

NOMBRE CHROMOSOMIQUE ET AFFINITÉS PROBABLES D'UN *CERASTIUM* (*CARYOPHYLLACEAE*) DES BALKANS

par

CLAUDE FAVARGER & MARTIN KRÄHENBÜHL*

Travail dédié au R.P. M. Laínz
en témoignage d'admiration pour
la magnifique impulsion qu'il a
donnée à la botanique en Espagne.

Resumen

FAVARGER, C. & M. KRÄHENBÜHL (1996). Número cromosómico y probables afinidades de un *Cerastium* (Caryophyllaceae) de los Balcanes. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 155-165 (en francés).

Se establece por primera vez el número cromosómico de la especie anual, endémica de los Balcanes, *Cerastium trichogynum* Möschl: $n = 15$ y $2n = 30$. En el género *Cerastium*, el número básico $x = 15$ no se había encontrado antes, salvo en dos especies anuales de Anatolia y Oriente Próximo. Estas especies son muy semejantes al *C. trichogynum*, pero difieren por el ovario glabro y por caracteres de los *Ovoglandulosa*, mientras que *C. trichogynum* pertenece a los *Clavatoglandulosa*. Los autores piensan que las tres especies, así como *C. ligusticum* ($n = 17$), forman una serie filogenética probablemente enraizada en una especie semivivaz de la sect. *Caespitosa*: *C. sylvaticum* ($n = 18$).

Palabras clave: *Caryophyllaceae*, *Cerastium*, taxonomía, morfología, cariólogía, número cromosómico, evolución, Balcanes.

Abstract

FAVARGER, C. & M. KRÄHENBÜHL (1996). Chromosome number and probable affinities of a species of *Cerastium* (Caryophyllaceae) from the Balkans. *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 155-165 (in French).

The chromosome number of the annual endemic Balkan species *Cerastium trichogynum* Möschl is counted for the first time: $n = 15$ and $2n = 30$. In the genus *Cerastium*, the basic number $x = 15$ is very rare, known only in two annual species from Anatolia and the Near East. These species are very similar to *C. trichogynum*, but differ from it in having a glabrous ovary. They also show distinctive characteristics of the *Ovoglandulosa*, whereas *C. trichogynum* belongs to the *Clavatoglandulosa*. We believe that the three species with $n = 15$ and *C. ligusticum* with $n = 17$ constitute a phylogenetic series probably originating from a semi-perennial species of the sect. *Caespitosa*: *C. sylvaticum* ($n = 18$).

Key words: *Caryophyllaceae*, *Cerastium*, taxonomy, morphology, karyology, chromosome numbers, evolution, Balkans.

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

INTRODUCTION

Au cours d'un voyage dans l'ex-Yougoslavie, en été 1990, le plus jeune des auteurs (M.K.) que guidaient et accompagnaient les professeurs Marija Bedalov et Nedeljka Šegulja (Zagreb) a récolté des plantes en fruits d'un *Cerastium* annuel. Cette Caryophyllacée croissait sur la montagne côtière du Biokovo, en Croatie (Dalmatie) au sud-est de Split, à une altitude comprise entre 1050 et 1400 m et a été récoltée le 2-VII-1990. Elle croissait sur une pente pierreuse de calcaire et de dolomie en compagnie d'espèces telles qu'*Anthyllis montana* L., *Centaurea weldeniana* Rchb. et *Centaurea rupestris* L.

Les exsiccata (témoins des graines obtenues) figurent dans l'herbier M. Krähenbühl sous le n.° M90-247. Des doubles, avec des graines, ont été remis à l'auteur le plus âgé (C.F.) parce qu'il s'intéresse à la caryologie du genre *Cerastium* depuis une quarantaine d'années et qu'il possède de ce genre une certaine expérience. Celui-ci a déterminé la plante comme appartenant au *C. trichogynum* Möschl, décrit par Möschl en 1933 et ramené au rang de sous-espèce par Sell & Whitehead en 1964 —SELL & WHITEHEAD (1964) semblent s'être trompés dans la citation du protologue qui est la suivante: Oesterr. Bot. Z. 82: 226-234. 1933— sous le nom adopté par *Flora Europaea* (TUTIN & al., 1964 et 1993) de *C. ligusticum* Viv. subsp. *trichogynum* (Möschl) P.D. Sell & Whitehead.

