

CARYOSYSTÉMATIQUE DE QUELQUES *ERYSIMUM* L. DANS LE NORD DE LA PÉNINSULE IBÉRIQUE

par

BERNARD CLOT*

Resumen

CLOT, B. (1992). Cariosistemática de algunos *Erysimum* L. en el norte de la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 49(2): 215-229 (en francés).

La cariólogía y morfología de los *Erysimum* del grupo *grandiflorum-australe-sylvestre* ha sido estudiada en el norte de la Península Ibérica (Pirineos, Cordillera Cantábrica y cuenca del Ebro). Se encontraron varios niveles de ploidía: diploide ($2n = 14$), hipotetraploide ($2n = 26$), hipohexaploide ($2n = 38$), y poliploides más altos ($2n = c. 50, c. 60, 64, c. 76, 88$). Las variaciones en los números de los poliploides son debidas a aneuploidía *sensu stricto* (segregación irregular en anafase I). Se ha demostrado la presencia de gametos no reducidos en granos de polen de tamaño grande. Los hipotetraploides son considerados como antiguos autopoliploides (este fenómeno ocurre en varios grupos diferentes dentro del género) y dispoloides, que incluyen alguna reorganización cromosómica; en las plantas $2n = 26$ se observan dos cromosomas largos, pero ninguno en los diploides, ni en los poco frecuentes individuos $2n = 28$. Los hipohexaploides surgen probablemente de cruzamientos entre diploides e hipotetraploides seguidos de duplicación cromosómica y disploidía (se han observado cuatro cromosomas largos). Se localizan principalmente en el área donde confluyen tres grupos diferentes, y la alopoliploidía es probablemente la causa del incremento en el número cromosómico. De hecho, los poliploides más altos aparecen en esa misma área, probablemente a partir de diferentes retrocruzamientos entre diploides e hipotetraploides.

Los estudios morfológicos permiten reconocer seis microespecies, separadas en dos grupos: El grupo *E. nevadense*, en las partes mediterránea y continental de la región estudiada, que engloba a *E. ruscinonense* Jordan ($2n = 14$), *E. gomezcampo* Polatschek ($2n = 14$) y *E. mediodhispanicum* Polatschek ($2n = 26$). El grupo *E. duriaei*, en las montañas y la región atlántica, que engloba a *E. duriaei* Boissier ($2n = 14$ y 26 , incluyendo *E. neumannii* Polatschek), *E. seipkae* Polatschek ($2n = 14$ y 26) y *E. gorbeanum* Polatschek ($2n = 38$ y números más altos, incluyendo *E. penyalarensis* Polatschek). Estas microespecies son más o menos parapátricas, pero muchas poblaciones ubicadas entre dos táxones son intermedias en su morfología. Este fenómeno, por un lado, y la multiplicación de los números cromosómicos en ciertas áreas, por otro, muestran que el grupo está aún evolucionando activamente.

Palabras clave: *Erysimum*, *Brassicaceae*, cariosistemática, poliploidía, disploidía, España, Francia.

Abstract

CLOT, B. (1992). Karyosystematics of *Erysimum* L. in the northern Iberian Peninsula. *Anales Jard. Bot. Madrid* 49(2): 215-229 (in French).

Erysimum plants of the *grandiflorum-australe-sylvestre* group have been studied for their karyology and morphology in the northern Iberian Peninsula, i.e. Pyrenees, Cantabrian Mountains and Ebro Basin. Several levels of ploidy were found: diploid ($2n = 14$), hypotetra-

* Laboratoire de Phanérogamie, Institut de Botanique. Chantemerle 22, CH-2007 Neuchâtel (Suiza).

ploid ($2n = 26$), hypohexaploid ($2n = 38$), and higher polyploids ($2n = c. 50, c. 60, 64, c. 76, 88$). Variations of polyploid numbers are caused by aneuploidy *sensu stricto* (irregular segregation in anaphase I). The occurrence of non-reduced gametes has been confirmed in some of the larger pollen grains. Hypotetraploids are considered as old autopolyploids (the phenomenon occurs in several different groups) and dispoloids (including some rearrangement of chromosomes; two long chromosomes are observed in the $2n = 26$ plants, and none in the diploids, nor in the rare $2n = 28$ plants). Hypohexaploids probably arise from crosses between diploids and hypotetraploids. There ensues a doubling of the chromosome number and dysploidy (four long chromosomes are observed). Their distribution area is mainly localised at the meeting point of three different groups, and allopolyploidy is likely to be the cause of the chromosome number increase. In fact, higher polyploids are found in the same area, probably from different backcrosses with diploids or hypotetraploids.

Morphological studies reveal six microspecies, separated in two groups. The *E. nevadense* group occurring in the mediterranean and continental parts of studied area includes *E. ruscinonense* Jordan ($2n = 14$), *E. gomezcampoii* Polatschek ($2n = 14$) and *E. mediohispanicum* Polatschek ($2n = 26$). The *E. duriaei* group occurring in the mountains and atlantic parts includes *E. duriaei* Boissier ($2n = 14$ and 26 , including *E. neumannii* Polatschek), *E. seipkae* Polatschek ($2n = 14$ and 26) and *E. gorbeanum* Polatschek ($2n = 38$ and more, including *E. penyalarensis* Polatschek). These microspecies are more or less parapatric, but many populations localised between two taxa are intermediate in their morphology. This fact on the one hand, and the multiplication of chromosome numbers in certain areas on the other, show that evolution still occurs in this group.

Key words: *Erysimum*, *Brassicaceae*, Karyosystematics, polyploidy, dispoloidy, Spain, France.

INTRODUCTION

Les *Erysimum* pluriannuels à fleurs jaunes de l'Europe centrale et austro-occidentale appartiennent à un groupe tour à tour appelé *grandiflorum* Desf., *australe* Gay, *nom. illeg.*, *longifolium* DC., *nom. illeg.* ou *sylvestre* (Crantz) Scop., dont la systématique est difficile et sujette à de nombreuses controverses (par exemple: HEYWOOD, 1954; BALL, 1964).

Grâce à des études de caryosystématique concernant des populations réparties des Appenins au Portugal et du Jura au Maghreb, FAVARGER (1964, 1972a, 1972b, 1980a, 1980b) a défini les principaux taxons de ce groupe et circonscrit leur aire de répartition, alors que POLATSCHKE (1966, 1974, 1979) a élevé au rang d'espèce plusieurs topodèmes. Les points de vue opposés de ces deux auteurs laissaient entrevoir une réalité complexe que nous voulions aborder par l'étude détaillée des populations d'une région.

Le Nord de la Péninsule Ibérique, comprenant le bassin de l'Ebre, les Pyrénées et la Chaîne Cantabrique, était un terrain de choix pour cette étude, puisque FAVARGER (*l.c.*) y avait signalé plusieurs cytotypes, que POLATSCHKE (*l.c.*) y distinguait plusieurs espèces et que KÜPFER (1981) considère la charnière pyrénéo-cantabrique comme une région d'intense spéciation.

