquement toutes les espèces de haut rang ont été comptées au moins une fois : curieusement à l'exception de *Juncus tenageia*, et plus logiquement de *Euphorbia esula* subsp. *tristis*. Cependant, plusieurs espèces rares n'ont fait l'objet que de rares estimations, rendant leur numération incertaine (voir par exemple les Cypéracées) ; il faudrait prioritairement vérifier ces nombres chez les espèces patrimoniales comme *Erucastrum supinum* ou *Hypericum elodes*...

Dans la suite, nous proposons un bilan des vérifications qui permettraient d'améliorer la connaissance de la flore francilienne.

## PTERIDOPHYTES

Au niveau fondamental, de nombreux travaux restent à faire pour expliquer l'origine paléopolyploïde de la plupart des fougères et plantes alliées, ainsi que la parenté des espèces allopolyploïdes (*Dryopteris*, *Gymnocarpium*...).

Quelques groupes de végétaux cristallisent les passions, et les Ptéridophytes en font partie. Cela induit une distorsion par rapport aux autres groupes systématiques, et une tendance à l'inflation de la part des spécialistes. Pour nous, une appréciation globale modérée s'impose, et il n'est pas question d'élever au niveau de sous-espèces tous les cytotypes autopolyploïdes des plantes ! Un même souci de simplification et de clarté devrait inciter à grouper en espèces collectives les taxons allopolyploïdes et leurs parents...

### Aspleniacées

Le seul point à préciser en Île-de-France concerne le complexe de *A. trichomanes*. La présence de la sous-espèce *trichomanes* diploïde a été signalée et mérite une confirmation ; son aire assez vaste autorise sa présence dans la région : à rechercher sur rochers siliceux. Elle existe dans le Centre, et atteint l'Yonne.

### Dryoptéridacées

Laissons aux spécialistes la recherche des parents supposés des espèces allotétraploïdes. Ne sort de ce groupe que le complexe de *D. affinis*. La subsp. *affinis* possède une répartition compatible avec sa présence en Île-de-France : elle a été signalée sur tous les départements périphériques, où elle mérite une confirmation. Ce taxon serait un allodiploïde apomictique formé par hybridation entre un ancêtre fertile et peut-être *D. oreades*. Il se distingue de la subsp. *borreri* par des frondes plus jaunâtres, des

segments tronqués au sommet et des indusies plus coriaces. Cependant, la vérification de la valence reste le critère le plus sûr pour le séparer du complexe triploïde.

### Lycopodiacées

Ce phylum très archaïque ne peut lutter face à la concurrence des plantes plus évoluées. L'intensification et l'eutrophisation ne laissent plus leur place à ces espèces rares qui ne sont plus représentées, en Île-de-France, que par quelques individus de *Lycopodiella inundata*.

### Polypodiacées

La vérification des nombres de chromosomes pourrait permettre de préciser la répartition des trois taxons franciliens. *P. cambricum*, espèce diploïde en limite d'aire, n'est-il représenté que par les quelques individus des falaises de Nemours ? Son cycle hivernal permet de le repérer en automne où les jeunes frondes démarrent alors que les deux autres taxons présentent encore des sores fertiles : à rechercher ! En plus de la répartition de *P. vulgare*, les comptages peuvent préciser la fréquence des populations hybrides, stériles et pentaploïdes !

### Woodsiacées

La répartition des cytotypes de *Cystopteris fragilis* reste à étudier ; qu'en est-il de la dernière population d'Île-de-France ? Le niveau tétraploïde semble le plus probable, mais sa vérification devient urgente car l'extinction menace.

## GYMNOSPERMES

La cytotaxonomie de tous les conifères de la région est bien connue, y compris chez les espèces plantées par les forestiers.

## ANGIOSPERMES - DICOTYLEDONES

### Amarantacées

Chez *Amaranthus hybridus*, on pourrait vérifier, en fonction de la variabilité morphologique, si les populations naturalisées possèdent le cytotype ancestral  $2n=32$  ou le cytotype dérivé  $2n=34$ . De même, chez *Dysphania ambrosioides*, on pourrait vérifier le niveau tétraploïde des populations franciliennes.

Cependant, le seul point important à étudier concerne le groupe de *Chenopodium album*. La répartition du

taxon tétraploïde nécessite des prospections en France ; *C. strictum*, sans doute présent dans le Nord-Est, pourrait éventuellement atteindre l'Île-de-France ; il y est signalé à Paris et dans sa couronne, ainsi que dans le Val d'Oise : à confirmer.

### **Araliacées**

Une analyse plus précise des populations échappées de culture serait nécessaire. Nous avons considéré qu'aucun taxon autre que *H. helix* ne montrait de capacité de naturalisation. Notre région sort de l'aire strictement atlantique de *H. hibernica*, mais cette plante tétraploïde a servi à la sélection de cultivars ; les poils très appliqués permettent théoriquement de repérer ce cytotype. Des prospections chorologiques en Normandie seraient utiles pour préciser la limite entre *H. helix* et *H. hibernica*.

### **Balsaminacées**

Le seul point à éclaircir serait de confirmer le nombre de chromosomes des deux espèces introduites :  $2n=18$  pour *Impatiens glandulifera* et  $2n=26$  pour *I. parviflora*.

### **Betulacées**

Les nombres sont bien connus. Cependant les relations d'hybridation entre les deux bouleaux méritent des études complémentaires, car l'hybride se forme fréquemment dans la région.

### **Boraginacées**

#### *Heliotropium*

Les héliotropes sont les seules Boraginacées annuelles estivales. Ils appartiennent à un contingent d'espèces archéophytes originaires de région méditerranéenne, et en progression vers le nord. *Heliotropium europaeum* posséderait deux cytotypes ; leur répartition est inconnue en France. Leur étude reste à faire ; les populations régionales devraient plutôt correspondre à la valence tétraploïde.

#### *Lithospermum/Buglossoides*

Les grémils annuels font aussi partie des archéophytes, mais colonisent cette fois les céréales d'hiver. Leur histoire semble plus complexe et non résolue. Les populations dressées à fleurs blanches (subsp. *arvense*) proviennent certainement de pays plus orientaux ; elles se sont retrouvées en contact avec les populations indigènes du Sud-Est de la France : en particulier la subsp. *incrassatum* à port étalé et fleurs plus souvent bleutées. Des études récentes ont tenté de préciser la compréhension de ce complexe ; mais, les résultats, pas encore admis par tout le monde, n'ont pas été appliqués au territoire français, et manquent cruellement d'une étude

cytotaxonomique. Trois cytotypes existent ( $2x-4x-6x$ ) sans que l'on sache encore leurs liens avec les taxons phénétiquement distincts. Nous n'avons en Île-de-France que *Lithospermum arvense* subsp. *arvense* pour lequel de nombreuses questions persistent : région d'origine, nombre de cytotypes, répartition de ces cytotypes ?

#### *Myosotis*

L'espèce la plus commune est aussi celle qui nécessite des études complémentaires : *M. arvensis*. Il faudrait déjà confirmer l'aneuploïdie des populations types : le cytotype  $2n=48$ , théoriquement originel, existe-t-il vraiment (confusions fréquentes avec *M. ramosissima*), de même que le cytotype  $2n=54$ , difficile à déterminer par rapport au cytotype dominant (voire exclusif) à  $2n=52$  ? Ensuite, il faudrait vérifier la fréquence du cytotype à  $2n=66$  parmi les populations robustes d'ourlets forestiers, et en profiter pour préciser les caractères distinctifs (mesures surestimées par BLAISE). Enfin, il faudrait rechercher, en France méridionale (peu vraisemblable en Île-de-France), à quoi correspond le cytotype à  $2n=36$  (aussi signalé en Grèce) : origine hybride ? En dehors de *M. arvensis*, des précisions pourraient être apportées par la cytotaxonomie dans le difficile groupe du *Myosotis* des marais : en particulier la répartition, en France, des trois cytotypes de *M. laxa*, entièrement méconnue.

#### *Pulmonaria*

Pour l'instant, seul le cytotype diploïde de *P. longifolia* a été confirmé en Île-de-France. Il serait intéressant de prospecter vers les confins Nord-Est de notre région, et dans les territoires adjacents pour préciser la limite d'aire de *Pulmonaria montana* subsp. *montana*. Les populations seraient alors triploïdes, et le hiatus avec les *P. longifolia* triploïdes semble suffisant pour ne pas risquer de confusion.

#### *Symphytum*

Concernant *Symphytum officinale*, manque une cartographie des populations diploïdes à fleurs blanches sur le territoire français ; nous n'avons trouvé aucune mention sérieuse de ces diploïdes en France. Quant à analyser le nombre de chromosomes des hybrides  $x$  *uplandicum*, cette recherche n'a pas grand intérêt étant donné le statut spontané de la plupart des populations et leur origine horticole.

### **Campanulacées**

*Campanula rotundifolia* possède, en France, trois cytotypes dont la répartition reste imprécise. Les populations franciliennes devraient majoritairement présenter une valence tétraploïde ( $2n=68$ ). Cependant, des populations diploïdes relictuelles ne peuvent être exclues ; la mention d'hexaploïdes sur

les coteaux séquanais méritent aussi une vérification (endopolyploïdie ?).

Il serait intéressant de vérifier le caryotype des raiponces, théoriquement basé sur  $2n=22$ . Les deux chromosomes complémentaires parfois signalés sont-ils à classer dans les chromosomes B accessoires, et quelle est leur stabilité ?

## Caprifoliacées

Nous n'avons trouvé aucune étude précise sur la répartition des cytotypes de *Lonicera periclymenum*. La valence tétraploïde semble la plus vraisemblable, au moins pour les populations sauvages.

La vérification de la ploïdie des cultivars de *Symphoricarpos* n'a de sens qu'en prenant en compte l'origine de ces cultivars, et leurs liens avec les taxons originels nord-américains.

## Caryophyllacées

### *Cerastium*

Le principal sujet à élucider concerne la variabilité de *C. pumilum*. Deux sous-espèces méritent d'être distinguées sur la base de leurs valences chromosomiques : le type hexaploïde ( $2n=108$ ), et la subsp. *glutinosum* tétraploïde ( $2n=72$ ). Leur répartition, encore insuffisamment connue en France, n'a fait l'objet d'aucune étude précise dans la région.

### *Herniaria*

Simple précaution : confirmer le niveau strictement diploïde de *H. glabra*, et le niveau tétraploïde de *H. hirsuta*.

### *Minuartia*

Comme pour tous les complexes en réseau, nous prôtons un traitement synthétique au sein d'une seule espèce biologique. La cytotaxonomie s'avère indispensable pour confirmer certaines déterminations rendues difficiles par la variabilité de certains caractères (pilosité entre autres), et la minutie nécessaire aux observations (comptage et couleur des étamines à effectuer sur le frais). Rappelons que quatre sous-espèces de *M. hybrida* ont été trouvées en Île-de-France : la subsp. *hybrida* tétraploïde ( $2n=48$ ), les sous-espèces *laxa* et *viscosa* hypotétraploïdes ( $2n=46$ ), et la subsp. *tenuifolia* hypohexaploïde ( $2n=70$ ). Cette détermination précise est importante pour détecter les populations de la subsp. *viscosa*, taxon très rare en France et patrimonial pour notre région ; sur la base d'un isolement génétique peut-être plus net, certaines flores conçoivent cette plante comme une bonne espèce, malheureusement très délicate à séparer des autres.

### *Polycarpon*

En Île-de-France, on ne peut que vérifier le niveau octoploïde des populations rudérales naturalisées appartenant à la subsp. *tetraphyllum* ; le cytotype  $4x$  serait plus méridional. Cette espèce mérite une révision complète sur le territoire français, étude qui n'aboutira qu'en analysant parallèlement la morphologie, l'écologie et impérativement le nombre de chromosomes, puisque trois valences sont signalées :  $4x-6x-8x$ .

### *Sagina*

Il faudrait vérifier chez *S. nodosa* le nombre  $2n=56$ , le plus souvent déterminé sur des populations littorales.

### *Scleranthus*

La cytotaxonomie pourrait n'apporter aucun élément pour analyser la taxonomie de ce genre, car les populations franciliennes risquent d'être toutes tétraploïdes (à vérifier cependant). Hors le nombre de chromosomes, le problème est comparable à celui du complexe *Aphanes arvensis-australis* ; on observe une variabilité parallèle comprenant un écotype céréalière plus robuste, à sépales très étalés, un écotype nain de la subsp. *annuus* mimant l'autre sous-espèce, et une subsp. *polycarpos* confinée aux milieux les plus psammo-xérophiles.

### *Spergula* (inclus *Spergularia*)

Il suffit de vérifier le niveau tétraploïde de *S. rubra*. Trouver des populations diploïdes pourrait correspondre à *S. echinosperma*, rare espèce qui pourrait accompagner *Elatine hexandra* ou *Alisma gramineum*... On peut rêver !

### *Stellaria*

Le complexe de *S. media* mérite des études complémentaires, mais à une échelle plus grande centrée sur la région méditerranéenne. On ne peut, en Île-de-France, que confirmer le modèle de base comprenant trois sous-espèces dont les nombres dominants devraient être  $2n=22$  pour les deux taxons diploïdes (subsp. *pallida* et subsp. *neglecta*), et  $2n=40$  pour le type allotétraploïde issu des deux précédents. Chez *S. palustris*, il serait intéressant de vérifier la polyploïdie sur les populations franciliennes (proches de la limite sud de cette espèce), et de confirmer la prédominance du cytotype décuploïde.

## Cistacées

Le seul point à résoudre concerne la répartition des cytotypes de *Tuberaria guttata*. Leur variabilité n'est pas connue en France. Les populations franciliennes ont pu migrer soit à partir du Centre (des octoploïdes

notés en Sologne), soit à partir de la Normandie (des hexaploïdes atlantiques).

## Composées

### Tribu des Anthémidiées

#### *Leucanthemum*

La Marguerite, espèce si commune des milieux herbeux, si souvent récoltée pour confectionner des bouquets champêtres malgré son odeur peu engageante : qui se douterait qu'elle appartient à un complexe polyploïde des plus inextricables ?

La plupart des populations appartiennent sans doute au cytotype tétraploïde que nous nommons subsp. *ircutianum* tant que son origine n'est pas résolue. Reste à confirmer la présence du cytotype diploïde, et à déterminer sa répartition : à rechercher sur les coteaux calcaires.