Bien que la plante du Biokovo ait affiché les caractères du *C. trichogynum*, en particulier l'ovaire pourvu, dans sa région supérieure ("plaque stylaire") et parfois même dans la partie inférieure des styles, de poils étalés, en général non glanduleux, nous avons tenu à vérifier notre détermination sur des exsiccata —toutes les plantes avaient été revues par W. Möschl, spécialiste bien connu du genre *Cerastium* et certaines d'entre elles portaient en outre un "determinavit" de Nils Engleson— qui nous ont été obligeamment prêtés par le Conservatoire botanique de Genève (Prof. R. Spichiger et Dr. F. Jacquemoud) et nous avons pu constater que le n.° M90-247 était tout-à-fait conforme à ces derniers, no-

tamment à une plante du Biokovo: Prof. Richter, *Flora dalmatica* exsiccata VII 1910, rev. Möschl 1004 (3-XI-1947), det. Nils Engleson 1982.

Comme, à notre connaissance, le nombre chromosomique du *C. trichogynum* n'a jamais été compté jusqu'ici, nous avons pensé qu'une telle étude méritait d'être entreprise.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour y parvenir, il fallait d'abord cultiver au Jardin botanique de l'Université la plante du Biokovo. Cela n'a pas présenté de difficultés. Le semis a été fait dans des pots, placés ensuite dans une couche. L'opération a eu lieu à 3 reprises: en 1991 (n.° 91-206), en 1992 (n.° 92-264) et en 1994 (n.° 94-430).

La germination des graines, en boîte de Pétri, pour l'étude de la mitose s'est faite sur les deux provenances suivantes: *a*) graines du n.° 92-264, récoltées au Jardin botanique de Neuchâtel en été 1992 (2^e génération obtenue à Neuchâtel du *Cerastium* du Biokovo); *b*) graines originales du témoin M90-247. Ce sont ces dernières, que nous avons utilisées de préférence en 1994, lorsque nous nous sommes aperçus que des graines âgées de 4 ans germaient encore sans difficulté. En général, les essais en boîte de Pétri ont réussi après une postmaturation de 6 semaines au frigorifique, entre 0 et 5 °C.

Pour l'observation des chromosomes mitotiques, nous avons le plus souvent utilisé un prétraitement de 1h15 à 1h30 dans une solution à 0.002 mole/litre d'oxyquinoléine. La fixation des racines a été effectuée, selon l'expérience de l'auteur le plus jeune (M.K.) à l'alcool acétique 3:1 et la coloration a été réalisée avec de l'orcéine (Krähenbühl & Küpfer, 1992). Pour les boutons floraux obtenus sur les plantes du n.° 94-430 qui provenaient des graines originales du n.° M90-247, nous avons utilisé le Carnoy 20:4:1 selon Küpfer (1974) et la coloration au carmin acétique. Les dessins ont été faits avec une chambre claire O.P.L. et un microscope Wild.

RÉSULTATS

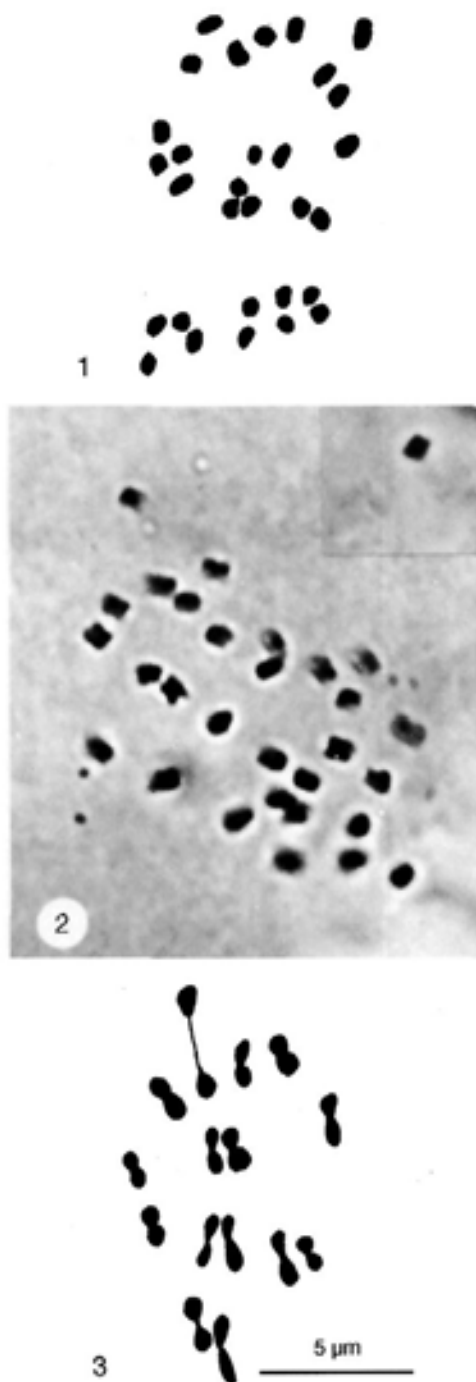
Au total, 14 pseudométaphases ainsi qu'une prophase et une métaphase normales (absence de prétraitement) ont été dessinées. Sur 11 de ces figures, on compte, sans doute aucun, $2n = 30$ (figs. 1 et 2). Sur le reste des figures, il y a une légère incertitude mais le nombre 30 apparaît avec une approximation ne dépassant pas un chromosome.