MATERIEL ET METHODES

Le tableau 1 présente la liste des localités étudiées et les résultats de nos comptages chromosomiques.

Pour chaque population, des témoins d'herbier et des fixations de boutons floraux ont été effectués sur le terrain. Dans quelques cas, les nombres chromoso-

TABLEAU 1

LISTE DES LOCALITÉS ET RÉSULTATS DES COMPTAGES CHROMOSOMIQUES

Pays, province	Localité, altitude, legit	2n =	n =
ES Álava	Bifurcation pour Pinedo (limite Burgos), 550 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	38	18, 19
ES Álava	Puerto de Orduña, 850 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	38	18, 19, 20
ES Álava	Barrio (embalse de Sobrón N), 650 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	38	19
ES Álava	Sierra de Barrio (embalse de Sobrón N), 1250 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	38	19
ES Álava	Au Nord de Sabando (Santa Cruz de Campezo N), 900 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	38	
ES Álava	Peña del Castillo (Sierra de Cantabria), 1400 m, <i>Ph. Kùpfer</i>	* 38	
ES Álava	Puerto de Herrera (Sierra de Cantabria), 1200 m, <i>Ph. Kùpfer</i>	* 38	
ES Álava	Entre Zuazo et Subijana, 550 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	38, (40)	19, (20)
ES Álava	Entre Berganzo et Peñacerrada (Haro NE), 700 m, <i>Ph. Kùpfer</i>	* 38, (40)	19, 20, 21
ES Barcelona	Sierra de Montserrat, 650 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	14	7
ES Barcelona	Puerto de la Pollosa (Tona W), 1000 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	14	
ES Burgos	Puente Arenas (Valdenoceda E), 650 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	26, (28)	13
ES Burgos	Sierra de Humión (Cubilla N), 1300 m, <i>Ph. Kùpfer</i>	* 38	19
ES Gerona	Nuestra Señora del Far (Amer NW), 1150 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	14	
ES Gerona	Coll Bracons (Puigsacalm), 1300 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	14	
ES Gerona	Entre Camprodón et Molló, 1050 m, <i>M. Kràhenbühl</i>	14	
ES Guipúzcoa	Aitzkorri, 1100-1450 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	49, (50)	24, 25
ES Huesca	Samitier (Ainsa N), 800 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	14	7
ES Huesca	Panillo (Graus NW), 1150 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	14	
ES Huesca	Entre Collado de Sahún et Plan (Castejón de Sos W), 1650 m, <i>B. & I. Clot</i>	14	
ES Huesca	Monte de Plan (Castejón de Sos W), 1750 m, <i>B. & I. Clot</i>	14	
ES Huesca	Entre Barbastro et Graus (bas du defile du fleuve Esera), 350 m, <i>B. Clot</i>	14	7
ES Huesca	Embalse de Barasona, 450 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	14	
ES Huesca	Egea (Campo E), 950 m, <i>B. Clot</i>	14	7
ES Huesca	Turbón (Campo E), 1800-2050 m, <i>B. Clot</i>	14	7
ES Huesca	Eriste (Valle de Benasque), 1350 m, <i>B. & I. Clot</i>	14	
ES Huesca	Entre Villanova et Sahún (Valle de Benasque), 1000 m, <i>B. Clot</i>	14	
ES Huesca	Route N de Benasque (barrage), 1400 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	14	
ES Huesca	Route N de Benasque (face Baños de Benasque), 1600 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	14	
ES Huesca	Route N de Benasque (fin de la route), 1800 m, <i>B. Clot</i>	14	7
ES Huesca	Port de Benasque (Valle de Benasque), 1800-2000 m, <i>B. & I. Clot</i>	14	
ES Huesca	Cerler, 1350 m, <i>B. Clot</i>	14	
ES Huesca	Collado de Basibe-Pico de Castanasa (Cerler E), 2100-2700 m, <i>B. Clot</i>	14	7
ES Huesca	Bordas de Castanasa (Maladeta S), 2000 m, <i>B. Clot</i>	14	
ES Huesca	Sierra de Chia (Castejón de Sos W), 1100-2250 m, <i>B. & I. Clot</i>	14, (15), (c. 19)	
ES Huesca	Collado de Sahún (Castejón de Sos W), 1950 m, <i>B. & I. Clot</i>	14, (19)	7, (9, 10)
ES Huesca	Pusilibro (Sierra de Loarre), 1600 m, <i>B. Clot & P. Rossi</i>	26	13
ES Huesca	Valle de Aguas Limpias (Sallent de Gállego E), 1400-1650 m, <i>B. & I. Clot</i>	26, (41)	
ES Huesca	Sierra de Llauset (Maladeta S), 2000-2600 m, <i>M. Kràhenbühl</i>	(36), 38	15, 16, 17, 18
ES León	Puerto de Ventana, 1600 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	14, (15)	7, (8)
ES León	Peña Ubiña, 1200-2050 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	14, 26, (40)	13
ES León	Sortie autoroute San Emiliano, 1100 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	26, (30)	
ES Lérica	E de La Seu d'Urgell, 830 m, <i>B. Clot & Ph. Kùpfer</i>	14	
ES Lérica	Sierra de Llana, 700 m, <i>Ph. Kùpfer</i>	* 14	
ES Lérica	Vilamur (entre Sort et Adrall), 1400 m, <i>B. Clot</i>	26	
ES Lérica	Port del Canto (entre Sort et Adrall), 1600 m, <i>B. & I. Clot</i>	26	13

TABLEAU 1 (SUITE)