#### *Tripleurospermum*

On pourrait rechercher des populations tétraploïdes de la Matricaire inodore, en particulier en zone urbaine où rien ne devrait limiter leur développement.

### Tribu des Astérées

#### *Erigeron*

Dans un premier temps il serait prudent de confirmer le nombre allohexaploïde  $2n=54$  chez les trois espèces américaines : *E. bonariensis*, *floribundus* et *sumatrensis*.

Mais la seule espèce variable est *E. karvinskianus*, espèce ornementale originaire du Mexique, chez laquelle l'apomixie entretient une large gamme de valences. L'origine horticole laisse un doute sur le niveau des populations naturalisées : appartiennent-elles toutes au cytotype tétraploïde qui semble le plus répandu ?

#### *Galatella*

L'existence de deux cytotypes chez *G. linosyris* oblige à poursuivre les prospections pour déterminer la répartition des populations tétraploïdes, pour l'instant non signalées en France, peut-être par simple méconnaissance.

#### *Solidago*

Comme dans le genre *Erigeron* ci-dessus les problèmes cytotaux ne concernent que les taxons introduits. Les verges d'or naturalisées correspondent à des cultivars horticoles, plus ou moins sélectionnés à partir des espèces d'Amérique du Nord ; aussi n'est-il pas évident de les déterminer, et d'appliquer les résultats obtenus sur les ancêtres sauvages. La vérification des nombres de chromosomes pourrait apporter des indices sur leur origine.

*S. canadensis* devrait toujours être diploïde ; par contre *S. gigantea* s.l. présente une forte variabilité. Les populations naturalisées en Europe appartiennent généralement au cytotype tétraploïde ( $2n=36$ ) : à confirmer en Île-de-France.

#### *Symphotrichum*

Nous n'avons trouvé aucune étude précise des populations naturalisées dans le Bassin parisien ; histoire de classer la variabilité considérable, et de déterminer la part prise par *S. x salignum* au détriment de son parent *S. lanceolatum*. Le problème, là encore, concerne des plantes ornementales dérivées d'un complexe américain. La cytotaux risque de ne pas apporter d'arguments, car l'ensemble des populations franciliennes pourrait appartenir au niveau hexaploïde.

### Tribu des Hélianthées

Cette tribu est surtout représentée par des néophytes naturalisés. Il suffirait de vérifier les niveaux de ploïdie de certaines de ces espèces, fonctionnellement tétraploïdes :  $2n=72$  de *Ambrosia psilostachya*,  $2n=48$  de *Bidens connata* et *frondosa*,  $2n=32$  de *Galinsoga quadriradiata*.

### Tribu des Inulées

#### *Pulicaria / Dittrichia*

Toutes les espèces possèdent fondamentalement  $2n=18$ . Cependant, divers auteurs signalent  $2n=20$  ; peut-être présence de chromosomes à fortes constriction comptés deux fois, ou présence de chromosomes B sur certains individus, ou illustration d'un cas intermédiaire où deux chromosomes accessoires se stabilisent localement. La résolution de cette énigme nécessite non seulement d'effectuer les comptages avec minutie, mais aussi de multiplier les observations afin de détecter une éventuelle variabilité inter- ou intrapopulationnelle.

### Tribu des Sénécionées

Toutes les espèces franciliennes de séneçons devraient avoir  $2n=40$ . Seule exception, *S. squalidus*, diploïde ; rechercher, à proximité des rares populations de cette espèce encore mal installée, d'éventuels hybrides triploïdes qui apparaissent avec *S. vulgaris* (phénomène observé au Royaume-Uni), même si l'autogamie du Séneçon commun limite fortement les échanges.

### Tribu des Carduées

#### *Centaurea*

Indépendamment de la détermination délicate des centaurees du « groupe *jacea* », les études cytotaux peuvent porter sur la répartition

des cytotypes diploïdes de ce complexe ; pour l'instant, faute de résultats, les populations franciliennes auraient toutes une valence tétraploïde.

### *Cirsium*

Une vérification des niveaux diploïde de *C. arvense*, et tétraploïde de *C. vulgare*, les deux cirses les plus communs, permettrait de vérifier l'absence d'autres cytotypes. Cependant, il faudrait effectuer de nombreux comptages pour un résultat sans doute négatif, au moins chez *C. vulgare*. L'existence de populations tétraploïdes de *C. arvense*, entretenues par drageons, reste possible.

### Tribu des *Cichoriées*

#### *Crepis*

La répartition du cytotype tétraploïde de *C. vesicaria* reste à déterminer : peu vraisemblable en Île-de-France, mais à rechercher sur les milieux thermophiles.

#### *Hieracium*

En Île-de-France, seul *H. umbellatum* serait diploïde ; tous les autres taxons n'auraient que des populations apomictiques triploïdes. Le jeu consiste donc à vérifier la présence de populations apomictiques triploïdes chez *H. umbellatum*, et de rechercher d'autres valences chez les autres espèces. En fait, l'éventualité de populations diploïdes est très faible car les autres taxons auraient tous une origine hybride. Par contre la présence de tétraploïdes reste possible : à analyser précisément pour vérifier s'il ne s'agit pas alors d'hybridations récentes.

#### *Pilosella*

Pour *Pilosella officinarum* la plupart des populations franciliennes sont sans doute fertiles et tétraploïdes, mais la présence de populations apomictiques pentaploïdes ne peut être exclue. Par ailleurs, il serait intéressant de surveiller la progression récente d'espèces continentales : *P. caespitosa*, le plus souvent tétraploïde, mais aussi *P. piloselloides* subsp. *bauhinii* chez qui les pentaploïdes dominent sur les tétraploïdes.

#### *Taraxacum*

Vous souhaitez décrire une nouvelle espèce et mettre à sa suite votre nom pour la postérité ? Pas difficile : lancez-vous dans l'analyse des pissenlits ! Faites comme Van SOEST : allez visiter le château de Versailles, et ressortez-en avec plusieurs « espèces » nouvelles pour la science ! Attention cependant aux risques d'addiction ! En dehors de l'attribution systématique du niveau de ploïdie à chaque microtaxon (le tableau a encore quelques lacunes), le seul intérêt des études cytotauxonomiques des pissenlits réside dans le repérage des populations fertiles diploïdes : sans doute uniquement chez *T.*

*fasciatum* (section *Ruderalia*) dans le cadre francilien.

### **Convolvulacées**

Des comptages répétés sur le banal Liseron des champs permettraient de confirmer s'il existe une variabilité stable du nombre, ou une aneuploïdie locale.

Mais le plus intéressant serait de préciser la cytotauxonomie des cuscutes. D'une part, il faudrait vérifier la valence des populations franciliennes de *Cuscuta epithimum*, sans doute la plupart diploïdes, au moins dans les landes (à comparer à d'éventuelles populations adventices des légumineuses fourragères). D'autre part, il faudrait résoudre le problème taxonomique posé par le couple *C. campestris* / *C. scandens* ; la première octoploïde se distinguerait de la seconde tétraploïde ?

### **Crassulacées**

De nombreux comptages seront nécessaires pour déterminer la répartition des différents cytotypes.

- *Crassula tillaea* : répartition totalement méconnue (3 cytotypes)
- *Hylotelephium telephium* : toujours tétraploïde, ou présence de triploïdes ?
- genres *Sedum* - *Petrosedum*

Le genre *Sedum* s'avère très complexe avec une grande variabilité des ploïdies (souvent même intrapopulationnelle), une disparition de certains cytotypes originels, une influence non négligeable des facteurs écologiques sur la répartition de certains cytotypes... Ainsi *S. album* et *S. acre* possèdent des populations parfois mixtes 2x-3x-4x. *S. cepaea*, généralement diploïde, présente de rares populations 4x à rechercher. *S. dasyphyllum* doit être vérifié sur chaque population car il a pu bénéficier de plusieurs introductions. Les cytotypes de *S. hirsutum* (2x ou 6x), de *S. rubens* (surtout 8x-16x ?), ou de *S. sexangulare* ont donné lieu à trop peu d'études. Un problème précis reste à résoudre dans le « groupe *rupestre* ». La séparation entre *forsterianum* et *rupestre* serait plus délicate qu'indiqué dans les flores ; le caractère allopolyploïde de *rupestre* lui permettrait d'adopter un « phénotype *forsterianum* » dans certains milieux. Aussi, le nombre de chromosomes devient un élément important de diagnostic de ces deux espèces octoploïdes : 2n=96 pour *S. forsterianum*, 2n=112 pour *S. rupestre*.

### **Crucifères**

#### *Arabis*

Le complexe de *A. hirsuta*, encore insuffisamment compris en France, pourrait faire l'objet d'analyses cytotauxonomiques précises, afin de confirmer le caractère allotétraploïde de la subsp. *hirsuta*, s'opposant aux populations diploïdes des autres sous-

espèces. En Île-de-France, on observe une forte variabilité des populations depuis des individus à pilosité mixte jusqu'à des individus à poils tous étoilés, ceux-ci pour l'instant rapportés à la subsp. *gerardii*. La répartition française de ces sous-espèces diploïdes, et leurs relations dans les régions de coexistence, nécessitent des observations complémentaires. Cette analyse devra redéfinir les critères fiables de détermination, car les clés disponibles pourraient ne pas être opérationnelles.

### *Cardamine*

Le complexe de *C. pratensis* mérite lui aussi des recherches complémentaires. Faut-il vraiment considérer des sous-espèces ? La répartition de la subsp. *paludosa* (séparée en espèce par *Flora Gallica* sous le nom de *C. dentata*) reste méconnue en Île-de-France. Cette sous-espèce, plutôt inféodée aux aulnaies fangeuses correspondrait aux cytotypes à ploïdie très élevée (10x ?). Avant d'en faire une espèce, il semble indispensable de comprendre les relations qu'elle entretient avec la subsp. *pratensis* (plutôt 4x ?), en particulier en résolvant le problème de l'origine des cytotypes 6x à 8x. À l'opposé, il faudrait aussi préciser la répartition des cytotypes diploïdes, eux-aussi plutôt réfugiés dans les sous-bois humides. Ne pas oublier les bottes, car ces écotypes poussent dans les milieux les plus hostiles d'Île-de-France.

### *Draba*

La drave printanière (*D. verna*) tient sa célébrité des études impressionnantes engagées par JORDAN, et qui ont abouti à la notion de jordanon : plus de 300 « espèces » décrites ! Toutes les opinions se sont succédées depuis, oscillant entre cette prolifération sans fin et le regroupement en une seule espèce biologique (notre option) ; ou comment écrire des milliers de pages, et occuper des années de recherches sur une minuscule plante de 5 cm ! Les tentatives pour concilier cytotaxonomie et variabilité morphologique n'ont toujours pas débouché sur un résultat consensuel. Donc, bon courage à celui qui voudrait se lancer dans le répertoire des microtaxons présents en Île-de-France (à quatre pattes) ! Il serait cependant intéressant de tester la situation francilienne par rapport aux propositions contradictoires des auteurs anglais et allemands.

### *Erucastrum*

Concernant les espèces traditionnelles de ce genre, il faudrait confirmer si des populations persistent en Île-de-France, et à quel taxon elles appartiennent : *Erucastrum gallicum* à  $2n=30$ , ou *E. nasturtiifolium* à  $2n=16$ . La dernière mention correspond au Fort de Chelles ; malheureusement, la « réhabilitation » de la

colline en 2007 n'ayant, comme c'est aujourd'hui l'habitude, tenu aucun compte du patrimoine historique et encore moins du patrimoine biologique, cette ultime station a sans doute disparu !

Mais il faut surtout préciser le nombre de chromosomes de *E. supinum*, espèce protégée au niveau européen, pour laquelle nous n'avons trouvé aucun comptage récent : allo-4x à  $2n=32$  ?

### *Lepidium*

Simple vérification de valence chez quelques espèces, permettant de confirmer les hypothèses de migration : *L. draba* sans doute 8x, *L. graminifolium* 6x, *L. rudérale* 4x.

### *Rorippa*

Une fois vérifié le niveau diploïde des populations franciliennes de *R. amphibia*, la seule espèce présentant une variabilité est *R. sylvestris*. La répartition des deux cytotypes 4x et 6x n'a pas fait l'objet d'études précises dans la région ; elle permettrait de confirmer le lien entre valence et écologie, avec des 4x localisés aux milieux primaires (berges exondées) et des 6x plutôt inféodés aux milieux secondaires (friches et zones cultivées, en particulier pépinières). La cytotaxonomie peut aussi permettre de confirmer la parenté de populations hybrides.

### Dipsacacées

Le seul problème cytotaxonomique est la répartition éventuelle des cytotypes de *Knautia arvensis*, si tant est qu'il existe encore des diploïdes en Île-de-France.

### Elatinacées

Le genre *Elatine* est sans doute le genre le moins bien connu sur le plan cytotaxonomique. Les rares comptages, divergents, ne permettent pas de se faire une idée certaine des niveaux de ploïdie. Il faudrait déjà confirmer le schéma régional selon lequel les espèces tétramères sont tétraploïdes, alors que l'espèce trimère serait allo-octoploïde. Reste de toute façon *E. major*, a priori endémique mais disparue : une première estimation a donné un niveau tétraploïde (?) par cytométrie de flux. Ce taxon mériterait plus que tout autre une tentative de restauration de son milieu, avec le faible espoir d'une réapparition !

### Ericacées

Cette famille prise au sens large fournit un exemple curieux de disjonction polyploïde : le cas du genre *Monotropa*. L'origine des populations hexaploïdes reste un mystère, en l'absence de tétraploïdes. La répartition des deux cytotypes serait intéressante à préciser dans la région, en prenant bien soin de noter l'écologie, et surtout les hôtes parasités.

## Euphorbiacées

Le point le plus crucial pour l'Île-de-France est l'analyse de *Euphorbia esula* subsp. *tristis* (= *E. loreyi*) dont le nombre de chromosomes n'a jamais été compté. Ce taxon, peut-être endémique de France, possède une haute valeur patrimoniale. Sa place dans le complexe de *E. esula* n'a jamais fait l'objet d'études moléculaires ; pourrait-il représenter un des parents des taxons polyploïdes ?

En dehors de ce taxon, *E. esula* est représenté par deux types de populations en Île-de-France, pour lesquelles il serait intéressant de confirmer la cytotaxonomie. D'une part les populations indigènes de prairies humides et taillis riverains, en voie de disparition : sans doute hexaploïdes ? D'autre part les populations naturalisées à feuilles étroites, correspondant à un écotype invasif de la subsp. *saratoi*, sans doute continental (Europe de l'Est) : vraisemblablement diploïde ?