Sur 10 images de méiose de la microsporogénèse, comprenant diacinèse, métaphase I, anaphase I, métaphase II et anaphase II, nous avons observé, sans aucune équivoque, 15 bivalents respectivement 15 chromosomes (fig. 3).

Nous pensons donc qu'il est possible d'affirmer que la population du Biokovo du *C. trichogynum* et probablement aussi l'espèce *C. trichogynum* (vu que chez les céraistes annuels, le nombre chromosomique est généralement stable), possède $n = 15$ et $2n = 30$.

DISCUSSION

Le nombre gamétique $n = 15$ est exceptionnel dans le genre *Cerastium* où la majorité (62%, Favarger, en préparation) des espèces étudiées du point de vue caryologique, offre $n = 18$ (ou un multiple), tandis qu'environ 15 espèces possèdent $n = 19$ (rarement un multiple) —le nombre $2n = 18$ signalé chez *C. lithospermifolium* par KROGULEVICH (1971) demande confirmation—. Douze espèces, d'autre part ont $n = 17$, tandis que deux se signalent par un nombre zygotique de $2n = 52$ qui paraît bien être un multiple de $x = 13$ (WYSE JACKSON, 1991; FAVARGER, *Nombres chromosomiques de base et classification du genre Cerastium*, en préparation) —en découvrant sur une plante du Kilimanjaro, le *C. afromontanum* (qui possède habituellement $2n = 36$), le nombre $2n = 48$, HEDBERG & HEDBERG (1977) se sont crus autorisés à admettre un nombre de base $x = 6$, ce qui nous paraît contestable—. A côté du *C. trichogynum*, nous ne connaissons que deux espèces de *Cerastium* d'Asie mineure qui offrent $n = 15$ et $2n = 30$. Ce sont *C. dominici* Favarger (FAVAR-



Figs. 1-3.—*Cerastium trichogynum*. Biokovo. 1-2, mitose dans une racine de plantule en germination; 3, n.° 94-430. Méiose de la microsporogénèse; métaphase I de profil.

GER, 1976) et *C. fragillimum* Boiss. (ÇELEBIOGLU & FAVARGER, 1986).

Avant d'examiner si ces trois espèces constituent un groupe naturel et quelles peuvent être leurs relations de parenté avec d'autres espèces du genre, il importe de dire quelques mots sur la classification du genre *Cerastium*. Ce dernier est incontestablement difficile à classer. Comme l'ont écrit HESS & al. (1967): "Die Gattung variiert nur in wenigen auffälligen Merkmalen; zudem sind wahrscheinlich Merkmalsintgressionen zwischen den Arten verbreitet. Die Arten sind deshalb sehr schwierig zu charakterisieren und zu Gruppen zusammenzuordnen" (c'est nous qui soulignons). Plus récemment, BECHI & al. (1992) se sont exprimés ainsi: "La tassonomia del genere *Cerastium* ... è molto complessa e variabile".

Ainsi s'explique que la classification de PAX & HOFFMANN (1934) repose presque exclusivement sur des divisions (sous-genres, sections, sous-sections), remontant au milieu du XIX^e siècle! Il s'agit d'une classification phénétique qui prenait en compte, il est vrai, un critère biologique: plantes annuelles, viva-

ces ou bisannuelles à brièvement vivaces (tableau 1).

Au XX^e siècle, les chercheurs de l'école de Graz: BUSCHMANN (1938), GARTNER (1938), LONSING (1939), MÖSCHL (1936, 1938) et SCHELLMANN (1936) ont rédigé la monographie de groupes particuliers comprenant les uns des espèces vivaces, d'autres des espèces annuelles ou d'autres enfin des espèces bisannuelles à brièvement vivaces, en s'inspirant de la méthode géographico-morphologique de WETTSTEIN (1898). Cela permit d'apporter une contribution importante à la connaissance des espèces, mais laissait en suspens les relations entre les groupes!