LISTE DES LOCALITÉS ET RÉSULTATS DES COMPTAGES CHROMOSOMIQUES

Pays, province	Localité, altitude, legit	2n =	n =
ES Lérida	Canturri (entre Sort et Adrall, 1300 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>)	26	13
ES Lérida	Montanisell (Organyá W), 900 m, <i>M. Krähenbühl</i>	26	13
ES Lérida	Montsech d'Ares, 1200 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 26	
ES Logroño	Arnedillo, 650 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	26	13
ES Logroño	Peñalmonte (Arnedillo E), 1150 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	26, (28)	
ES Logroño	Peña Isasa (Sierra de Préjano), 1400 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 26	
ES Logroño	Sierra de la Hez, 1150 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 26	
ES Logroño	Entre Leza et Soto en Cameros (Logroño SE), 700 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	38	19
ES Madrid	Puerto de Navacerrada-Puerto de los Cotos, 1850 m, <i>B. Clot & C. Favarger</i>	c. 50	
ES Navarra	Ezcaurri (Isaba E), 1950 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	38	
ES Navarra	Castillo Nuevo (Navascués S), 900 m, <i>B. & I. Clot</i>	38	19
ES Navarra	Santuario de San Miguel Excelsis (Echarri-Aranaz N), 1100 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	49, 50, 52	24, 25, 26
ES Navarra	Puerto de Lizarraga, 1000 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* c. 50	
ES Navarra	Puerto de Urbasa, 850 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	60, 61, 62	29, 30, 31
ES Navarra	Beriain (Echarri-Aranaz S), 1000 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	64	32
ES Navarra	Sierra de Santiago de Loquiz (Monte Santo), 1100 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* c. 60	
ES Navarra	Huarte-Araquil (Echarri-Aranaz N), 700 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	c. 64	
ES Navarra	Alto de Guembe (Pamplona W), 750 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	c. 64	
ES Palencia	Ventanilla (Cervera W), 1100 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	14	
ES Palencia	Espigüete, 1500 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 14	
ES Palencia	Espigüete, 2200 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 14	
ES Tarragona	Sierra del Montsant, 1000 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 14	
ES Tarragona	Prades (NE), 1000 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 14	
ES Tarragona	Negret, 1300 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 14	
ES Teruel	Aliaga, 1100 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 14	
ES Teruel	Peñarroya (entre Valdelinares et Morqueruela), 1800 m, <i>Ph. Kúpfer & C. Favarger</i>	* 14	
ES Teruel	El Colladico (Sierra de Oriche), 1100 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 14	
ES Vizcaya	Ermita de San Martín (Durango S), 500 m, <i>B. Clot & Ph. Kúpfer</i>	c. 64, 76, c. 88	38
ES Zaragoza	Virgen de la Peña, 1300 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 38	19
FR Aude	Pic de Bugarach (St.-Paul de Fenouillet NW), 800-1100 m, <i>B. & I. Clot</i>	26	13, 26
FR Aude	Bac d'Estable (Axat SE), 1400 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	* 38	
FR Hte.-Garonne	Pic de l'Esclette = Col de Mente (St. Beat N), 1450 m, <i>B. & I. Clot</i>	26	
FR Hte.-Garonne	Vallon d'Esquierry, 1500-1800 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	26	
FR Pyrénées-Atl.	Goust (Val d'Ossau), 800 m, <i>B. & I. Clot</i>	26	13
FR Pyrénées-Or.	Pic du Canigou, 2400-2600 m, <i>Ph. Kúpfer</i>	26	

Toponymie selon carte Michelin No 990 (Espagne-Portugal 1/1000000).

Nombres chromosomiques: en gras: nombre représentatif de la population.

(): nombre compté sur un seul individu.

* : nombres comptés pour la première fois par C. Favarger (inéd.).

miques ont été confirmés par des comptages sur des individus ramenés vivants et cultivés au Jardin Botanique de Neuchâtel.

Les techniques caryologiques sont classiques (FAVARGER & KÜPFER, 1983), nous les résumerons donc succinctement. Des renseignements plus détaillés peuvent être obtenus auprès de l'auteur. Dans chaque population, le nombre somatique a été déterminé par l'étude de mitoses de méristèmes racinaires [prétraite-

ment: hydroxychinoléine ou α -monobromonaphtalène 1h30', puis fixation et coloration à l'orcéine acétique (KRAHENBUHL & KÜPFER, 1992)] ou de très jeunes pièces florales, sur 3 à 15 individus. Lorsque cela était possible, différents stades méiotiques ainsi que des mitoses polliniques ont été étudiés [fixation: acide acétique/éthanol 1/4; colorations: carmin chlorhydrique (SNOW, 1963) ou carmin acétique].

REMARQUES SUR L'ÉCOLOGIE

Nous avons récolté des *Erysimum* de 300 à 2800 m. Leur habitus et leur taille varie considérablement en fonction de l'altitude, jusqu'à adopter aux étages supérieurs un port d'orophytes. La continuité de cette variation sur le flanc des montagnes nous incite à penser, comme d'autres auteurs (p.ex.: HEYWOOD, 1954; FAVARGER, 1964), que ces différences n'ont pas de valeur systématique.

Les populations que nous avons étudiées croissent toutes sur sol à pH neutre ou alcalin (pH 6,5 à 8), sur sol calcaire ou dans des régions de fort mélange des substrats géologiques. Dans ce dernier cas, certains individus sont capables de se développer sur des sols de pH 4, par exemple sur des blocs de granit morainiques.

L'habitat des *Erysimum* est également varié, parfois au sein même d'une population: éboulis, fissures de roches, pelouses subalpines, talus de routes, zones arbustives ou sous-bois clairs à sols minces et présentant un squelette important peuvent être colonisés.

CARYOLOGIE

La caryologie des *Erysimum* est particulièrement difficile (FAVARGER, 1964).

L'interprétation des métaphases est délicate, car les chromosomes sont petits et de taille inégale, et les multivalents fréquents à la méiose chez les polyploïdes.

Nombres chromosomiques (cf. fig. 1):

37 populations se sont avérées diploïdes ($2n = 14$)

19 hypotétraploïdes ($2n = 26$)

16 présentent $2n = 38$ chromosomes

10 présentent des nombres supérieurs ($2n =$ c. 50, c. 60, 64, c. 76 et 88).

Le nombre chromosomique des populations diploïdes, $2n = 14$, est très stable, cinq individus seulement ont présenté un nombre différent:

- deux individus à $2n = 15$ [Puerto de Ventana (León) et Sierra de Chía (Huesca)];
- trois à $2n = 19$, dans le même massif (Sierra de Chía, Collado de Sahún), présentant cinq petits chromosomes B.

Les populations hypotétraploïdes apparaissent aussi très homogènes, avec $2n = 26$ chromosomes. Seuls quatre individus font exception:

- deux individus ont montré $2n = 28$ [Peñalmonete (Logroño) et Puente Arenas (Burgos)];
- un individu avait $2n = 30$ [San Emiliano (León)] et un autre $2n = 41$ [Aguas Limpas (Huesca)].

L'origine de ces nombres accidentels au sein de populations à $2n=26$ est encore inexpliquée. Leur présence démontre pourtant une certaine tolérance individuelle à la variation du nombre chromosomique.

A la métaphase I des individus à $2n=26$ on observe souvent un tétravalent.

FAVARGER (1964) avait compté $2n=28$ sur quelques individus des Pyrénées, mais ses observations ultérieures l'avaient amené à rectifier cette valeur pour la plupart des populations, les autres n'ayant pas été réétudiées depuis (FAVARGER, 1972a, 1980a, 1980b), à l'exception du Pic du Canigou (Pyrénées-Orientales), où nous avons compté plusieurs individus à $2n=26$. POLATSCHEK (1979) a publié le nombre $2n=28$ pour tous les *Erysimum* de valence tétraploïde dans la Péninsule Ibérique, mais ces résultats sont infirmés dans le nord par FAVARGER (*l.c.*) et ÁLVAREZ-MARTÍNEZ & *al.* (1987, 1988b, 1990). De nos propres investigations, il ressort clairement que le nombre $2n=28$ est accidentel dans la région considérée.

Le nombre chromosomique $2n=38$ est également assez stable. Nous avons cependant observé à la métaphase I de certains individus une ségrégation inégale des chromosomes dans une proportion non négligeable de cellules-mères du pollen (18-20 au lieu de 19-19). Cette observation explique clairement pourquoi au sein de ces populations quelques individus présentent $2n=40$ [ou $2n=36$ à la Sierra de Llauset (Huesca)]. A la méiose des individus à $2n=40$, on trouve les mêmes irrégularités: ségrégation 19-21 et 20-20.