Ce « complexe *esula* » peut s'hybrider avec *E. cyparissias* : hybrides à rechercher ! Ce phénomène peut toucher les deux cytotypes d'*E. cyparissias* ; nous n'avons trouvé qu'un comptage diploïde pour notre région, mais la présence des tétraploïdes est fort probable : répartition totalement méconnue en France !

*E. exigua* représente un cas mystérieux et peut-être complexe. Les populations franciliennes, vraisemblablement archéophytes et ayant migré du Midi, possèdent sans doute  $2n=24$  chromosomes. Ce n'est donc pas la région pour lancer cette étude ; il faut aller en région méditerranéenne pour vérifier si l'extraordinaire variabilité de cette espèce pourrait partiellement correspondre à des cytotypes dont la répartition reste à établir. Alors seulement pourra-t-on peut-être expliquer la polyploïdie en limite d'aire. *E. falcata* serait un intéressant modèle de plante archéophyte tétraploïde ayant migré à partir de régions plus orientales où existeraient des populations diploïdes originelles : à rechercher dans le bassin méditerranéen oriental (2x signalés en Grèce mais à confirmer). Malheureusement, l'espèce a disparu d'Île-de-France : elle reste commune dans les céréales du sud des Alpes.

Les comptages du groupe *platyphyllos-stricta* méritent une confirmation, car les mentions de la littérature s'avèrent très disparates : vérifier l'hypothèse séduisante d'une *E. stricta* diploïde ( $2n=14$ ), parent potentiel d'une *E. platyphyllos* allotétraploïde ( $2n=28$ ).

Plus globalement, l'instabilité des comptages mérite d'être explicitée chez les euphorbes. En effet, chez plusieurs espèces les auteurs ont détecté plusieurs cytotypes. Il s'agit souvent d'une paire de petits chromosomes qui pourraient représenter une aneuploïdie ou des chromosomes B presque stabilisés ? En dehors du couple ci-dessus, il serait judicieux d'analyser plus précisément ce phénomène chez *E. amygdaloides* ou *E. seguieriana*.

Enfin, le groupe des euphorbes prostrées (sous-genre *Chamaesyce*) souffre beaucoup de ces comptages divergents, accentués par des difficultés de détermination ; ce n'est cependant pas dans notre région que ces vérifications doivent être conduites, mais plutôt dans leurs pays d'origine.

## Haloragacées

Il suffit de vérifier que les trois espèces régionales correspondent strictement à trois niveaux de ploïdie.

## Hypéricacées

Il faudrait confirmer le nombre de chromosomes de *H. elodes*, car ce nombre varie dans chaque publication : plus vraisemblablement  $2n=16$ .

Une étude locale du « groupe *perforatum* » serait pertinente. À priori, tous les taxons seraient tétraploïdes : *H. perforatum*, *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* et l'hybride *H. x desetangii* Lamotte. L'hybride apparaît presque chaque fois que les parents sont mêlés. Ces plantes, présentant une apomixie facultative, pourraient montrer une variabilité du nombre fixée par apomixie, surtout sur les populations hybridogènes.

## Labiées

Les nombreux comptages à effectuer pour vérifier la stabilité d'individus aneuploïdes, fréquents dans cette famille, sortent d'une approche pratique, et n'auraient que peu d'intérêt pour la compréhension de la flore locale.

### *Clinopodium*

Le genre *Clinopodium* mérite de nombreuses études complémentaires. Le niveau « sous-espèces » adopté au sein de *C. nepeta* nous paraît maximal, compte tenu des difficultés de détermination, au point que la notion de subsp. *ascendens* corresponde sans doute à des entités différentes suivant les auteurs. Une étude biosystématique sur l'ensemble de l'aire permettrait de préciser les liens entre cytotypes, sous-espèces et écotypes variés de la subsp. *nepeta*. On pourrait confirmer le niveau diploïde des populations régionales de la subsp. *sylvaticum*. Il serait aussi urgent d'étudier les rares populations de la subsp. *ascendens*, en situation critique ; pour nous, elles s'identifient assez bien aux populations signalées au Royaume-Uni : confirmer les caractères distinctifs, l'éventuelle variabilité, l'isolement par rapport à la subsp. *sylvaticum*.

### *Salvia*

Le seul point à vérifier serait de confirmer l'appartenance des populations rudérales franciliennes de *S. verbenaca* au cytotype dominant à  $2n=54$  (hypo-heptaploïde).

Plus largement, cette espèce mérite des études complémentaires, en région méditerranéenne, pour concilier cytotypes et variabilité morphologique.

### *Scutellaria*

Concernant le genre *Scutellaria*, les quatre espèces seraient tétraploïdes et dérivées de  $2n=32$ . Cependant, l'aneuploïdie et/ou la dysploïdie font osciller ce nombre. Il semblerait que seule *S. galericulata* conserve généralement ce nombre. *S. altissima* se stabiliserait à  $2n=34$  (hyper tétraploïde), et *S. minor* à  $2n=28$  (hypotétraploïde). Mais tous ces nombres méritent des comptages complémentaires, afin de vérifier l'éventuelle variabilité intra- et inter-populationnelle.

### *Teucrium*

Toutes les espèces de germandrées de notre région sont au moins tétraploïdes sur la base  $x=8$  ; mais elles peuvent cependant être considérées comme diploïdes sur la base  $x'=16$ . Seul *T. scordium* présenterait éventuellement, hors France, des populations à  $2n=16$  (à confirmer).

Seul *T. chamaedrys* pourrait présenter une variabilité cytotaxonomique, pour l'instant confirmée seulement dans le Midi (valences  $8x-9x-10x$ ). N'avons-nous que le cytotype hypo-octoploïde à  $2n=62$  ? Analyse à poursuivre, en comparant des milieux plus ou moins xérophiles.

## Légumineuses

### Tribu des *Cytisées*

#### *Cytisus*

L'aneuploïdie fréquente dans cette tribu se fixe parfois, au moins régionalement. Dans ce genre, on peut vérifier la stabilisation des cytotypes hyper-octoploïde de *C. lotoides* ( $2n=100$ ), et hypotétraploïde de *C. scoparius* ( $2n=46$ ).

#### *Genista*

Le même phénomène touche les genêts, avec une instabilité encore plus forte. Régionalement, on peut vérifier les cytotypes aneuploïdes suivants : hypodiploïde basé sur  $x=11$  chez *G. pilosa*, hypotétraploïdes basés sur  $x'=22$  chez *G. germanica* et *G. sagittalis*, sur  $x'=21$  chez *G. anglica*.

### Tribu des *Trifoliées*

#### *Medicago*

Le seul point à confirmer est la dysploïdie à  $x=7$  observée chez *M. rigidula* et *M. polymorpha*. Il faudrait cependant sortir de l'Île-de-France et entreprendre une étude comparative à grande échelle portant sur les deux sous-espèces de *M. polymorpha* (seule la subsp. *polycarpa* remonte jusque dans notre région).

### *Ononis*

Dans un premier temps, une vérification générale semble nécessaire pour déterminer si le nombre originel  $2n=32$  (ou  $2n=64$ ) existe vraiment par rapport au cytotype dysploïde  $2n=30$  (ou  $2n=60$ ), lié à une soudure entre 1-2 paires de chromosomes et aboutissant à 1-2 paires de chromosomes à forte constriction ; et ceci pour les trois espèces.

Indépendamment de ce problème qui n'affecte pas la morphologie de ces espèces, une étude s'impose sur le lien entre sous-espèces et niveau de ploïdie chez *O. spinosa* s.l. ; plusieurs auteurs d'Europe occidentale ont montré que le type avait un niveau diploïde, alors que la subsp. *maritima*, à multiplication végétative efficace, était tétraploïde : à vérifier en Île-de-France.

### *Trifolium*

Nous n'attirons l'attention que sur *T. medium*, espèce hautement polyploïde ; le niveau décaploïde ( $2n=80$ ) se retrouve-t-il chez toutes les populations franciliennes ? Y a-t-il une aneuploïdie à ce niveau ? Rechercher aussi l'hybride possible avec *T. pratense* qui aurait  $2n=48$  chromosomes.

Restent quelques taxons de la section *Chronosemium*. La détermination très délicate ayant conduit à de nombreuses erreurs, il est pour l'instant impossible d'être sûr des nombres de chromosomes ; le tableau proposé doit donc faire l'objet de nouveaux comptages pour confirmer notre vision encore incertaine de ce groupe. Nous retenons provisoirement les nombres suivants :  $2n=14$  pour *T. aureum* et *T. campestre* diploïdes,  $2n=16$  pour *T. patens* diploïde,  $2n=28-32$  pour *T. dubium* allotétraploïde, sachant que *T. aureum* et *patens* ont disparu de la région. En dehors de ces nombres à vérifier, reste à analyser le couple *T. micranthum* (rarissime dans la région) et *T. dubium* var. *microphyllum*.

### Tribu des *Viciées*.

#### *Lathyrus*

Seule la Gesse des prés possède deux niveaux de ploïdie. Elle n'est sans doute représentée régionalement que par des populations tétraploïdes ; on peut cependant tenter la recherche de populations diploïdes dans les zones les plus continentales de la frange Nord-Est de la région.

#### *Vicia*

Les valences chromosomiques sont bien connues dans ce genre. La seule quête éventuelle serait de rechercher les populations diploïdes de *V. cracca*, relictuelles, à prospecter dans les milieux primaires thermophiles, mais peu vraisemblables en Île-de-France.

Autres « tribus »

Rien de nouveau à attendre des comptages de chromosomes ; on peut toujours vérifier le niveau exclusivement tétraploïde des populations franciliennes de *Coronilla minima*, *Coronilla varia* (attention cependant aux cultivars fréquemment semés), *Hippocrepis comosa* ou *Lotus corniculatus* subsp. *corniculatus* (permettant de confirmer la détermination en cas de doute).

## Nymphéacées

Les cytotypes de *Nymphaea alba* n'ont pas bénéficié d'une étude précise en France. Une telle étude n'aurait d'intérêt qu'après avoir déterminé l'aire des populations indigènes ; l'origine génétique des populations ornementales introduites, sans doute dominantes en Île-de-France, risque de ne plus pouvoir être retrouvée, sinon par des méthodes très performantes.

## Orobanchacées

### *Euphrasia*

Les euphraises tétraploïdes méritent une révision complète en France. Elles sont déjà très diversifiées dans notre région, au point de rendre la détermination difficile, mais la cytotaxonomie n'est pas d'un grand secours car toutes possèdent  $2n=44$ , ce qui permet des hybridations et d'éventuelles introgressions.

### *Odontites*

La taxonomie du complexe de *O. vernus* mérite une révision en France, où les données collectées par les botanistes scandinaves s'appliquent difficilement. Il faut rechercher les deux cytotypes, confirmer les caractères morphologiques et phénologiques associés, et comprendre les relations entre eux. En Île-de-France, on observe des populations très polymorphes, couvrant toute la variabilité indiquée chez cette espèce, mais attribuables à un seul taxon de haut rang : analyse à poursuivre !

### *Orobanche*

L'espèce la plus commune est aussi la seule polyploïde : *O. gracilis* ; on pourrait vérifier sur les populations franciliennes la variabilité chromosomique mise en évidence chez cette espèce.

## Oxalidacées

Seules les espèces introduites montrent une variabilité du nombre de chromosomes, souvent entretenue par une forte multiplication clonale. C'est en particulier le cas des deux espèces bulbeuses, presque stériles, dont on ne connaît pas le niveau de ploïdie des populations naturalisées en France. C'est aussi le cas, dans le « groupe *corniculata* » des deux

espèces *O. dillenii* et *O. fontana*, généralement tétraploïdes, mais pouvant présenter des populations triploïdes. Enfin reste l'espèce complexe *O. corniculata*, souvent représentée en Europe par les cytotypes 4x ou 8x. Difficile de se faire une idée, dans la littérature éparse, des corrélations éventuelles entre cytotypes et morphologie. Les comptages octoploïdes concernent souvent les populations naines et pourprées d'origine horticole ; les comptages tétraploïdes représentent-ils les populations dressées, apparemment de type plus sauvage ? Certes on pourrait démarrer une étude à partir des morphotypes variés présents dans la région, mais il vaudrait mieux se baser sur une analyse biogéographique à l'échelle mondiale, encore très incomplète.

## Papaveracées

Un très gros travail reste à faire pour résoudre les nombreux cas d'allopolyploïdie dans les genres *Fumaria* et *Papaver*. En particulier, chez *F. officinalis*, nous préférons réhabiliter la subsp. *wirtgenii*, contestée par certains auteurs, en la limitant aux populations hexaploïdes (car vraisemblablement allo-hexaploïdes) ; cependant, sa répartition en France est obscurcie par les phénomènes de cléistogamie qui touchent la plupart des fumeterres. Il serait utile de préciser les caractères de détermination liés à ce cytotype.

Le seul taxon dont le nombre est incertain, car variable suivant les auteurs, est *Pseudofumaria lutea*. Au niveau infraspécifique, il faudrait comparer les populations d'origine horticole (toutes celles d'Île-de-France), aux populations indigènes d'Europe centrale. En l'attente de vérifications, le nombre octoploïde  $2n=64$ , proposé par LIDEN, paraît le plus vraisemblable.

## Plantaginacées

Nous n'attirons l'attention que sur les véroniques. Il est intéressant de constater que diverses espèces possèdent deux niveaux de ploïdie, mais que la balance entre ces deux cytotypes varie fortement. Chez certaines, on observe une domination logique des tétraploïdes, largement répartis, alors que les populations diploïdes relictuelles gardent une aire restreinte : que des 4x en France pour *V. officinalis*, *V. serpyllifolia*, *V. spicata*. La situation est proche chez *V. chamaedrys* chez laquelle des prospections permettraient sans doute de trouver des 2x relictuels. À l'inverse, les populations tétraploïdes s'avèrent rares chez *V. beccabunga*, voire accidentelles chez *V. montana* : à rechercher cependant.