Le nombre $2n=42$ publié par POLATSCHEK (1979) pour l'*E. gorbeanum*, sur la base d'un seul comptage, pourrait être issu de la rencontre de deux gamètes à $n=21$. Il n'est pourtant pas fréquent dans cette région, puisque nous ne l'avons compté sur aucun individu. ÁLVAREZ-MARTÍNEZ & *al.* (*l.c.*) le signalent par contre dans les Asturies, région que nous avons peu prospectée.

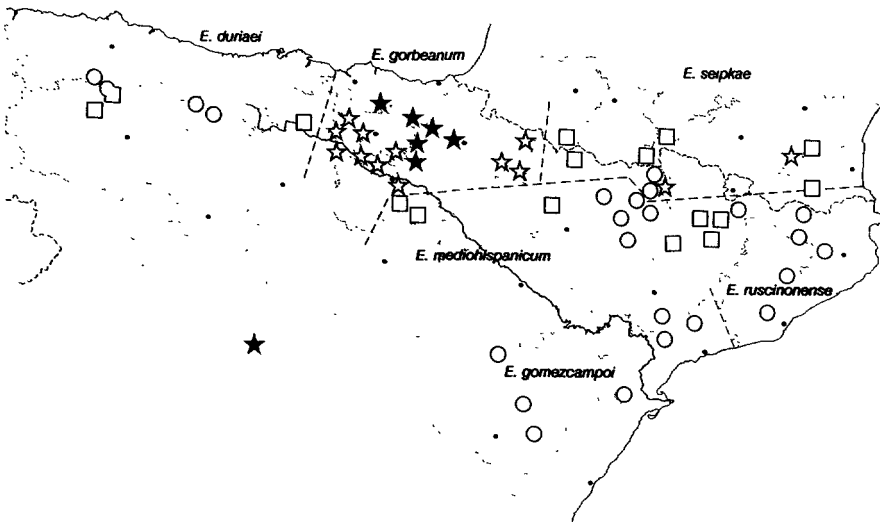


Fig. 1.—Carte des populations étudiées au point de vue caryologique: Pour faciliter la lecture de la carte, nous n'avons pas représenté toutes les localités; seuls les nombres chromosomiques représentatifs de l'ensemble d'une population sont indiqués. ○, $2n=14$; □, $2n=26$; ☆, $2n=38$; ★, $47 < 2n < 89$.

Les nombres chromosomiques supérieurs sont parfois indiqués comme imprécis (c. : approximation à plus ou moins une unité). Si cette imprécision était seulement due aux difficultés techniques rencontrées avec ce matériel, nous dirions avec POLATSCHKE (1979) que ces comptages sont inutiles. Mais dans ces populations, des numérations très claires nous ont permis de montrer une forte proportion d'aneuploïdie, ainsi que des méioses à ségrégation inégale en anaphase I qui en sont la cause.

Ainsi on ne peut toujours attribuer à une population possédant un degré de ploïdie élevé un nombre chromosomique unique, mais on a affaire à un nuage de résultats centrés autour d'une "valeur nodale": 50 (4 populations), 60 (2 populations), 64 (4 populations). Une de celle-ci —Ermita de San Martín (Vizcaya)— a également révélé un individu à $2n = 76$ et un autre à $2n = c. 88$.

La méiose des polypléides à $2n = 38$, c. 50, c. 60... présente également de fréquents multivalents en métaphase I (tétravalents, hexavalents), ainsi que des univalents.

Nous n'avons pas récolté de plantes à $2n = 34$, signalées par FAVARGER (1964, 1972a) dans deux petits secteurs des Pyrénées orientales que nous n'avons pas prospectés. Nos résultats concordent par ailleurs fort bien avec ceux de cet auteur.

Taille relative des chromosomes

Les chromosomes d'*Erysimum* sont très petits, on observe cependant des chromosomes plus grands d'environ un tiers (M) et d'autres du double (G).

S'il n'est pas toujours aisé de distinguer entre chromosomes petits et moyens (M), les grands (G) sont visibles sur de nombreuses plaques. Ils sont absents chez les diploïdes, on en trouve une paire chez les plantes à $2n = 26$, deux paires chez celles à $2n = 38$. Chez les polypléides à nombre plus élevé, leur nombre est difficile à établir, mais on en observe souvent au moins six.

Gamètes non réduits

Certains individus de différentes populations appartenant à tous les degrés de ploïdie présentent de 1 à 5 % de grains de pollens bien conformés de volume double de la normale. Cette observation avait déjà été réalisée par SKIEBE (1956), FAVARGER (1972b) et CORREVON & FAVARGER (1979), qui les considéraient comme des gamètes non réduits. Les récoltes de SNOGERUP (1967) mettaient également ce phénomène en évidence.

Nous avons observé sur ces grains des mitoses polliniques qui démontrent la justesse de ce point de vue: $n = 26$ sur quelques grains de pollen d'un individu à $2n = 26$ du Pic de Bugarach (Aude) et $n = c. 64$ dans ceux d'une plante à $2n = 64$ du Beriain (Navarra). Il paraît dès lors vraisemblable de considérer que tous les pollens plus gros que l'on peut observer dans ce groupe correspondent à des gamètes non réduits. La cause cytologique de ce phénomène reste à préciser.

La fertilité de ces pollens non réduits au sein de divers taxons d'*Erysimum* est démontrée par les travaux précités. La formation de gamètes femelles non réduits a été prouvée par FAVARGER & GOODHUE (1977) et CORREVON & FAVARGER (1979) grâce aux résultats des croisements expérimentaux qu'ils ont effectués. Ces observations ont une importance capitale dans la compréhension de l'évolution d'un complexe polypléide comme celui-ci.

Fertilité pollinique

La fertilité pollinique est estimée en rapportant le nombre de grains de pollen colorés (HRISCHI & MÜNTZING, 1960) et d'apparence normale au nombre de grains observés.

La variabilité de cette fertilité au sein d'une population a déjà été signalée par CORREVEON & FAVARGER (1979). Ces auteurs rapportent aussi que les hybrides observés voient leur fertilité diminuer fortement, sauf ceux qui sont issus de gamètes non réduits, ce qui n'est pas sans intérêt dans le cadre de l'hypothèse présentée ci-après.

Avec une soixantaine d'individus étudiés, nous avons également observé dans tous les cytotypes une fertilité pollinique pouvant varier de 30 à 95 %, au sein d'une même population ou parfois d'un même individu dans des boutons différents. La plupart des plantes étudiées présentaient une proportion de microspores normales d'au moins 80 %. CORREVEON & FAVARGER (1979, p. 61) remarquaient que "la présence d'une forte proportion de grains avortés n'est donc pas un signe certain d'hybridité dans le cas des *Erysimum* du grex *sylvestre*".

Répartition géographique des cytotypes

(cf. fig. 1)

Les diploïdes sont répartis dans les régions méditerranéennes et le flanc sud des Pyrénées d'une part, et la région atlantique d'autre part. Les hypotétraploïdes sont répandus sur les chaînes pyrénéenne et cantabrique et sur la Meseta. Les autres polyploïdes occupent une aire disjointe. S'ils sont pour la plupart localisés à l'articulation des Pyrénées et des Monts Cantabres (pays Basque et Navarre), où les nombres de plus en plus élevés présentent une répartition quasi concentrique, on les retrouve dans quelques localités qui paraissent plus isolées:

- dans les Pyrénées centrales [Sierra de Llauset $2n = 38$ (Huesca)], très proche de la Sierra Negra où FAVARGER (1980a) a compté $2n = 48$;
- à l'est de cette chaîne [Bac d'Estable (Aude)] un individu à $2n = 38$;
- dans la Sierra de Guadarrama [Puerto de Navacerrada (Madrid)].

L'aire principale de ces polyploïdes s'étend vraisemblablement vers l'ouest jusque dans les Asturies (ÁLVAREZ-MARTÍNEZ & *al.*, 1988a, 1988b).

Les cytotypes de ce groupe sont donc répartis géographiquement. Ils semblent s'exclure mutuellement de certaines régions, mais sont sympatriques à l'échelle de la carte sur le flanc sud des Pyrénées et dans la chaîne cantabrique.

Il existe des zones de contact étroit, par exemple au nord-est de Huesca ou sur la Peña Ubiña (León), mais nous n'avons pas observé de sympatrisme stationnel. ÁLVAREZ-MARTÍNEZ & *al.* (1988a, 1988b, 1990) signalent au contraire de nombreuses localités où différents nombres chromosomiques sont présents à peu de distance les uns des autres.

Sur les flancs sud et ouest de la Peña Ubiña, le cytotype $2n = 14$ se rencontre de 1250 à 1650 m d'altitude et celui à $2n = 26$ de 1550 à 2050 m. A 1900 m, parmi les plantes à $2n = 26$, nous avons compté un individu à $2n = 40$, preuve que ces deux cytotypes peuvent s'hybrider naturellement.

Au nord-est de Huesca, à quelques kilomètres à peine de distance, nous avons compté $2n = 14$ et $2n = 38$, et FAVARGER (1972a, 1980a) $2n = 26$ et $2n = 48$. Nous

avons d'ailleurs entrepris l'étude détaillée de cette région, qui pourrait nous apporter de nombreuses indications sur les rapports entre cytotypes, le déterminisme de leur répartition sur le terrain, et peut-être nous aider à comprendre la formation des polypléides.

EVOLUTION CARYOLOGIQUE

Origine des plantes à $n = 13$

Dans les lignes précédentes, nous avons parlé du nombre $n = 13$ comme hypo-tétraploïde. Ceci implique que nous admettons que ce nombre est issu de $n = 14$ par dysploïdie, reprenant l'hypothèse de FAVARGER (1972a, 1980a). Cet auteur notait aussi que la présence fréquente d'un tétravalent à la métaphase I des hypo-tétraploïdes était un indice d'autopolyploïdie.

Comme nous l'avons vu, de nombreux individus diploïdes tendent à former des gamètes non réduits. Ceux-ci ont engendré des plantes tétraploïdes, soit par l'intermédiaire d'un triploïde, soit par rencontre de deux gamètes non réduits (DE WET, 1980). Les gamètes à $n = 14$ auraient subi la dysploïdie par perte d'un segment hétérochromatique dans deux chromosomes et fusion centrique des deux bras restants en un seul, passant ainsi à $n = 13$ (FAVARGER, *comm. pers.*). Cette hypothèse est soutenue par la présence d'un chromosome beaucoup plus grand que les autres, qui résulte probablement de cette fusion. On peut ajouter que FAVARGER (*comm. pers.*) n'a jamais observé ce grand chromosome sur des plantes à $n = 14$! Un tel phénomène de dysploïdie a déjà été cité plusieurs fois dans différentes familles: FAVARGER (1964) à propos des sous-espèces d'*Erysimum ochroleucum* (subsp. *ascendens* à $2n = 16$ et subsp. *ochroleucum* à $2n = 30$), LÖVKVIST (1963) sur la dysploïdie $2n = 32-30$ dans le complexe *Cardamine pratensis*, également accompagnée de l'apparition d'une paire de grands chromosomes, et CANNE (1981) sur le passage $n = 14-13$ chez *Agalinis* (*Scrophulariaceae*).

FAVARGER pensait en 1972 à une étroite relation entre les plantes à $n = 13$ des Pyrénées et celles du Maroc, alors qu'en 1978 (= FAVARGER, 1980a) il émet l'hypothèse d'un polytopisme. La découverte du même phénomène dans différents autres groupes d'*Erysimum* soutient la deuxième proposition: nous avons compté indépendamment de FAVARGER (*comm. pers.*) $2n = 26$ sur des *E. linifolium* du Portugal; FRANZEN & GUSTAVSSON (1983) attribuent en Grèce ce nombre à l'*E. cephalonicum*.

Il est surprenant que les tétraploïdes d'Italie n'aient pas été affectés par cette dysploïdie. Peut-être faut-il y voir le signe d'une différence de structure des chromosomes qui révélerait un certain éloignement de ces plantes par rapport à celles d'Afrique du Nord, du sud de la France et de la péninsule Ibérique. Il est également possible que les tétraploïdes italiens n'aient pas encore eu le temps d'être affectés par ce phénomène, leur distribution peu étendue attestant de leur formation plus récente.

Cette dysploïdie initiale doit être nettement distinguée des variations du nombre chromosomique observées chez les polypléides plus élevés, qui relèvent de l'aneuploïdie sensu stricto (pertes ou gains de chromosomes dus à des méioses irrégulières).

Polyploïdes de degré environ 6x

Etant donné la proximité des populations diploïdes et hypotétraploïdes dans de nombreuses régions, nous pensons que les polyploïdes de degré supérieur à 4x sont issus de croisements entre les plantes à $n = 7$ et celles à $n = 13$, suivis et permis par la duplication du nombre chromosomique, comme la plante de la Peña Ubiña, selon le schéma:

$$7 + 13 \rightarrow [20] \Rightarrow 40, 38, \dots$$

Les polyploïdes à $2n = 40$ sont rares dans la nature et paraissent instables, alors que le nombre gamétique $n = 19$ est le plus fréquent, et représente une "valeur nodale", due à une dysploïdie descendante. Dans cette hypothèse, il suffit d'admettre le même phénomène de cassure-ressoudure dans les gamètes à $n = 20$ que dans ceux à $n = 14$. La multiplication du génome à 7 le rendrait donc particulièrement sujet à ce phénomène, qui semble confirmé par l'observation de quatre grands chromosomes. Ce nombre est donc à considérer comme hypohexaploïde. Nous ne pouvons d'ailleurs exclure qu'il soit issu d'un "triploïde" secondaire de $n = 13$ (par fécondation d'un gamète non réduit), ce qui impliquerait les mêmes phénomènes de réarrangements chromosomiques.