Reste le groupe très complexe de *V. austriaca* pour lequel des travaux sont en cours, afin de combler la lacune des connaissances entre l'Espagne et l'Europe centrale. En région méditerranéenne, la situation semble plus proche de l'Espagne, avec domination de populations diploïdes (Languedoc par exemple). Par contre, en dehors de la subsp. *scheereri* toujours

tétraploïde, la situation francilienne se rapprocherait plus des régions continentales, avec une domination des populations octoploïdes. A priori, les travaux de PADILLA-GARCIA & al. conduisent à la reconnaissance de deux taxons franciliens très proches, que nous maintiendrons au niveau de sous-espèces, sous le chapeau de *V. austriaca* L. : d'une part la subsp. *scheereri*, plante rare allotétraploïde (autrefois attribuée à *V. prostrata*), et d'autre part la subsp. *vahllei* (= subsp. *dubia* au sens de la Flore d'Île-de-France), taxon assez fréquent, autooctoploïde par rapport au précédent. Des comptages supplémentaires permettraient de confirmer cette situation.

## Polygonacées

### *Fallopia*

Une étude plus complète de la répartition des cytotypes de Renouées du Japon permettrait de mieux comprendre la migration des espèces pures et de leurs hybrides d'origine horticole. La présence confirmée de plantules à  $2n = \text{env. } 54$  (Beynes) suggère de vérifier l'hypothèse d'une fécondation par *F. baldschuanica* ? Cependant, la variabilité des valences observées chez les hybrides pourrait déboucher sur d'autres explications : à suivre !

### *Persicaria*

Au niveau des trois espèces tétraploïdes, il serait intéressant de vérifier la stabilité du nombre. Si *P. minor* et *P. mitis* semblent constantes à  $2n = 40$ , différents comptages ont été proposés chez *P. maculosa* ( $2n = 40-44$ ) ; cette éventuelle variabilité pourrait provenir de *P. lapathifolium*, parent potentiel qui possède  $2n = 22$ . Nous n'avons aucune idée, en France, de la répartition des cytotypes de *P. amphibia* : à étudier.

### *Polygonum*

L'analyse des populations de Renouée des oiseaux mérite des études complémentaires. Le système établi hors de France s'applique-t-il aux populations régionales ? Rappelons qu'il faudrait confirmer la stabilité du nombre de chromosomes  $4x$  de la subsp. *depressum* et  $6x$  de la subsp. *rurivagum*. Ensuite, les deux cytotypes de la subsp. *aviculare* existent certainement dans la région : préciser leur détermination et leur écologie, ainsi que leurs liens éventuels avec les autres sous-espèces. Une étude locale serait un bon point de départ, avant d'envisager d'élargir les données à toute l'aire de répartition où le problème risque d'être beaucoup plus complexe.

### *Rumex*

Jusqu'à présent, seul le cytotype hexaploïde de *R. acetosella* a été signalé dans la région ; il serait

intéressant de préciser, dans le centre de la France, la limite des populations tétraploïdes.

Dans le sous-genre *Rumex*, on observe une remarquable série euploïde basée sur  $x = 10$  :

- diploïdes : *R. conglomeratus*, *R. pulcher* subsp. *pulcher* et *R. sanguineus*
- tétraploïdes : *R. obtusifolius* et *R. maritimus*
- hexaploïdes : *R. crispus*, *R. patientia* et *R. palustris*
- octoploïde : *R. cristatus*
- hautement polypléïde : *R. hydrolapathum*.

La vérification de ces comptages serait d'autant plus intéressante en faisant participer les individus hybrides, souvent fertiles : *crispus* x *obtusifolius* pentaploïde, *conglomeratus* x *maritimus* tripléïde, *crispus* x *cristatus* heptaploïde...

Des comptages complémentaires sur *R. hydrolapathum* permettraient de confirmer la stabilité du nombre au niveau des populations, ou sa variabilité éventuelle ?

## Primulacées

Seul le genre *Lysimachia* mérite des études complémentaires. La variabilité du nombre présenté par *L. nummularia* qui oscille entre  $4x$  et  $5x$ , avec divers aneuploïdes, n'a fait l'objet d'aucune étude française. De même, nous n'avons aucune idée de la répartition des cytotypes de *L. vulgaris* ;  $12x$  les plus fréquents ?

Par ailleurs, le complexe de *L. arvensis* devrait être entièrement revu en France méditerranéo-atlantique. Il se résume, dans notre région, à deux taxons tétraploïdes plus ou moins interstériles ; mais le problème se complique plus au sud !

## Renonculacées

### *Adonis*

Ce genre n'est représenté en Île-de-France que par trois espèces messicoles archéophytes, dont deux ont sans doute disparu, la dernière étant au bord de l'extinction. Inutile, dans cette situation critique, d'engager des vérifications cytotaxonomiques ; les trois taxons devaient être représentés par les cytotypes tétraploïdes. Par contre, il serait intéressant d'approfondir la répartition des cytotypes sur le trajet entre le Proche-Orient et la France.

### *Anemone*

Les recherches sur l'origine génétique des quatre espèces tétraploïdes sortent du cadre appliqué de cette synthèse. Tout au plus pourrait-on rechercher des populations hexaploïdes : l'intérêt taxonomique reste cependant limité car il s'agit d'une polypléïdie accidentelle n'induisant pas de modifications.

### *Caltha*

Là aussi, l'Île-de-France représente une zone trop restreinte pour analyser la variabilité extraordinaire du nombre de chromosomes du Populage. Peu importe l'aneuploïdie ; il suffirait de vérifier si la prédominance des cytotypes 4x et 7x se vérifie dans notre région.

### *Ficaria*

Encore une simple vérification ! Sur une base morphologique, les deux cytotypes semblent souvent associés en Île-de-France, générant des individus intermédiaires. Ces populations mixtes permettraient de confirmer les observations faites par divers botanistes, en particulier au Royaume-Uni, sur la fréquence de l'hybride triploïde.

### *Ranunculus* sous-genre *Batrachium*

Ces renoncules aquatiques, très difficiles à déterminer, nécessitent encore des recherches, en particulier sur le plan cytotaxonomique. *R. penicillatus* est une espèce hybridogène dont la variabilité mérite des études complémentaires : certainement polyphylétique ! L'Île-de-France est un bon terrain d'études car l'espèce y est en expansion, au détriment de son parent *R. fluitans*. Il faudrait déjà vérifier la répartition des populations diploïdes, en restant très vigilant sur la détermination. En effet, deux questions se posent : *R. fluitans* pur ne serait-il pas toujours diploïde, et *R. penicillatus* peut-il être diploïde ? En complément de ces vérifications, les véritables hybrides de première génération entre *R. fluitans* et *R. peltatus* ne seraient-ils pas toujours triploïdes ? Plus globalement, il faudrait rechercher divers cytotypes signalés chez la plupart des espèces, particulièrement dans le trinôme précédent, complété par *R. trichophyllus*. Rappelons ici que les trois taxons distingués dans le « complexe *penicillatus* » sont pratiquement indéterminables sans confirmation moléculaire : à rechercher pour les courageux, car les trois pourraient exister dans la région (en mélange avec divers hybrides).

### *Ranunculus* sous-genre *Ranunculus*

Parmi les espèces basées sur  $x=8$ , on trouve, dans notre région, des espèces strictement diploïdes (*R. bulbosus* – *R. gramineus* – *R. sardous* – *R. serpens*), et d'autres strictement tétraploïdes (*R. arvensis* et *R. flammula* allotétraploïdes, *R. repens* et *R. sceleratus* sans doute autotétraploïdes). Restent quelques cas à étudier :

- la polyploïdie étonnante de *R. lingua* qui est 16x
- la répartition des deux cytotypes de *R. paludosus*, en notant bien la capacité de multiplication par stolons
- l'étude des micro-espèces de *R. auricomus*, à envisager à plus grande échelle : au moins sur le Bassin parisien.

### *Thalictrum*

La répartition des deux cytotypes principaux de *T. minus* reste méconnue en France. Pour l'instant le cytotype dodécaploïde a été répertorié sur une aire oro-subméditerranéenne, mais l'absence d'autres comptages ne permet pas de tracer une limite précise. D'après les comptages effectués hors de France, c'est le cytotype hexaploïde ( $2n=42$ ) qui dominerait dans les régions planitiales tempérées : à vérifier chez nous.

### Résédacées

La plupart des espèces de résédas possèdent deux cytotypes, mais avec une balance très différente suivant les espèces. En Île-de-France il suffirait de vérifier le niveau tétraploïde de *R. lutea*, s'opposant au niveau diploïde de *R. phyteuma*.

### Rosacées

#### Sous-famille des ROSOIDEES

##### *Aphanes*

Le problème de la distinction entre *A. arvensis* et *A. australis* n'est pas si évident à résoudre, même si la plupart des populations se répartissent sans doute entre *A. arvensis* 6x dans les céréales, et *A. australis* 2x sur des milieux extrêmes sableux et xérophiles. Qu'en est-il des populations de *A. arvensis* de milieux sablonneux qui miment *A. australis* par des fleurs plus petites et des sépales moins étalés ; sont-elles 6x ou 4x ? Le périmètre de la forêt de Fontainebleau semble parfait pour tenter d'analyser ce complexe.

##### *Comarum*

Parmi les nombreux cytotypes signalés chez cette espèce, entretenus par multiplication végétative, deux dominent largement : 4x et 6x. D'après la littérature, le cytotype hexaploïde paraît le plus vraisemblable en Île-de-France ; mais il serait intéressant de préciser, en France, la répartition des cytotypes : les tétraploïdes (sans doute le cytotype originel) pourraient être confinés à des zones refuges.

##### *Fragaria*

Le fraisier musqué est une espèce allohexaploïde non indigène. Les rares populations franciliennes proviennent certainement d'anciennes plantes cultivées. Le niveau hexaploïde confirmerait l'appartenance à des cultivars purs. Mais il n'est pas exclu qu'une hybridation se soit produite, volontairement ou non : un niveau tétraploïde serait une preuve. Toutes les populations de la région, très peu florifères, méritent une confirmation.

### Potentilla

Il n'y a, en Île-de-France, aucun taxon diploïde ; toutes les espèces stables sont donc tétraploïdes (à confirmer chez les espèces rares *P. montana* et *P. supina*). Mais, la plupart des potentilles étant apomictiques, la diversité des cytotypes y est grande ; il serait donc intéressant de vérifier les cytotypes dominants présents chez les espèces apomictiques franciliennes :

- tétraploïdes dominants chez *P. anserina*
- hexaploïdes dominants chez *P. argentea*, *P. inclinata*, *P. verna*
- octoploïdes dominants chez *P. norvegica*
- 4x ou 6x chez *P. recta*
- 6x ou 12x chez *P. indica*.

Le cas le plus important à résoudre est le complexe *anglica-erecta-reptans* ; seule la cytotaxonomie peut y répondre. *P. anglica* est une espèce allooctoploïde ( $2n=56$ ) formée à partir des deux autres espèces tétraploïdes. Dans la nature, des hybrides ont été décrits entre les trois éléments de ce tryptique ; un hybride tétraploïde entre *erecta* et *reptans*, et deux hybrides hexaploïdes ( $2n=42$ ) entre *anglica* et ses deux parents. Même si ces hybrides sont presque stériles, ils peuvent développer des populations clonales par leurs stolons très efficaces. Certains auteurs proposent même des clés de détermination, d'utilisation très délicate. La distinction la plus difficile concerne *P. anglica* par rapport à l'hybride tétraploïde : aucun caractère morphologique fiable, si ce n'est la présence de semences fertiles chez *anglica* ! Les rares populations franciliennes, confinées à des milieux exondés et piétinés, ont été attribuées par défaut à *P. anglica* : nombre de chromosomes à vérifier pour confirmer la détermination.

### Rosa

Nous avons apporté dans le texte du chapitre précédent divers éléments prouvant, à notre avis, l'inconséquence d'une étude trop analytique des églantiers. Chacun ne sera peut-être pas d'accord avec cette approche synthétique ; nous espérons simplement que les courageux qui tenteront une détermination plus précise que celle des seuls taxons prévus dans la Flore d'Île-de-France auront à l'esprit les données génétiques complexes qui rendent inextricable le buisson épineux que représente le « groupe *canina* » ! Nous nous contenterons de proposer une seule voie de recherches cytotaxonomiques : prospecter les individus hexaploïdes qui caractérisent les trois taxons ambigus *R. agrestis*, *R. micrantha* et *R. stylosa*.

### Rubus

Il s'agit d'un des pires exemples de l'ambiguïté de la notion d'espèce chez les végétaux (avec les pissenlits : voir la famille des Composées). Biologiquement parlant, il n'y a qu'une espèce de

ronce en Île-de-France ! En acceptant le fait que dans certains genres le niveau espèce se justifie malgré la fréquence d'hybrides partiellement fertiles (*Epilobium*, *Salix*...), il semble raisonnable de distinguer trois espèces : framboisiers diploïdes, ronces bleues tétraploïdes, et ronces ligneuses... Les hybrides entre framboisiers et autres ronces restent rares dans la nature (mais parfois cultivés : présents dans certains parcs périurbains de la région). Par contre, la fréquence des hybrides entre *R. caesius* et *R. fruticosus* est telle que leur abondance peut dépasser celle des parents dans les milieux de transition.

ALICE L.A. & al., *Systematic Botany* 26(4) : 769-778, 2001 | MAVRODIEV E.V. & SOLTIS D.E., *Taxon* 50(2) : 469-474, 2001.

Certes, il serait intéressant de refaire un bilan régional des taxons signalés par les batologues ; mais, nous prévenons les éventuels candidats qu'une vie ne peut y suffire ! Nous nous contenterons de signaler deux incohérences inhérentes à l'analyse du complexe apomictique de la Ronce ligneuse. Deux « espèces » de ce groupe présentent encore une reproduction sexuée : « *R. canescens* », taxon méridional en limite d'aire, et « *R. ulmifolius* » très commun. La fécondation croisée entretient chez ce dernier une variabilité dont la gamme surpasse considérablement la stricte définition morphologique des clones apomictiques ( $3x-4x-5x$ ), souvent basés sur des caractères mineurs dont il faudrait faire la preuve de leur valeur évolutive ! L'autre critique concerne la consigne proposée par les spécialistes de ce genre selon laquelle il n'est utile de concevoir une espèce apomictique que si elle couvre une surface suffisante : ceci, uniquement pour fixer une limite arbitraire à cette analyse pléthorique, et reconnaître implicitement que cette quête est sans fin ! Il va sans dire que nous rejetons sévèrement ce genre d'arguments ; là aussi, il nous paraît incompréhensible que l'aveuglement de soit-disant spécialistes, complètement déconnectés des réalités par leur passion irraisonnée, conduise à des assertions aussi absurdes. En conclusion, si d'aucun souhaite reprendre régionalement ce vaste problème, il lui faut raison garder. Pour nous, il nous paraît irréaliste de concevoir plus de trois espèces linnéennes. Pour les autres taxons, il est indispensable d'adopter une nomenclature différente, forcément infraspécifique. La vérification du niveau de ploïdie représente un minimum pour définir les taxons. Mais une révision globale des ronces ne peut se départir de travaux modernes de phylogénie moléculaire ; il faut non seulement comprendre l'origine de la polyploïdie, mais aussi résoudre les liens génétiques entre les éléments de ce réseau hybridogène. Une redéfinition d'éventuels taxons n'aura d'intérêt que si elle respecte leur histoire génétique, que si elle préserve un minimum de monophylétisme, que si elle estime la valeur sélective des caractères (valeur minimale d'écotypes !), et que si ces taxons sont reconnaissables sur le terrain.