Polyploïdes de degré supérieur

Ces degrés de polyploïdie impliquent un ou plusieurs rétrocroisements différents suivis de redoublements, que les techniques caryologiques nous permettent mal de préciser en raison de l'aneuploïdie déjà citée.

La répartition actuelle des cytotypes semble diminuer les chances de rétrocroisements des plantes à $2n = 38$ avec des diploïdes, mais il est probable que cette situation soit assez récente.

MORPHOLOGIE

La variabilité morphologique des *Erysimum* est extrême et paraît autant due à des facteurs internes (génétiques) qu'externes (écologiques). L'amplitude de variation de nombreux caractères utilisés pour décrire des espèces est, selon nos observations, plus large au sein d'une population qu'entre deux taxons proposés, ce qui rend l'identification de ceux-ci difficile (CLOT & FAVARGER, 1990). C'est d'ailleurs l'argument majeur de la critique que BALL (1990) fait du travail de POLATSCHKE (1979).

Ainsi la longévité (plantes bisannuelles ou pérennes), la présence de longs rejets végétatifs, d'une tunica, de ramifications de l'inflorescence ou de fascicules de feuilles axillaires, le nombre d'axes florifères, la proportion de poils trifides, la structure lâche ou dense des grappes, la taille des graines et bien d'autres caractères doivent être utilisés avec beaucoup de circonspection.

Par exemple, ÁLVAREZ-MARTÍNEZ & al. (1988b) utilisent pour distinguer leur *E. cantabricum* (= *E. neumannii* Polatschek) des autres taxons le caractère "limbe des pétales plus large que long", que l'on retrouve pourtant dans d'autres taxons (CLOT & FAVARGER, 1990), y compris l'isotype de l'*E. mayorii* décrit par les auteurs d'Oviedo (MA 409760).

Les caractères suivants sont en revanche plus stables : taille de la silique (longueur, diamètre), longueur du style, forme et dimension des feuilles (longueur, largeur), longueur de la fleur (ou des pétales), présence de rosettes stériles, auxquels il faut ajouter le nombre chromosomique. Il est prudent de récolter plusieurs individus d'une population pour parvenir à une détermination correcte.

Nous avons entre autres étudié la longueur maximale des stomates, qui augmente avec le degré de polyploïdie. Sur 66 individus de populations différentes, elle ne dépasse pas 28 μm chez les plantes à $2n = 14$ (20 individus), atteint respectivement 32, 36 et 40 μm chez les plantes à $2n = 26, 38$ et plus élevé. Cependant, si ce caractère permet de distinguer les diploïdes des polyploïdes, il ne peut pas servir à séparer les différents nombres polyploïdes de façon certaine, car il souffre d'exceptions dont la proportion augmente avec le degré de ploïdie. Il est par contre intéressant de noter que ces exceptions semblent plus fréquentes dans les régions où l'on rencontre différents cytotypes, ce qui peut être interprété comme un signe d'introgresion.

La même difficulté affecte les taxons de Polatschek: ils ne sont "typiques" qu'au centre de leurs aires respectives, alors que de nombreuses populations présentent des caractères morphologiques intermédiaires et sont très difficiles à attribuer à l'un d'entre eux. Ce phénomène peut intervenir sur plusieurs dizaines de kilomètres, et il est aussi certainement lié à l'hybridation, dont les travaux cités plus haut montrent qu'elle peut intervenir entre des groupes d'*Erysimum* assez différents.

NIETO FELINER (1989) a montré que la biométrie n'apporte pas de résultats décisifs.

Relevons que ces difficultés ne sont pas l'apanage des *Erysimum* du nord de l'Espagne, mais qu'on les retrouve en France, Italie et Afrique du Nord (CLOT & FAVARGER, 1990).

Malgré l'imprécision causée par le choix discutable des caractères qu'il utilise, Polatschek a posé les bases de la description des principaux taxons présents en Espagne. BALL (1990) reprend ces taxons mais, considérant les nombreux intermédiaires, leur attribue le rang de sous-espèces. Dans la perspective de *Flora iberica* (vol. 3), le caractère encore incertain du traitement taxonomique nous a amenés à considérer de préférence des microspécies dont les relations de parenté exactes restent à préciser.

Les témoins de notre étude, auxquels se sont ajoutés ceux des publications de Favarger et quelques exemplaires prêtés par le Jardin Botanique de Madrid, peuvent être regroupés selon la clef simplifiée suivante:

1. Plantes à fruits grêles (diamètre env. 1 mm) groupe *E. nevadense* 2
 2. Plantes vivaces. Feuilles caulinaires linéaires, de 0,8 à 2 mm de large; fascicules axillaires très développés **E. gomezcampoi**
 - 2'. Plantes le plus souvent bisannuelles, ou monocarpiques 3
 3. Feuilles caulinaires lancéolées à linéaires lancéolées, de 4 à 10 mm de large; siliques érecto-patentes **E. ruscionense**
 - 3'. Feuilles caulinaires linéaires, de 1 à 4 mm de large; siliques formant un angle avec le pédoncule fructifère qui les rend plus ou moins parallèles à l'axe principal **E. mediohispanicum**
- 1'. Plantes vivaces à fruits larges (diamètre 1,5 à 2 mm) groupe *E. duriaei* 4
 4. Longs rejets végétatifs, style long (3 à 5 mm), feuilles très larges (3 à 11 mm) **E. gorbeanum**

- 4'. Longs rejets végétatifs, style plus court (1,5 à 3 mm), feuilles étroites (1 à 5 mm) *E. duriaei*
 4". Rejets végétatifs absents, ou courts et fasciculés, fruits un peu toruleux *E. seipkae*

DISTRIBUTION DES MICROSPECIES

KÜPFER (1974) remarque que "toute conclusion taxonomique concernant les races chromosomiques devrait être basée sur un échantillonnage de populations portant sur l'aire entière de l'espèce". Pour cette raison, nous formulons les nôtres sous réserve de modifications apportées par la révision globale des *Erysimum* du groupe *grandiflorum-australe-sylvestre* en Méditerranée occidentale.

Les taxons désignés dans la clef du chapitre précédent occupent des aires parapatricques, avec cependant des régions de contact. Le groupe *nevadense* occupe la région méditerranéenne et les régions du centre à climat continental, alors que le groupe *duriaei* croît dans la région atlantique, les chaînes pyrénéenne et cantabrique ainsi qu'à leur articulation (fig. 1).

Groupe *nevadense*

E. ruscinonense Jordan est diploïde et occupe à basse altitude le nord et l'est de la Catalogne, les Pyrénées-Orientales, et longe le flanc sud des Pyrénées jusque dans la province de Huesca. L'identité de ce taxon avec l'*E. collisparsum* Jordan de Digne (Alpes de Haute-Provence), proposée par POLATSCHEK (1979) est incertaine, car dans cette région du sud-est de la France croissent de nombreux tétraploïdes (*E. montosicola*).