### *Sanguisorba*

S'il est nécessaire de vérifier les cytotypes chez les deux espèces régionales, les raisons diffèrent nettement entre les deux. Pour *S. officinalis*, le problème est simple : notre région correspond sans doute à une zone refuge des populations originelles tétraploïdes. Il serait intéressant de préciser l'aire française des octoploïdes, et de comprendre les liens entre les différents cytotypes au niveau du front de migration. Concernant *S. minor*, la cytotaxonomie ne peut représenter qu'un élément de compréhension, et doit compléter des données beaucoup plus fondamentales, afin de déterminer le statut d'indigénat des différentes populations. Seules des analyses moléculaires, couplées avec la recherche des cytotypes peuvent résoudre ce problème complexifié par les fréquents semis sur bermes et talus.

Sous-famille des **SPIREOIDEES** – tribu des **Amygdalées**

### *Prunus*

L'analyse de la polyploïdie de *P. laurocerasus* sort du périmètre de l'Île-de-France où les populations naturalisées proviennent de cultivars horticoles.

La seule recherche intéressante à mener concerne le groupe de *P. spinosa*. Il s'agit cependant d'un problème complexe, difficile à résoudre sans des recherches de pointe. En effet, l'utilisation par l'homme non seulement de *P. cerasifera* Ehrh., parent probable de *P. spinosa*, mais aussi d'autres pruniers interfertiles, a sans doute modifié certaines populations. Il sera difficile de décortiquer ce complexe : distinction entre hybrides récents et hybrides archéophytes, floutée par des phénomènes d'introgression plus ou moins anciennes. La recherche d'individus polyploïdes n'est qu'une des approches possibles.

Sous-famille des **SPIREOIDEES** – tribu des **Pyrées**

À part l'Amélanche, représenté en Île-de-France par des populations tétraploïdes, toutes les autres espèces de cette sous-famille sont diploïdes (cultivars exclus) et basées sur le nombre originel paléotétraploïde  $x'=17$  ( $2n=34$ ).

### *Sorbus*

Le seul point méritant précisions concerne le pluriphylétisme des alisiers du « groupe *latifolia* » en France. Le caractère patrimonial de l'Alisier de Fontainebleau, taxon subendémique, justifierait des études complémentaires. Sur quel périmètre ce taxon est-il monophylétique ? Des études fondamentales devraient comparer plus précisément les populations des différents massifs forestiers : Fontainebleau, montagne de Reims, contreforts vosgiens... Cette prospection vaut bien sûr pour le « morphotype *latifolia* » répandu jusqu'en Alsace, et pour le « morphotype *remensis* » beaucoup plus localisé. Il faudrait tester l'hypothèse d'une origine

de « *remensis* » par rétrocroisement entre *S. latifolia* et *S. torminalis*, suggérée par l'impossibilité de séparer morphologiquement « *remensis* » de l'hybride primaire *latifolia* x *torminalis* assez fréquent en forêt de Fontainebleau !

À une échelle plus large encore (toute la France), il serait intéressant de répertorier d'éventuelles populations apomictiques et polyploïdes chez les espèces classiquement diploïdes et fertiles : phénomène en particulier répandu chez *S. aria*.

## Rubiacées

De nombreux cytotypes ont été détectés dans cette famille ; cette variabilité cytotaxonomique nécessite encore de nombreux travaux avant d'explicitier tous les taxons infraspécifiques. Plusieurs espèces ont ainsi deux cytotypes, avec des populations diploïdes relictuelles, et des populations tétraploïdes plus largement réparties. En Île-de-France n'existent sans doute que les tétraploïdes, mais il faudra attendre des cartes de répartition nationales des cytotypes pour en avoir la confirmation.

### *Asperula* et *Galium*

Ces deux genres n'ont aucune valeur sous leur définition actuelle ! Plusieurs espèces à deux cytotypes, mais sans doute tétraploïdes dans la région : *Asperula cynanchica* (alors que *A. arvensis* et *A. tinctoria* sont diploïdes), *Galium boreale*, *Galium mollugo* (subsp. *erectum* ; subsp. *mollugo* à rechercher), *Galium saxatile*, *Galium verum*... La situation de *G. uliginosum* est très proche, mais avec une plus grande probabilité de trouver des diploïdes. La présence accidentelle de plantes hexaploïdes chez ces taxons tétraploïdes a été signalée dans la littérature ; il s'agit vraisemblablement d'individus autohexaploïdes formés par intervention de gamètes non réduits, formant éventuellement des populations localisées grâce à une multiplication végétative efficace : de tels exemples ne sont donc pas à exclure dans la région. Plusieurs complexes méritent des études plus complètes. Parmi les espèces citées ci-dessus plusieurs nécessitent des études à une échelle nationale :

#### - *Galium mollugo*

Beaucoup de flores modernes adoptent deux espèces, malgré une confusion totale sur le terrain. La répartition des deux cytotypes reste très méconnue en France ; les deux sont signalés en mélange en Europe de l'Est ! Même le niveau de sous-espèce ne se justifie que si les tétraploïdes possèdent un génome légèrement différent ! La subsp. *mollugo* existe-t-elle en Île-de-France ? Pour l'instant, les mentions diploïdes correspondent à une aire plutôt continentale ne comprenant pas le Bassin parisien. THULLIER a décrit « *G. elatum* » sur des populations franciliennes à feuilles larges et inflorescences divariquées. DONNEAUX a logiquement attribué ces populations à

un morphotype entrant dans la variabilité de la subsp. *erectum*. Curieusement, ce taxon a été mis en synonymie de la subsp. *mollugo* par *Flora Gallica* : d'après quels éléments ? Pour l'instant douteux !

- *Galium verum* et sa subsp. *wirtgenii*

#### Groupe de *G. aparine*

L'extinction de la subsp. *spurium* en Île-de-France rend cette région inappropriée pour conduire les recherches indispensables à la résolution de ce complexe. Un élément pourrait cependant s'ajouter à l'édifice si l'on précisait la présence de plusieurs cytotypes (4x et 6x), tout en analysant les éventuelles corrélations entre valence et phytosociologie.

#### Groupe de *G. palustre*

La répartition des populations tétraploïdes (2n=24) doit être renseignée au niveau national. Elles sont sans doute absentes de la région ; il suffit d'y vérifier le niveau diploïde de la plupart des populations, sauf pour la subsp. *elongatum* qui devrait y être octoploïde (2n=96).

#### Groupe de *G. parisiense*

La révision nécessaire sur le plan cytotaxonomique de ce complexe ne peut être menée qu'en région méditerranéenne. En effet, ne restent en Île-de-France que des populations à fruits glabres de la subsp. *parisiense* (var. *leiocarpum* Tausch), et de rares populations à fruits glabres de la subsp. *divaricatum* dont le statut d'indigénat mérite une confirmation (limite nord extrême). La subsp. *parisiense* serait surtout 4x ou 6x (un comptage 5x curieux en Normandie !), et la subsp. *divaricatum* 2x ou 4x ; aucune donnée précise n'existe sur la répartition de ces cytotypes et sur leur valeur taxonomique !

#### *Rubia*

Une simple vérification serait nécessaire pour confirmer le niveau hexaploïde de *R. peregrina* (2n=66), et le niveau tétraploïde de *R. tinctorum* (2n=44).

### Salicacées

La cytotaxonomie pourrait aider à analyser le complexe *aurita-caprea-cinerea*. Dans cet ensemble interfertile, *Salix caprea* serait toujours diploïde, et *S. cinerea* (2 sous-espèces) toujours tétraploïde. Tout individu ayant le phénotype de *caprea* mais avec une valence tétraploïde peut permettre de tester l'hypothèse d'une origine hybride (vérification du bois, de la pilosité des étamines...). Mais ces numérations pourraient surtout aider à localiser le cytotype tétraploïde de *S. aurita*, pour vérifier la pureté de tels individus.

### Santalacées

Aucune étude ne permet de situer, en France, les deux cytotypes de *Thesium humifusum*, ni de les relier à la variabilité infraspécifique. Il serait donc intéressant

de vérifier la valence des populations franciliennes, tout en recherchant d'éventuelles populations proches de la subsp. *divaricatum*.

### Saxifragacées

Une seule espèce pose un problème de variabilité du nombre de chromosomes : *Saxifraga granulata*. Même si les populations franciliennes sont sans doute toutes tétraploïdes (diploïdes et triploïdes à localiser en France), il faudrait vérifier si l'éventuelle aneuploïdie se structure en fonction de l'environnement écologique.

### Scrofulariacées

#### *Scrophularia*

Le nombre de chromosome des deux espèces de scrofulaires ne devrait pas varier ; seule leur histoire complexe mérite d'être éclaircie ; mais, cela fait appel à des méthodes très fondamentales.

#### *Verbascum*

Par contre il serait utile de préciser la variabilité des nombres de chromosomes de la plupart des espèces de molènes. Les références bibliographiques indiquent fréquemment une aneuploïdie, allant pour les espèces régionales de 2n=30 à 2n=36. En particulier, le complexe interfertile *densiflorum-phlomoïdes-thapsus* oscille entre 2n=32-34-36 sans qu'il soit possible de relier ces nombres à un morphotype. Toutes ces espèces diploïdes peuvent s'hybrider ; les hybrides avec *V. virgatum*, seul taxon tétraploïde, semblent plus rares (à rechercher) : à confirmer par leur niveau triploïde.

### Ombellifères

Bilan global des espèces.

- basée sur x=12 : dysploïdie ascendante infraspécifique chez *Torilis nodosa*
- basées sur x=11 : la plupart des autres, en particulier la tribu des Sélinées (*Aethusa* ?, *Angelica*, *Cervaria*, *Holandrea*, *Peucedanum s.l.*, *Selinum*, *Seseli s.l.*)
- basées sur x=10 : *Aethusa* – *Bifora* – *Bunium* – *Caucalis* – *Orlaya grandiflora* – *Pimpinella* (avec des populations dysploïdes à x=9 ?) – *Sium*
- basées sur x=9 : *Berula* – *Daucus* – *Trinia*
- basées sur x=8 : Saniculoïdées (*Sanicula*) – *Bupleurum p.p.* – *Anthriscus sylvestris* – *Sison segetum* – *Torilis japonica* – *Turgenia latifolia*

- basées sur  $x=7$  : *Anthriscus caucalis* et *Chaerophyllum temulum* – *Cyclospermum* – *Eryngium campestre* (les autres espèces généralement à  $x=8$ ) – *Sison amomum*
- basée sur  $x=6$  : *Torilis arvensis*.

Les taxons autotétraploïdes récents sont rares : *Aegopodium* en Europe orientale, *Eryngium campestre*, *Libanotis pyrenaica* en Europe centrale, *Pimpinella saxifraga*, *Turgenia latifolia*. L'ambiguïté de l'interprétation de l'évolution chromosomique est bien illustrée par les genres *Torilis* et *Turgenia*, génétiquement proches (Scandicées-Caucalidiniées). Chez *Torilis*, si on choisit le nombre  $x=6$  de *T. arvensis* comme nombre basal du genre, on peut très bien comprendre  $x=12$  de *T. nodosa* comme tétraploïde, et alors  $x=11$  de la sous-espèce *praecox* comme hypotétraploïde. *T. japonica* fait le lien, avec le signalement des nombres 6-8-9 suggérant une dysploïdie ascendante... Mais l'ancêtre de ce groupe devait avoir  $x=11$  (nombre que l'on retrouve chez *Ligusticum* ou *Smyrniium*...), et il est fort possible que ce nombre soit ancestral pour le genre, rendant plus plausible une dysploïdie descendante 11-10-9-8-7-6. De même chez *Turgenia*, la plupart des populations illustrent une série polyploïde basée sur  $x=8$  : 16-24-32, ce dernier cytotype ayant migré avec les céréales. En Orient, existeraient des populations à  $2n=18-20$  suggérant une dysploïdie ascendante 8-9-10... Mais le raisonnement fait chez *Torilis* garde ici sa valeur, *Turgenia* ayant le même ancêtre à  $x=11$  ; soit le passage à  $x=8$  a eu lieu avant la création de *Turgenia* et les populations orientales sont dérivées (origine alors au Moyen-Orient), soit ces populations lointaines pourraient être originelles (nombre ancestral  $x=10$  commun avec *Caucalis*) ! Dans les deux cas le nombre  $x=8$  est à un moment ou un autre dérivé.

De nombreux cas d'aneuploïdie ont été signalés dans cette famille ; la vérification de cette variabilité nécessite des comptages très précis et répétés. À étudier en Île-de-France chez *Helosciadium*, *Libanotis*, *Pimpinella*, *Sison*...

### *Aegopodium*

Le doute sur le nombre de chromosomes présenté par cette espèce est permis, car les populations franciliennes résultent de diverses introductions anciennes de cette plante médicinale, donc sans logique chorologique. Cependant, les cultivars de l'Herbe aux goutteux sont sans doute tétraploïdes : reste à vérifier l'aneuploïdie.

### *Aethusa*

La mention récente de la subsp. *elata* en Île-de-France suggère d'engager des prospections dans les vallées plus continentales à l'est de la région. Une bonne connaissance de ce taxon et de la variabilité de la subsp. *cynapium* constituent un préalable à des

études cytotaxonomiques, pour vérifier si cette espèce possède ou non deux cytotypes. Attention, car les commentaires trouvés dans la littérature indiquent des difficultés de comptage !

### *Scandix*

Il faudrait confirmer l'unicité du cytotype à  $2n=26$  de *S. pecten-veneris*, ce qui suggérerait indirectement le caractère erroné de tous les comptages à  $2n=16$ .

### *Seseli*

Il faudrait vérifier que les populations franciliennes du très rare *S. annuum* correspondent bien au cytotype à  $2n=16$ .

### *Torilis*

Un seul point à vérifier : la stabilité du nombre  $2n=16$  chez *T. japonica*.

## Urticacées

L'Île-de-France semble une région parfaite pour étudier *Urtica dioica* var. *subinermis*, taxon théoriquement diploïde, et ses relations avec la var. *dioica* tétraploïde. En effet, cette plante riveraine existe dans toutes les vallées (Epte, Essonne, Loing, Seine...), sans doute favorisée par l'eutrophisation des eaux. Cette étude, à la fois cytotaxonomique et morphologique, permettrait de tester les résultats de WIEGEND en Europe centrale.

## Valerianacées

La résolution du problème taxonomique posé par *Valeriana officinalis* nécessite une connaissance préalable de la répartition des cytotypes, actuellement méconnue en France. Le type de cette espèce doit être diploïde ! Seule la subsp. *tenuifolia*, tétraploïde, nous paraît indiscutable, en particulier sur les coteaux de la Seine. Reste à déterminer l'aire occupée par les octoploïdes, et à analyser leur variabilité.

## Violacées

Parmi les violettes, l'Île-de-France représente une zone de contact entre *V. riviniana* tétraploïde et *V. reichenbachiana* diploïde. Des études précises permettraient de départager les avis divergents sur les relations entre ces deux taxons sylvatiques, en particulier sur les populations de *V. riviniana* à éperons violacés. Parmi les pensées, la cytotaxonomie aiderait surtout à résoudre le problème taxonomique du « groupe *tricolor* », éventuellement représenté par trois taxons.

- Le seul taxon indigène et fréquent correspond à la sous-espèce *arvensis*, mauvaise herbe abondante dans les moissons et champs de colza. Cette Pensée des champs possède  $2n=34$  chromosomes

- La présence de la sous-espèce *tricolor*, douteuse pour un statut de naturalisation, devra être confirmée par son nombre de  $2n=26$  (parfois aneuploïde)
- La présence de la sous-espèce *minima*, peut-être introduite le long de certaines voies de communication, devra être confirmée par son nombre le plus probable de  $2n=16$ .

## ANGIOSPERMES - MONOCOTYLEDONES

### Alismatacées

#### *Baldellia*

Malgré les comptages divergents pouvant s'expliquer par une fréquente aneuploïdie (à vérifier), les populations franciliennes devraient posséder  $2n=16$  chromosomes.

#### *Luronium*

Le problème est identique (comptages divergents peut-être aneuploïdes ?) pour cette remarquable espèce patrimoniale, avec cependant une différence liée à la rareté du taxon : très peu de comptages fiables, et donc confirmation souhaitable du niveau hexaploïde.

### Amaryllidacées

#### *Allium*

Différentes espèces d'ails, sans doute archéophytes dans la région, présentent plusieurs cytotypes, sans qu'il soit possible de les prévoir, non seulement à cause de la possibilité d'une coexistence entre cytotypes, mais surtout par l'incidence de facteurs anthropiques aptes à perturber leur répartition. Une vérification générale des populations s'impose donc : chez *A. flavum* ( $2x-3x-4x$ ), dans le « groupe *paniculatum* » ( $3x-4x-5x$  : sans doute  $4x$ ), chez *A. oleraceum* ( $4x-5x-6x$ , en comparant les populations de milieux stables et celles de bords de champs), chez *A. scorodoprasmum* ( $2x-3x-4x$  : sans doute  $2x$ ), et chez *A. vineale* ( $3x-4x-5x$ ).

### Aracées

#### *Arum*

La cytotaxonomie permettrait de vérifier les populations ambiguës, car les deux espèces ont des nombres différents, et présentent toutes deux des populations non maculées difficiles à déterminer hors

période de floraison ; elle permettrait aussi de confirmer les individus hybrides possédant  $2n=70$ .

### Lemnoïdées ou lentilles d'eau

La cytotaxonomie servirait surtout à étudier la variabilité des valences présentée par les lentilles d'eau. Peu de cytotypes ont cependant été signalés en France ; seules les populations tétraploïdes ( $2n=40$ ) semblent présentes, aussi bien chez les quatre espèces de *Lemna* que chez *Spirodela* : rare aneuploïdie possible, mais sans importance compte tenu des cas de mixoploïdie. Cependant, cette apparente homogénéité pourrait découler du faible nombre de comptages. Seule *Wolffia arrhiza* pourrait présenter une variabilité ; rareté des stations, apports exogènes à longue distance par les oiseaux, colonisation végétative très rapide par clonage absolu, sont autant de facteurs qui peuvent induire une différence de valence entre les populations.

### Butomacées

Il suffit de vérifier la répartition des deux cytotypes détectés chez le Jonc fleuri :  $2x$  sur milieux stables,  $3x$  sur milieux plus perturbés !

### Cyperacées

Les nombres de plusieurs espèces rares méritent une confirmation : *Carex bohemica*, *C. buxbaumii* subsp. *hartmanii*, *Cyperus longus* subsp. *longus*, *Eriophorum gracile*, *Rhynchospora fusca*... Mais cette vérification doit être conduite hors d'Île-de-France ; deux de ces espèces ont disparu de la région, et trois sont au bord de l'extinction (l'une, *Cyperus*, pouvant correspondre à des cultivars).

#### *Bolboschoenus*

Le genre *Bolboschoenus* regroupe un ensemble de taxons très proches ayant subi un traitement très analytique, essentiellement basé sur des caractères anatomiques : nécessité de faire une coupe du tégument des akènes. Les études sur l'hybridation dans ce groupe confortent la position taxonomique que nous avons toujours défendue. En régions tempérées, quatre taxons (traités en espèces par les spécialistes) cohabitent en Europe. *B. maritimus* s.s. reste essentiellement localisé aux terrains salés ; il est remplacé à l'intérieur des terres par un écotype, sans doute interfertile, qui ne se distingue que par le caractère secondaire de disparition d'un stigmate : var. *planiculmis* (F. Schmidt) Jauzein. L'autre taxon de haut rang se localise aux marges d'étangs oligotrophes : subsp. *yagara*. Reste un ensemble de populations intermédiaires d'origine hybride entre ces deux entités (justifiant donc de ne pas en faire des espèces), ayant bénéficié d'une complémentarité entre les parents, et montrant donc une large amplitude écologique ; cet ensemble, par sa forte fertilité, fonctionne indépendamment des parents et

mérite donc une reconnaissance taxonomique : subsp. *cymosus* (= *B. laticarpus* Marhold & al.). Pour l'instant, seules les sous-espèces *cymosus* et *yagara* ont été confirmées en Île-de-France, la deuxième en situation critique. Le seul autre taxon potentiel serait la var. *planiculmis* : à rechercher ! Le nombre de chromosomes ne permet pas de les distinguer puisqu'il s'élève à  $2n=108-110$  ; cette différence de deux chromosomes d'une part reste très délicate à compter, et d'autre part a une valeur sélective à démontrer (surtout avec des centromères délocalisés).

PISOVA S. & al., *Preslia* 89 : 17-39, 2017.

### Carex

Pour le genre *Carex*, de nombreux travaux restent à faire, en particulier en analysant la taille des chromosomes pour mieux expliquer les variations du nombre. Mais ces observations très fines ne peuvent être conduites que dans des laboratoires spécialisés. Si l'on admet un nombre de base  $x'=30$ , la majorité des espèces sont « diploïdes », car situées entre  $2n=52$  et  $2n=68$  : gamme aneuploïde compatible avec des centromères délocalisés. On peut rattacher à cet ensemble quelques espèces possédant  $2n=70-76$ , encore explicables par une agmatoploïdie continue (exemple de *Carex viridula* par rapport à *C. flava*). Pour admettre d'éventuels polyploïdes, il faut analyser les espèces à nombres encore plus élevés comme *C. buxbaumii* ou *C. hirta*. Plus difficiles à expliquer sont les quelques espèces à nombres bas. On trouve ainsi un groupe isolé à nombres somatiques compris entre 30 et 40 : *C. ericetorum*, *C. humilis*, *C. liparocarpos*, *C. montana*, *C. panicea*... Mais l'espèce la plus surprenante est sans conteste *C. pilulifera*, avec son nombre aberrant  $2n=18$  ! Peu de vérifications méritent d'être conduites dans notre région, surtout à cause de l'ambiguïté des résultats, liée à la particularité des chromosomes de cette famille. En dehors de *C. bohémica*, plante à éclipses dont il serait intéressant de connaître le nombre, seul *C. flacca* mérite une étude plus précise : seul cas, dans le genre *Carex*, où trois niveaux de ploïdie sont signalés (sûrement à  $2n=76$  chez nous).

### Schoenus

Hors du grand genre *Carex*, reste l'énigme de *Schoenus nigricans* qui justifie de vérifier le nombre.

## Graminées

### Sous-famille des **POOÏDEES**

#### Agrostis

La cytotaxonomie permet, dans ce genre très difficile, de confirmer certains taxons ; elle devient indispensable pour la détermination des hybrides ! Seul *A. canina* subsp. *canina* est diploïde ; nous appellerons son génome « C ». La subsp. *montana* (= *A. vinealis*), tétraploïde, aurait un génome CC avec

une légère différenciation. *A. capillaris* (inclus *A. castellana*) posséderait le génome C de *A. canina* associé à un génome inconnu mais assez proche : plante allotétraploïde de type CC'. *A. stolonifera* aurait également un génome C de *A. canina* transmis maternellement, associé à un génome inconnu nettement différencié que nous appellerons « X » : plante allotétraploïde de type CX ; les individus  $6x$  se forment sans doute grâce à des gamètes non réduits ont la même constitution ( $2n=CCCXXX$ ). *A. gigantea* s'est formé à partir des deux espèces précédentes et pourrait avoir la constitution CC'X. Mais ces données ne peuvent être confirmées que par des expériences de croisements. Le comptage des chromosomes permet juste de faire des groupes :

- Au niveau tétraploïde : *A. canina* subsp. *montana*, *A. capillaris* et sa subsp. *castellana*, *A. stolonifera* et hybrides *capillaris* x *stolonifera*
- Au niveau pentaploïde : autopentaploïdes de *A. stolonifera*, hybrides  $4x/6x$
- Au niveau hexaploïde : *A. capillaris* subsp. *castellana* (gamètes non réduits : constitution CCCC'C'C'), *A. stolonifera* (CCCXXX), *A. gigantea* (CCC'C'XX).

L'observation de la biologie apporte des éléments indispensables, les capacités de multiplication végétative étant liées aux génomes : rhizomes avec C', stolons avec X. Parmi les nombreux hybrides décrits au niveau spécifique, deux existent sans doute en Île-de-France : *capillaris* x *stolonifera* suffisamment fertile (s'il est  $4x$ ) pour permettre une introgression, et *gigantea* x *stolonifera* ( $5x$  ou  $6x$  suivant la valence de *stolonifera*). Parmi les recherches à mener dans la région, il serait intéressant de vérifier la fréquence de populations hexaploïdes de *A. stolonifera*, éventuellement favorisées dans les prairies anthropisées.

### Aira

Le complexe de *A. caryophyllea* devrait surtout être révisé en région méditerranéo-atlantique. Pour l'Île-de-France, ne doivent exister que des populations tétraploïdes correspondant aux deux sous-espèces : subsp. *caryophyllea* allotétraploïde et subsp. *multiculmis* autotétraploïde ?

### Avena

Deux taxons progressent actuellement en Île-de-France. L'un devient assez fréquent : *A. sativa* subsp. *sterilis*, donc hexaploïde comme l'Avoine cultivée. Il faudrait analyser toutes les populations pour vérifier si certaines ne seraient pas attribuables à la var. *ludoviciana*. L'autre est encore très localisé : *A. strigosa* subsp. *barbata*, plante des friches subméditerranéennes tétraploïde dont la persistance des stations doit être suivie. Nous n'avons pour

l'instant observé, en Île-de-France, que des formes de l'Avoine stérile à pointes de la lemme courtes, ce qui permet de repérer sans ambiguïté les populations d'Avoine barbue.

### *Brachypodium*

Une fois vérifiée la constance de  $2n=18$  chez *B. sylvaticum*, reste à analyser le groupe de *B. pinnatum*. L'Île-de-France, par sa localisation et sa faible superficie, ne peut servir de périmètre d'étude : il faut envisager une révision nationale. Un premier objectif serait de comprendre le profil de la subsp. *pinnatum* et de dresser sa carte de répartition en France. Les signalements actuels sont trop sujets à caution ; nous admettons, faute d'éléments probants, que ce type se localise au quadrant Nord-Est de la France (éboulis de craie) et n'atteint pas notre région car trop continental. Il se reconnaît par les feuilles à face inférieure mate et nettement plus papilleuse. Ensuite, il s'agit d'établir la répartition des principaux cytotypes de la subsp. *rupestre* : fonctionne-t-on dans la région avec le couple  $2n=18-36$  plus septentrional, ou le couple  $2n=14-28$  plus méridional ?

### *Bromus*

Genre très difficile, malheureusement abordé de façon trop analytique par certains auteurs comme SCHOLZ, et nécessitant donc de reprendre ces résultats dans une optique plus synthétique.

#### Sous-genre *Bromus*

En dehors de *B. arvensis* diploïde, la flore francilienne ne comprend que deux complexes tétraploïdes ( $2n=28$ ), à traiter en deux espèces collectives ! La cytotaxonomie ne peut donc être d'un grand secours, tous les taxons ayant le même nombre de chromosomes. Un travail important reste à faire pour adapter les résultats récents à la situation régionale, et redéfinir les taxons franciliens sur de nouvelles bases. *Flora Gallica*, ayant à notre grand regret suivi la voie analytique, peut cependant servir de base à un traitement régional plus synthétique. Rappelons que les deux seules entités génétiquement isolées sont les taxons à lemmes plus nervurées et membraneuses – groupe de « *B. hordeaceus* » – et les taxons à lemmes plus lisses et coriaces – groupe « *racemosus-commutatus-secalinus* » – tous deux difficiles à résoudre.