E. gomezcampoi Polatschek est également diploïde. Il occupe toute la région méditerranéenne au Sud de Lérida et remonte la vallée du fleuve Segre (Lérida) jusque dans la région de Seo de Urgell.

E. mediohispanicum Polatschek est hypotétraploïde. Il occupe les plateaux du centre de l'Espagne au sud de l'Ebre et atteint le pied sud des Pyrénées (ROMO, 1989).

Ces trois taxons sont très imparfaitement séparés morphologiquement et de nombreuses populations sont d'attribution incertaine, en particulier dans les régions où ils se rencontrent (surtout les provinces de Huesca et Lérida).

Groupe *duriaei*

E. duriaei Boissier occupe la chaîne Cantabrique. Au contraire de POLATSCHEK (1979), nous n'avons pu trouver aucun caractère morphologique pour séparer les diploïdes (*E. duriaei*) et les hypotétraploïdes (*E. neumannii* = *E. cantabricum* Álvarez-Martínez & al.) de cette région. Selon les populations, les individus possèdent des feuilles très étroites ou plus larges, des fleurs médiocres ou grandes. Ces caractères, dont tous les intermédiaires existent, ne sont ni exclusifs d'un domaine géographique ni typiques d'un cytotype. Il convient donc de réunir les deux taxons reconnus par Polatschek en un seul: *E. duriaei*. L'exemple de la Peña Ubiña est frappant: les cytotypes sont répartis selon l'altitude, mais les plantes de nos échantillons ne peuvent être distinguées par leur morphologie.

E. seipkae Polatschek occupe la chaîne des Pyrénées. Sa valence chromosomique est hypotétraploïde sur toute son aire sauf dans le nord-est de Huesca, où elle est diploïde. MONTSERRAT (1987) a d'ailleurs attribué les plantes de cette région à la même espèce, qu'il désigne par son nom illégitime : *E. pyrenaicum* Jordan. Les plantes à $2n = 28$ de FAVARGER (1964), si ce nombre est confirmé, appartiennent aussi à ce taxon.

E. gorbeanum Polatschek occupe essentiellement la région intermédiaire entre les deux précédentes. On peut lui rapporter tous les nombres chromosomiques élevés ($2n = 38$ et plus). C'est une espèce souvent facile à déterminer. L'individu à $2n = 41$ d'Aguas Limpias (Huesca), accidentel au sein d'une population à $2n = 26$, ne possède d'ailleurs pas les caractères typiques de ce taxon, ce qui semble démontrer une certaine distance entre *E. gorbeanum* et les plantes à $2n = 14$, $2n = 26$, et des polyploïdes locaux.

Les plantes de cette espèce du pays Basque et de la Navarre ont encore été appelées *E. decumbens* par ASEGINOLAZA & al. (1984), mais elles se distinguent clairement de ce taxon jurassien et sud-alpien par le nombre chromosomique (FAVARGER, 1964) et la taille des graines (2,5 à 3,5 mm contre 4 à 5 mm pour *E. decumbens*).

Un autre taxon doit être rattaché à *E. gorbeanum*, l'*E. penyalarensis* Polatschek. Son nombre chromosomique (probablement soumis à l'aneuploidie, Polatschek ayant compté $2n = 48$ alors que nos résultats montrent $2n = 49$ ou 50) et sa morphologie ne permettent pas de le distinguer de l'*E. gorbeanum*. Nous avons trouvé, au contraire de l'auteur autrichien, de nombreux individus présentant de longs rejets végétatifs. Les plantes des Asturies à $2n = 42$ (ÁLVAREZ-MARTÍNEZ & al., l.c.) se rapportent probablement aussi à cette espèce.

Les polyploïdes du centre et de l'est des Pyrénées ressemblent à *E. gorbeanum* par leur morphologie et leur nombre chromosomique. Leur aire restreinte et éloignée peut cependant inciter à penser à une genèse locale de ces nombres élevés, qui devraient alors probablement être rattachés à *E. seipkae*.

Nous n'avons pas récolté de spécimens de l'*E. mayorii* (ÁLVAREZ-MARTÍNEZ & al., 1986). Le nombre chromosomique $2n = 22$ paraît bien surprenant. Ces plantes, dépourvues de longs rejets végétatifs procumbents, ressemblent à *E. seipkae* diploïde (FAVARGER, comm. pers.).

CONCLUSION

Au sein des *Erysimum* du groupe *grandiflorum-australe-sylvestre* la spéciation, commencée sans doute bien avant les glaciations, se poursuit aujourd'hui. L'isolement incomplet des taxons, tant du point de vue morphologique que caryologique le démontre. Dans la nature, l'isolement des cytotypes est cependant plus évident que celui des morphotypes, et nous pouvons souscrire à la remarque de FAVARGER (1980a: 392), qui écrit que dans le genre *Erysimum* "l'évolution caryologique précède l'évolution morphologique". Les microspécies reconnues présentent cependant une corrélation importante de leur type morphologique avec la caryologie, et ceci dans des aires parapatriques, ce qui nous permet de penser qu'avec le temps elles pourront devenir de "bonnes espèces". En effet, la différence de nombre chromosomique représente déjà une barrière importante aux

échanges de gènes, ce qui est attesté par la stabilité de ces nombres à l'intérieur des populations, et par le fait que les taxons s'excluent sur une bonne partie de leurs aires respectives.

Ce complexe polyploïde peut être qualifié de jeune à mature selon la classification de STEBBINS (1971). Il s'est probablement constitué en trois temps après la spéciation des diploïdes, en mettant en jeu des phénomènes dont l'existence chez les *Erysimum* a été démontrée (hybridations, redoublements du nombre de chromosomes, etc...):

1. Formation des hypotétraploïdes. Celle-ci semble être intervenue en parallèle dans plusieurs groupes, par autopolyploidie, puisque des couples diploïdes-hypotétraploïdes peuvent être rapprochés ou sont indistincts par la morphologie: *E. seipkae* ($2n = 14$ et 26) et *E. duriaei* ($2n = 14$ et 26), et, dans un autre groupe, *E. linifolium*.
2. Formation des polyploïdes à $2n = 38$, puis...
3. ... des nombres plus élevés. Encore instables, ils sont sans doute assez récents.

Il est remarquable que la région au croisement des aires des couples diploïde-tétraploïde soit précisément celle où les nombres chromosomiques se sont multipliés ($2n = 38$ et plus). L'hybridation serait donc le moteur de la polyploïdisation et de la création d'un nouveau taxon (*E. gorbeanum*), il s'agit alors d'allopolyploidie. Le même phénomène est d'ailleurs peut-être à l'origine des polyploïdes isolés du centre et de l'est des Pyrénées, indépendamment du cas du pays Basque/Navarre. Il est cependant possible aussi que l'*E. gorbeanum*, très vigoureux, ait commencé à s'étendre dans plusieurs directions, est (Pyrénées), ouest (Asturies) et sud (Sierra de Guadarrama).

L'établissement des liens de parentés plus précis entre les divers taxons diploïdes, ainsi que l'origine des taxons polyploïdes feront l'objet de nos prochaines recherches.