#### Sous-genre *Festucaria*

*B. erectus* appartient à un complexe polyploïde difficile à élucider, surtout en Europe centrale ; des études complémentaires semblent nécessaires en France, en particulier dans le SE. Mais la situation se simplifie en Île-de-France où ne doit exister que le cytotype octoploïde ( $2n=56$ ).

Les populations naturalisées de *B. inermis* ont sans doute une origine horticole : souvent planté dans la région pour stabiliser les talus routiers. Elles seraient toutes octoploïdes ( $2n=56$ ) : à vérifier. Ces deux

espèces, représentées par le même niveau de ploïdie, pourraient éventuellement s'hybrider.

#### Sous-genre *Stenobromus*

Un point reste à éclaircir : la fréquence des deux cytotypes de *B. diandrus*. La subsp. *diandrus* octoploïde domine certainement ; la subsp. *maximus* hexaploïde fréquente surtout les bords de voies de communication, et particulièrement les ballasts. Mais ces remarques méritent d'être vérifiées.

### *Calamagrostis*

La répartition des cytotypes de *C. epigejos* n'est pas connue : à vérifier en Île-de-France où ne pourrait exister que le cytotype tétraploïde ( $2n=28$ ).

### *Dactylis*

La subsp. *lobata*, diploïde, a fait l'objet de semis dans tous les massifs forestiers de la région, pour améliorer la valeur fourragère des sous-bois : il faudrait vérifier les zones où cette sous-espèce s'est maintenue pure (cartographie des diploïdes). En effet, malgré la différence de valence, des échanges s'opèrent entre les deux cytotypes ; même si les individus triploïdes F1 semblent rares (à rechercher le long des ourlets), les rétrocroisements ramènent rapidement à un niveau  $4x$  des hybrides alors très difficiles à déterminer.

### *Deschampsia*

Trois points méritent des études complémentaires sur *D. cespitosa* en Île-de-France, un seul étant d'ordre cytotaxonomique. Quand on analyse la situation au Royaume-Uni, où le cytotype tétraploïde domine dans les milieux ouverts, on est surpris de constater l'absence de tétraploïde dans la Bassin parisien : peut-être simple constat d'absence de recherches franciliennes. Or, la cartographie des cytotypes a une incidence sur les autres thèmes à aborder ! La var. *parviflora* a été décrite du bois de Vincennes ! Ce taxon toujours diploïde, qui ne représente pour nous qu'un écotype sciaphile de la subsp. *cespitosa*, se reconnaît par ses grandes panicules de petits épillets verdâtres. Le seul caractère diagnostic étant la taille des épillets, la répartition de ce taxon ne peut être entreprise sans une connaissance parfaite de la variabilité de la var. *cespitosa*, dictée en partie par le niveau de ploïdie ; les diploïdes ont en effet des épillets plus petits que les tétraploïdes... mais un peu plus grands que ceux de la var. *parviflora* ! Un dernier débat rejoint les précédents : la valeur de la viviparité des populations, pour laquelle on trouve des résultats très contradictoires. S'agit-il d'un phénomène essentiellement phénotypique ? Quelle est la part d'une fixation génotypique, et mérite-t-elle une formalisation taxonomique ? Les populations vivipares sont très fréquentes en Île-de-France ; leurs épillets pâles et leur tendance sciaphile les rapprochent de la var. *parviflora* théoriquement

toujours fertile. Des observations minutieuses aideraient à résoudre ce problème ; elles doivent tenir compte de l'écologie, de la saison, de la position des panicules sur la plante, et bien sûr du nombre de chromosomes.

### *Festuca*

Dans le groupe des « fétuques ovines », les comptages sont très utiles pour différencier le groupe tétraploïde de *F. ovina* s.l., placé entre les fétuques diploïdes et *F. lemanii* hexaploïde. Reste, pour ceux qui souhaitent aller dans plus de détails, à mieux définir les taxons franciliens constituant ce groupe tétraploïde.

Dans le groupe des « fétuques rouges », en dehors de l'analyse des taxons semés et éventuellement naturalisés, il faudrait confirmer la généralisation du niveau hexaploïde sur les populations naturelles. L'homogénéité attendue de la valence n'aide donc pas à la recherche de populations cespiteuses encore mal répertoriées.

### *Glyceria*

Les comptages de chromosomes permettent d'une part de vérifier le niveau diploïde de *G. declinata*, les deux autres éléments du tryptique étant tétraploïdes, mais aussi le niveau triploïde des hybrides de *G. declinata*, très rares et parfaitement stériles. Rappelons ici que, malgré les différences écologiques entre les trois glycéries, elles peuvent parfaitement se trouver en mélange. Par contre, seule la faible fertilité permet de repérer les populations du seul hybride moins rare : celui entre *G. fluitans* et *G. notata*.

### *Holcus*

Le complexe de *H. mollis* a déjà fait l'objet de travaux très poussés en Île-de-France. Même si les hypothèses sur l'origine des populations de champs cultivés diffèrent de celles des autres auteurs européens, le constat est le même : on trouve dans les parcelles des populations hybridogènes dominées par les pentaploïdes. Au sens strict, *H. mollis* correspond aux populations d'ourlets sablonneux, en général tétraploïdes. Les populations de milieux perturbés, adaptées par une meilleure multiplication végétative, se seraient formées par hybridation, avec récupération d'un génome de *H. lanatus*. La dénomination de ce taxon dépend du niveau de fertilité et de stabilisation des pentaploïdes. Si l'on fait la preuve d'une instabilité, avec disjonction des caractères dans la descendance, alors il suffit de le considérer comme hybride : *H. x hybridus* K. Wein. Si ce taxon s'avère plus ou moins fixé, il peut alors garder le nom de *H. mollis* qui lui est généralement attribué, et constituer une nouvelle sous-espèce. Or, c'est là que les études divergent ; les observations faites au Royaume-Uni et en Pologne aboutissent à la première situation, alors que les observations menées dans le Bassin parisien concluent à une fertilité

doublée d'une certaine stabilisation des 5x ! Etudes à poursuivre à plus grande échelle, pour préciser la chorologie des 5x, et vérifier la qualité de leur descendance.

### *Hordeum*

Il suffit de vérifier le niveau tétraploïde ( $2n=28$ ) de *H. murinum* subsp. *leporinum* actuellement en expansion le long des routes ; ce nombre permettrait de confirmer la détermination.

### *Koeleria*

Pour l'instant toutes les populations de *K. macrantha* franciliennes correspondent au cytotype diploïde, présent sur les sables calcaires, et comparable aux populations littorales (*K. arenaria* (Dumort.) Conert). Il faudrait cependant rechercher des populations tétraploïdes, présentes dans le Centre et en Champagne (*K. macrantha* s.s.). Elles pourraient avoir une écologie bipolaire : soit prairies fraîches, soit pelouses sèches, éventuellement à proximité de *K. pyramidata*. Ensuite, il faudrait vérifier les cytotypes de *K. pyramidata* : sans doute surtout 12x, mais éventuellement 6x.

### *Phleum*

Seul point important à éclaircir : le complexe de *P. pratense*. Théoriquement, il n'est représenté en Île-de-France que par la subsp. *pratense* hexaploïde et la subsp. *nodosum* diploïde. Des comptages tétraploïdes ne sont pas à exclure, mais représenteraient des hybrides entre les deux sous-espèces. La difficulté de détermination s'accroît dans la région par la fréquence de cultivars de fléole revenus à l'état sauvage dans les milieux herbeux, et donnant une illusion de disjonction morphologique. Par contre, dans les milieux secs, les deux sous-espèces deviennent difficiles à séparer, et peuvent cohabiter. Des comptages systématiques pourraient permettre une cartographie des populations diploïdes certainement plus fiable que celle déterminée par les seuls critères morphologiques.

### *Poa*

Malgré la relative indépendance du phénomène de polyploïdie apomictique chez les pâturins, il serait intéressant de rechercher des corrélations entre valences et milieux chez *P. nemoralis*, espèce particulièrement polymorphe et riche en écotypes : comparer par exemple, en Île-de-France, les écotypes sciaphiles très grêles et les écotypes saxicoles très raides. Chez toutes les autres espèces vivaces apomictiques (*P. bulbosa*-*P. compressa*-*P. palustris*-*P. pratensis*), la vérification du niveau de ploïdie et de sa variabilité infra-populationnelle ne devrait pas apporter d'éléments taxonomiques nouveaux. *Poa trivialis*, contrairement aux autres pâturins vivaces, est un taxon diploïde fertile.

### Sous-famille des ARUNDINOÏDEES

#### *Molinia*

Il faudrait rechercher la subsp. *arundinacea*, signalée en Bourgogne et Champagne. Sa détermination délicate doit être confirmée par comptage chromosomique : taxon hautement polyploïde, avec une valence corrélée à la taille des pièces florales. Pour l'instant, nous admettons seulement la subsp. *caerulea* tétraploïde ( $2n=36$ ). Par contre, ces vérifications doivent porter sur les écotypes extrêmes, certains méritant sans doute un niveau variétal (études initiées par GUINOCHE) : depuis les populations à inflorescences violettes et spiciformes, jusqu'aux populations robustes à inflorescences pâles et très étalées.

#### *Phragmites*

Simple vérification du niveau tétraploïde ( $2n=48$ ).

### Sous-famille des CHLORIDOÏDEES

#### *Cynodon*

Simple vérification du niveau tétraploïde ( $2n=36$ ).

#### *Eragrostis*

Les difficultés de détermination ont engendré trop d'erreurs pour assurer l'existence de cytotypes infraspécifiques. Il vaut mieux repartir sur des comptages fiables, et donc confirmer les nombres les plus probables chez les espèces de la région :

- Niveau diploïde : *E. cilianensis*
- Niveau tétraploïde : *E. curvula*, *E. minor*, *E. pilosa* et sa sous-espèce
- Niveau hexaploïde : *E. mexicana* et *E. pectinacea*.

#### *Crypsis*

Le nombre de comptages effectués sur *C. alopecuroides* étant très faible, une confirmation serait nécessaire ( $2n=16$  ?).

#### *Sporobolus*

Il suffirait de vérifier le niveau tétraploïde vraisemblable ( $2n=36$ ) des populations naturalisées, en expansion rapide sur les bords de routes.

### Sous-famille des PANICOÏDEES

#### *Bothriochloa*

Là encore, il s'agit de vérifier la valence des populations naturalisées en expansion (ballasts et talus routiers), sans doute d'origine horticole ( $2n=180$  ?) ; à noter le nombre important de chromosomes, impossibles à compter à l'unité près.

#### *Paspalum*

Simple vérification du niveau pentaploïde ( $2n=50$ ) des populations en voie de naturalisation de *P. dilatatum*, encore peu nombreuses dans la région (plante invasive dans le Midi).

#### *Setaria*

Avec un niveau toujours diploïde chez *S. italica*, et sans doute tétraploïde chez *S. verticillata*, la seule espèce à valence variable est *S. pumila* ; chez cette dernière, il faudrait donc vérifier si, en plus des  $4x$  les plus répandus, existent des populations  $6x$ .

## Hyacinthacées

#### *Muscari*

Le polymorphisme de *M. neglectum* est considérable sur l'ensemble de son aire, mais l'éclatement de cette espèce en divers micro-taxons ne nous paraît pas raisonnable. De toute façon, cette espèce présente une faible variabilité dans la région. Les populations seraient-elles toutes tétraploïdes ( $2n=36$ ) ?  $6x$  à rechercher (autres cytotypes moins vraisemblables) !

#### *Ornithogalum*

Seul le complexe de *O. umbellatum* mérite quelques vérifications cytotaxonomiques, afin d'appliquer au niveau régional les résultats glanés dans la littérature. Cette espèce est surtout représentée, dans la région, par la subsp. *campestre* (*O. umbellatum* au sens de *Flora Gallica*) théoriquement triploïde : plante d'ourlets à nombreux rejets végétatifs. De rares populations de la subsp. *umbellatum* (*O. divergens* au sens de *Flora Gallica*) se maintiennent dans des milieux perturbés ; il s'agit de cytotypes polyploïdes ( $4x$  à  $6x$ ) dont la répartition est méconnue. Rechercher également des populations tétraploïdes à morphologie et comportement intermédiaires et qui pourraient représenter des clones d'origine hybride.

#### *Prospero*

Théoriquement, les populations franciliennes devraient toutes s'avérer tétraploïdes ( $2n=28$ ), avec éventuellement de rares individus hexaploïdes isolés.

## Hydrocharitacées

#### *Elodea*

Indépendamment des problèmes d'aneuploïdie accidentelle, ou de détermination du nombre de base, inhérents à cette famille, reste à résoudre la variabilité du nombre chez les deux espèces d'élodées : *E. canadensis* et *E. nuttallii*. Comme cela a été réalisé dans le Nord-Est de la France, il serait intéressant d'envisager une étude comparative entre populations

originelles (présentes depuis les débuts de la migration dans des milieux peu perturbés depuis), et populations récentes, pour tenter de voir si des introductions plurielles auraient permis une diversification.

## Iridacées

### *Iris*

*Iris pseudacorus* possède un nombre largement dominant  $2n=34$ , mais avec divers nombres divergents signalés dans la littérature (souvent proche d'une série euploïde basée sur 8). Il faudrait donc vérifier la stabilité de  $2n=34$ , sans doute hypotétraploïde, et l'existence éventuelle d'une aneuploïdie, en faisant attention à la possibilité d'une mixoploïdie (variabilité entre cellules d'un même rhizome) favorisée par la multiplication végétative.

## Joncacées

### *Juncus*

#### Groupe des joncs articulés

Les comptages peuvent permettre de repérer des individus hybrides entre *J. articulatus* et les autres espèces du groupe ( $2n=60$ ), très difficiles à déterminer mais pourtant signalés dans la littérature.

#### Groupe des joncs des crapauds (annuels)

Avant tout, vérifier le nombre de chromosomes de *J. tenageia*, seule espèce pour laquelle nous n'avons trouvé aucun comptage !

Ensuite analyser la variabilité du nombre chez *J. bufonius*. Indépendamment de la fréquente aneuploïdie, y a-t-il deux niveaux de ploïdie (les  $2x$  étant peu vraisemblables) :  $4x$  avec un nombre approchant 72, et  $6x$  avec un nombre approchant 108 chromosomes ? Il serait fort possible que n'existent, en Île-de-France, que des populations hexaploïdes.

#### Groupe des joncs aphyllés

Les trois espèces dérivent de  $2n=40$ , mais les auteurs signalent localement une aneuploïdie :  $2n=38$  à 42, souvent fixée à 42. Il faudrait vérifier si ce phénomène touche les trois espèces de façon différentielle ; d'après la littérature, nous avons l'impression que cette dérive ne touche que rarement *J. inflexus*, mais par contre dominerait chez *J. conglomeratus*.

En dehors de ces groupes bien distincts, l'étude des populations naturalisées de *J. tenuis* permettrait de préciser sa variabilité, qui pourrait augmenter par des apports pluriels. Cette espèce appartient à un groupe complexe de taxons d'Amérique du Nord, dont plusieurs ont tendance à s'implanter en Europe : rechercher en particulier *J. dichotomus* Elliott. Indépendamment de cette prospection, à conduire au niveau national, se pose le problème de la valence des

populations. La plupart de ces taxons sont représentés, hors de leur pays d'origine, par des populations tétraploïdes ( $2n=80$  ; aneuploïdie à 84 fréquente). Mais des populations diploïdes de *J. tenuis* ont déjà été signalées en Europe (France et Pologne par exemple) : leur répartition est méconnue, mais pourrait représenter le principal taxon naturalisé.

### *Luzula*

Au sein du « groupe *multiflora* », les comptages permettent de distinguer la subsp. *multiflora* hexaploïde ( $2n=36$ ), de la subsp. *congesta* octoploïde ( $2n=48$ ) ; en effet, les difficultés de détermination rendent incertaine la répartition de cette dernière.

## Orchidacées

Même si cette famille bénéficie d'un excès de recherche analytique – justifiant de singulariser l'orchidophilie qui pour certains confine à l'orchidopathie – il reste suffisamment de sujets à préciser pour occuper les passionnés.

### *Anacamptis*

Nous avons exclu les comptages à  $2n=42$  signalés, par des auteurs pourtant assez fiables (ce qui montre la prudence nécessaire dans la prise en compte de la bibliographie), chez *A. laxiflora* et *A. palustris* ; le nombre  $2n=36$  paraît stable pour le genre, et tout autre nombre mérite une vérification. Cela concerne peu les franciliens, ces deux espèces étant au bord de l'extinction. Par contre, *A. pyramidalis* est une espèce commune : la seule du genre à présenter des populations tétraploïdes. La répartition des  $4x$  nécessite des études complémentaires en France : peu de chance cependant de les repérer dans la région.

### *Cephalanthera*

Ce genre illustre un phénomène de dysploïdie inhabituel chez les Orchidacées, mais particulièrement développé dans la tribu des Néottiées. Si l'on observe une relative stabilité des cytotypes de *C. damasonium* et *C. longifolia* (aneuploïdie à vérifier), le nombre de chromosomes varie beaucoup plus chez *C. rubra* ; cette variabilité mérite une confirmation régionale : entre populations et/ou dans une même population.

### *Dactylorhiza*

La situation régionale est très simplifiée dans ce genre très complexe. La cytotaxonomie peut permettre de vérifier la présence d'individus triploïdes d'origine hybride, aussi bien dans le « groupe *maculata* » que dans le « groupe *incarnata* ». Mais elle peut surtout aider à confirmer les rares populations régionales de *D. incarnata*,

taxon diploïde menacé par la prédominance des populations tétraploïdes.

### *Epipactis*

L'étude d'une éventuelle aneuploïdie dans le « groupe *helleborine* », centré sur  $2n=40$ , ne devrait pas aider à résoudre le problème de la valeur taxonomique des taxons affines : *E. helleborine* subsp. *varians* (= *E. purpurata*), simple écotype sciaphile de la subsp. *helleborine*, ou *E. muelleri*, taxon représentant en Île-de-France la voie d'adaptation à l'autogamie.

### *Goodyera*

Y a-t-il vraiment une variabilité de la valence de *Goodyera* ? Certes, cette espèce récemment introduite dans la région a sans doute progressé végétativement sur une base génétique étroite, ce qui limite l'intérêt d'une étude régionale ; on pourrait cependant confirmer l'unicité du niveau de ploïdie, et rechercher une éventuelle aneuploïdie.

### *Gymnadenia*

La sous-espèce *densiflora* de *G. conopsea* a autrefois été signalée en Île-de-France sans doute par erreur, par confusion avec des populations robustes, sans doute polyploïdes, de la subsp. *conopsea* ; les milieux concernés (bas-marais alcalins) ont par ailleurs fortement régressé. Il demeure cependant intéressant de rechercher différents cytotypes (peut-être simplement  $2x$  et  $4x$  en Île-de-France), et de préciser leur répartition et leur écologie.

### *Limodorum*

La stabilité du stock chromosomique de cette étrange et remarquable espèce mérite une confirmation, mais présente des difficultés car l'éventuelle aneuploïdie ne porte que sur le nombre des plus petits chromosomes : comptages à effectuer avec délicatesse.

### *Listera*

La variabilité du stock de chromosomes de *Listera* a déjà fait l'objet de nombreuses études ; il suffirait de vérifier la situation locale, en particulier l'éventuelle stabilisation d'un cytotype à  $2n=36$  : variabilité intrapopulationnelle ?

## Potamogetonacées

### *Potamogeton*

Les travaux pertinents de KAPLAN & al. rendent plus clair le tableau phylogénétique de cette famille. Une fois écarté *Groenlandia densa* à  $2n=30$ , nous avons, en Île-de-France, 7-8 groupes de potamots :

- *P. pectinatus* très isolé, à  $2n=72$

- les potamots diploïdes à  $2n=26$  : *berchtoldii*, *friesii*, *pusillus*
- *P. obtusifolius* et *trichoides* aussi à  $2n=26$ , mais intermédiaires avec le groupe suivant
- *P. acutifolius* diploïde à  $2n=28$
- *P. crispus* tétraploïde à  $2n=52$
- les potamots à feuilles larges diploïdes à  $2n=28$  : *coloratus* et *polygonifolius*
- les potamots à feuilles larges tétraploïdes à  $2n=52$  : *gramineus*, *lucens*, *natans*, *nodosus*, *perfoliatus*.

De nombreux autres nombres ont été cités pour ces espèces, sans doute tous liés à des difficultés de comptage ou à des erreurs de détermination. À moins de vouloir se spécialiser sur ce genre, il ne semble pas utile de vérifier ce tableau ; de nouveaux comptages peuvent cependant se justifier afin de vérifier la parenté de populations hybrides, travail encore non abordé dans la région.

### *Zannichellia*

La cytotaxonomie est ici indispensable pour confirmer ou infirmer le signalement de taxons autres que le type de *Z. palustris*.

# Conclusions

Le nombre de vagues et de creux, de zigzags, d'allers-retours, est impressionnant chez les plantes, à tous les moments de leur évolution chromosomique. L'espoir simpliste que l'évolution du génome serait simple et linéaire a volé en éclats. La facilité avec laquelle les nombres de chromosomes ont changé laisse pantois. En conséquence, l'analyse de la phylogénie à partir de caractères cytologiques simples s'avère très difficile, et de nombreux spécialistes ne tiennent même pas compte des chromosomes dans les arbres phylogénétiques. Il faut reconnaître que la labilité de ces nombres est telle qu'on peut difficilement étayer l'arbre ; par contre, à l'inverse, cet arbre généalogique s'avère indispensable pour tenter d'expliquer la versatilité des nombres. Les nombres de chromosomes n'ont ainsi qu'un rôle mineur à jouer dans la compréhension de la phylogénie, sauf à approfondir la structure même du chromosome par des méthodes très spécialisées de cartographie des gènes. La détermination des nombres de base garde un intérêt fondamental, apte à stimuler la curiosité des évolutionnistes. Dans l'état actuel des connaissances, cette quête est plus un jeu qu'une réelle ambition scientifique ; nous reconnaissons avoir succombé à la tentation de ce côté ludique, tout en restant conscient que nombre de propositions voleront sans doute en éclats au fur et à mesure des progrès en génomique.

Plus accessible est la recherche de l'origine des cas de néopolyploïdie. Le séquençage d'ADN permet de prouver l'origine allopolyploïde d'un taxon ; le taxon se positionne alors à deux endroits de l'arbre, et les espèces diploïdes liées à ces deux points peuvent correspondre à des parents potentiels. Certes, tous les exemples ne seront pas explicités, ne serait-ce que par la disparition possible de nombreux parents diploïdes ; mais, plein de travaux passionnants amélioreront la connaissance de l'origine des polyploïdes dans les prochaines décennies.

Sur un plan plus pratique, le botaniste de terrain ne peut prétendre résoudre ce genre de problèmes. Le microscope optique ne lui permet qu'une estimation de la valence, et éventuellement une approche du nombre exact si les chromosomes sont suffisamment grands. Cependant, nous avons proposé, dans la dernière partie toute une série de vérifications qui pourraient permettre une meilleure compréhension de la flore régionale. Alors, **tous à vos microscopes** pour participer à une description plus intime de la biodiversité francilienne, et plus généralement à cette passionnante quête de la compréhension du vivant !

# Epilogue

## RECETTES DE CUISINE

**Soupe d'apex racinaires** : prélever des extrémités de racines en croissance d'environ 1 cm, et en détacher l'apex sur 0,5 mm, en préservant le méristème identifiable à sa teinte plus jaunâtre.

**Salade d'anthères** : prélever dans les boutons floraux des anthères immatures, et en extraire le tissu interne avec un scalpel.

Pour l'observation de la méiose dans les anthères, le stade est très important et nécessite éventuellement plusieurs essais. La division des cellules-mères intervient bien plus tôt que la floraison ; dès que les étamines changent de couleur, il est déjà trop tard. Il faut donc prélever les anthères quand elles sont bien formées, mais avec une couleur encore verdâtre et homogène (parfois d'autres couleurs chez certaines espèces). L'avantage est que le tissu recherché est presque liquide, nettement différenciable des parois de l'anthère ; pas besoin de prétraitement pour dissoudre les parois, car les cellules se dispersent aisément sous la pression.

**Pré-traitement** : utile pour éclaircir le cytoplasme, déstructurer les parois cellulaires, et mieux contraster les constriction des chromosomes. L'éclaircissement du cytoplasme s'obtient par un traitement acide qui nécessite ensuite un lessivage puis un mordantage. La séparation des cellules s'acquiert par l'action d'enzymes, comme un mélange de cellulases et pectinases (solution à 2,5 % de Sigma P4625 pectinase pendant ½ h). Les chromosomes doivent être bien séparés ce qui nécessite une suppression des tensions superficielles ; la forme des chromosomes, avec leurs constriction, apparaît alors plus nettement. Enfin, il faut rechercher des cellules au stade de métaphase des divisions. L'utilisation de colchicine permet d'augmenter leur fréquence ; cependant, cette substance très active doit être utilisée à faible dose, de façon très précise pour éviter une polyploidie : 1 h dans une solution à 0,5 % (valeur moyenne à adapter pour chaque groupe de végétaux : essayer entre 0,001 et 0,1 %). On peut aussi utiliser de l'acénaphène, de l'hydrate de chloral, de l'oxyquinoline (à basse température), ou une solution saturée de bromonaphtalène (1/4 h à basse température).

**Fixation** : doit tuer les tissus en préservant l'intégrité des chromosomes (précipitation rapide de la chromatine). On peut utiliser la congélation associée à une extraction de l'eau (cryodessiccation sous vide) ; mais, faute de matériel adapté, les mélanges chimiques restent plus efficaces et plus faciles d'emploi. Différentes substances permettent d'assurer cette fixation : par exemple l'éthanol associé à l'acide acétique (ou propionique) ou au formaldéhyde, éventuellement complété par du

chloroforme (dissout les graisses et les cires). Le mélange éthanol + acide + chloroforme est commercialisé sous le nom de liquide de Carnoy. Conseil pratique : sur le terrain, on peut placer directement les anthères, ou les apex racinaires délicatement sectionnés au collet, dans la solution de Carnoy, puis les congeler pour les utiliser plus tard à loisir.

### Coloration

La réaction de coloration la plus utilisée est celle de Feulgen ou de Schiff. Le réactif de Schiff s'obtient en traitant la fuchsine (mélange tout prêt) avec de l'acide sulfurique : dissoudre 0,5 g de fuchsine dans 100 ml d'eau distillée bouillante, descendre par paliers à 58°C puis, après filtration, à 26°C, ajouter un mélange de 10 ml d'acide chlorhydrique normal et de 0,5 g de métabisulfite de potassium ; éventuellement éclaircir avec du charbon actif puis filtrer. Les tissus doivent subir une hydrolyse d'environ ¼ h dans l'acide chlorhydrique avant d'être trempés dans le réactif : les chromosomes prennent rapidement une couleur magenta. D'autres colorants peuvent remplacer la fuchsine : comme le carmin, l'orcéine ou le lacmoïde, mélangés à de l'acide acétique.

### Montage et conservation

Différentes techniques existent pour maintenir en état les coupes obtenues ; sans traitement spécifique, les préparations n'ont qu'une courte durée de vie. L'utilisation de sucre et de gélatine suffit à améliorer la conservation.

### Recette simplifiée :

- placer le tissu sur une lame pour microscope
- recouvrir d'acide chlorhydrique à 1 mol/l, pendant 5 mn maximum
- éponger avec un buvard
- rajouter la solution d'orcéine-acétique pendant ¼ h
- éponger avec un buvard
- ajouter une goutte d'acide acétique à 45 % avant de recouvrir par une lamelle
- assurer une pression pour aplatir l'échantillon sans casser la lamelle

### En prévision des vacances !

On peut prélever des boutons floraux entiers, et les fixer dans un simple mélange ¾ d'alcool absolu pour ¼ d'acide acétique pur (mélange préparé le matin même), pendant environ 20 h. Ensuite, on effectue un lavage : rinçage abondant suivi d'un trempage de 5 mn dans de l'alcool à 70 %, puis recommencer. On peut alors attendre d'avoir du temps libre pour utiliser les boutons déjà fixés. Il suffit de décortiquer les étamines et d'opérer la coloration.



**L'ARB ÎDF** EST UN DÉPARTEMENT DE **L'INSTITUT PARIS REGION**,  
ASSOCIATION LOI 1901.  
15, RUE FALGUIÈRE - 75740 PARIS CEDEX 15 - TÉL. : 01 77 49 77 49