REMERCIEMENTS

Nous avons le grand plaisir de remercier ici les personnes qui nous ont aidé lors de la récolte du matériel et de la rédaction de ce travail: MM. les Professeurs C. Favarger et Ph. Küpfer, Mmes. E. Boss, C. Job-Cei et I. Clot, MM. O. Favre, E. Fortis, M. Krähenbühl, P. Rossi, et MM. les Dr. J.-J. Lazare et G. Nieto Feliner.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ÁLVAREZ MARTÍNEZ, M. J., M. A. FERNÁNDEZ CASADO & H. S. NAVA FERNÁNDEZ (1987). Notas sobre el género *Erysimum*. II: ¿Qué es *E. neumannii* Polatschek? *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(2): 538-539.
- ÁLVAREZ MARTÍNEZ, M. J., M. A. FERNÁNDEZ CASADO & H. S. NAVA FERNÁNDEZ (1988a). Mapas 92-95. In: J. Fernández Casas (ed.). Asientos corológicos. *Fontqueria* 18: 9-25.
- ÁLVAREZ MARTÍNEZ, M. J., M. A. FERNÁNDEZ CASADO & H. S. NAVA FERNÁNDEZ (1990). Números cromosómicos detectados en los *Erysimum* gr. *grandiflorum-sylvestre* en la cornisa Cantábrica. *Bol. Ci. Nat. I.D.E.A.* 40: 81-88.
- ÁLVAREZ MARTÍNEZ, M. J., H. S. NAVA FERNÁNDEZ & M. A. FERNÁNDEZ CASADO (1986). Notas sobre el género *Erysimum*. I: *E. mayorii*, sp. nov. *Anales Jard. Bot. Madrid* 43(1): 174.
- ÁLVAREZ MARTÍNEZ, M. J., H. S. NAVA FERNÁNDEZ & M. A. FERNÁNDEZ CASADO (1988b). Estudio

- sistemático de los *Erysimum* de flor amarilla en la cornisa Cantábrica. *Monogr. Inst. Pirenaico Ecol., Jaca*, 4: 95-106.
- ASEGINOLAZA, C. & al. (1984). *Catálogo florístico de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Vitoria-Gasteiz.
- BALL, P. W. (1964). *Erysimum*. In: T. G. Tutin & al. (eds.), *Flora Europea* 1: 270-275. Cambridge.
- BALL, P. W. (1990). Notes on the genus *Erysimum* L. in Europe. *Bot. J. Linn. Soc.* 103(3): 200-213.
- CANNE, J. M. (1981). Chromosome counts in *Agalinis* and related taxa (Scroph.). *Can. J. Bot.* 59(6): 1111-1116.
- CLOT, B. & C. FAVARGER (1990). *Problèmes de caryologie et de taxonomie posés par les Erysimum de la péninsule Ibérique*. Communication présentée aux II Jornadas de Taxonomía Vegetal, Madrid. Non publié.
- CORREYON, P. & C. FAVARGER (1979). Croisements expérimentaux entre "races chromosomiques" dans le genre *Erysimum*. *Pl. Syst. Evol.* 131: 53-69.
- DE WET, J. M. J. (1980). Origins of polyploids. In: W. H. Lewis (ed.), *Polyploidy, biological relevance*: 3-15. New York & London.
- FAVARGER, C. (1964). Recherches cytotoxonomiques sur quelques *Erysimum*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 74: 5-40.
- FAVARGER, C. (1972a). Nouvelle contribution à l'étude cytologique du genre *Erysimum* L. *Ann. Sci. Univ. Besançon* 12: 49-56.
- FAVARGER, C. (1972b). Contribution à l'étude cytotoxonomique de la flore des Appenins, I. *Bull. Soc. Neuchâteloise. Sci. Nat.* 95: 11-34.
- FAVARGER, C. (1980a). Un exemple de variation cytogéographique: le complexe de l'*Erysimum grandiflorum-sylvestre*. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 35: 361-393.
- FAVARGER, C. (1980b). Le nombre chromosomique des populations alticoles d'*Erysimum* des Picos de Europa. *Bull. Soc. Neuchâteloise. Sci. Nat.* 103: 85-90.
- FAVARGER, C. & M. GOODHUE (1977). Cytologie de quelques populations d'*Erysimum* d'Italie et de France. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 100: 93-105.
- FAVARGER, C. & P. KÜPFER (1983). Index des nombres chromosomiques des spermatophytes de la Suisse. *Bot. Helv.* 93(1): 3-7.
- FRANZEN, R. & L. A. GUSTAVSSON (1983). Chromosome numbers in flowering plants from the high mountains of Sterea Ellas, Greece. *Willdenowia* 13(1): 101-106.
- HEYWOOD, V. H. (1954). *Notulae criticae ad floram hispaniae pertinentes*. *Bull. Brit. Mus. Bot.* 1(4): 83-122.
- HRISCHI, N. J. & A. MÜNTZING (1960). Structural heterozygosity in *Secale kuprijanovii*. *Hereditas* 46: 745-752.
- KRAHENBÜHL, M. & P. KÜPFER (1992). Nombre chromosomique de base et position systématique du genre *Molopospermum* Koch au sein des Umbelliferae. *Diss. Bot.* (sous presse).
- KÜPFER, P. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore alpine des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.
- KÜPFER, P. (1981). Les processus de différenciation des taxons orophiles en méditerranée occidentale. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37(2): 321-337.
- LÖVKVIST, B. (1963). Taxonomic problems in aneuploid complexes. *Regnum Veg.* 27: 51-57.
- MONTERRAT MARTÍ, G. (1987). *Catálogo florístico del macizo de Cotiella y la Sierra de Chía*. Huesca.
- NIETO FELINER, G. (1989). Multivariate analysis of the *Erysimum grandiflorum* complex in the Iberian peninsula. Actas 6.º Congr. OPTIMA Delphi. *Bot. Chronika* 10 (sous presse).
- POLATSCHKEK, A. (1966). Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer, I. *Österr. Bot. Z.* 113(1): 1-46.
- POLATSCHKEK, A. (1974). Systematisch-nomenklatorische Vorarbeit zur Gattung *Erysimum* in Italien. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 78: 171-182.
- POLATSCHKEK, A. (1979). Die Arten der Gattung *Erysimum* auf der Iberischen Halbinsel. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 82: 325-362.
- ROMO I DIEZ, A. M. (1989). *Flora i vegetació del Montsec*. Barcelona.
- SKIEBE, K. (1956). Artbastardierung und Polyplöidie in der Gattung *Cheiranthus* L. *Der Züchter* 26: 353-363.
- SNOGERUP, S. (1967). Studies in the Aegean flora: IX: *Erysimum* sect. *Cheiranthus*. B: variation and evolution in the small-population system. *Opera Bot.* 14: 3-86.
- SNOW, R. (1963). Alcoholic hydrochloric acid-carmines as a stain for chromosomes in squash preparations. *Stain Technol.* 38: 9-13.
- STEBBINS, G. L. (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. London.