Seul, parmi ces auteurs, MÖSCHL (1936, 1938), se basant sur la corrélation qu'il avait observée entre la forme de la cellule terminale des poils glanduleux et le type de placenta—cette corrélation, qui, en général, est bien observée, souffre toutefois une exception dans le subsp. *palustre* de *C. ligusticum* dont le placenta est plus ou moins étoilé alors que *C. ligusticum* s.l. appartient aux *Clavatoglandulosa*—, a introduit un nouveau critère morphologique dont il pensait qu'il serait utile à une

TABLEAU 1

SOUS-DIVISIONS DU GENRE *CERASTIUM* SELON PAX & HOFFMANN (1934)
(Seules sont citées ici, à titre d'exemples, les espèces dont il a été question dans notre travail)

Subgenus	Sectio	Subsectio	Species
Dichodon	—	—	<i>C. cerastoides</i>
Cerastium	Cryptodon	—	<i>C. brachiatum</i> <i>C. comatum</i> <i>C. pelligerum</i> <i>C. scaposum</i>
		Strephodon	—
	Orthodon	Grandiflora	<i>C. grandiflorum</i>
		Perennia	<i>C. arvense</i> <i>C. tomentosum</i>
		Caespitosa	<i>C. caespitosum</i> <i>C. fontanum</i> <i>C. sylvaticum</i>
		Fugacia	<i>C. dichotomum</i> <i>C. glomeratum</i> <i>C. glutinosum</i> <i>C. pumilum</i>

classification plus naturelle du genre. En fait, il n'a utilisé ce nouveau critère que pour une partie des *Cerastium* annuels du sect. *Orthodon*, à savoir le ser. *Leiopetala* Fenzl qu'il divise en deux sous-séries (tableau 2): subser.

C. ligusticum et *C. trichogynum* représentent pour lui des types plutôt primitifs.

MÖSCHL (1938) admet, d'autre part, que les *Ciliatopetala* Fenzl seraient plus anciens que les *Leiopetala* (à pétales lisses). Mais son

TABLEAU 2

SOUS-DIVISIONS DU SUBSECTIO *FUGACIA* SELON MÖSCHL (1936, 1938)
ET MAIRE & QUÉZEL (1963)

(Seules sont citées ici, à titre d'exemples, les espèces dont il a été question dans notre travail)

Subsectio	Series	Subseries	Species
Fugacia	Ciliatopetala	—	<i>C. glomeratum</i>
	Leiopetala	<i>Clavatoglandulosa</i>	<i>C. gracile</i> <i>C. ligusticum</i> <i>C. trichogynum</i>
		<i>Ovoglandulosa</i>	<i>C. dichotomum</i> <i>C. dominici</i> <i>C. fragillimum</i> <i>C. ramosissimum</i>

Clavatoglandulosa Möschl et subser. *Ovoglandulosa* Möschl.

Mais ce qui nous paraît plus important est que Möschl, dans ses travaux ait introduit le point de vue phylogénétique. Il pense, en effet, que la forme ovoïde des cellules glanduleuses et la présence dans l'ovaire de longs funicules donnant un placenta radiaire (= strahlige Plazenta) ainsi qu'un nombre de 20 nervures dans le tiers inférieur de la paroi capsulaire, représentent des caractères évolués, tandis que des cellules glandulaires en massue (parfois sphériques), des funicules tous très courts (placenta bacilliforme = stabartige Plazenta) et un nombre de 10 nervures dans le tiers inférieur de la paroi capsulaire seraient des caractères primitifs. D'où découle que les *Ovoglandulosa* seraient plus évolués que les *Clavatoglandulosa*.

Möschl admet aussi que des bractées plus ou moins scarieuses (hochblattartig) et un remplacement plus ou moins total des poils tecteurs par des poils glanduleux, ainsi que la réduction des pétales et du nombre des étamines constituent chez les *Cerastium* annuels des caractères évolués. Des espèces annuelles macropétales et à androcée complet telles que

point de vue n'est pas partagé par Lonsing (1939) qui montre que dans les groupes étudiés par lui: ser. *Brachypetala* + ser. *Brachiata* —le groupe *Brachiata* est traité par Pax & Hoffmann dans une section à part du genre *Cerastium*: sect. *Cryptodon* Pax = *Cryptodontia* Nyman— + groupe du *C. glomeratum*, il serait tout-à-fait artificiel de séparer en deux séries les espèces à pétales ciliés de celles qui ont des pétales glabres. MÖSCHL (1938) est fort conscient que la division de la section *Orthodon* du genre en subsect. *Perennia* (vivaces) et subsect. *Fugacia* (annuels) est artificielle. Il s'exprime ainsi (*op. cit.*, p. 271) "Aus all dem ergibt sich, dass die einjährigen Cerastien wahrscheinlich keine Einheit darstellen, sondern sich von verschiedenen mehrjährigen Urformen ableiten". Il pense, en effet, que des espèces vivaces (appartenant sans doute à la flore arctotertiaire) ont donné naissance, en pénétrant dans la région méditerranéenne, à des taxons annuels mieux adaptés aux climats à étés secs, ce qui paraît fort vraisemblable.

Si GARTNER (1938) est d'accord avec Möschl pour juger artificielle la séparation des *Cerastium* en espèces annuelles et viva-

ces, il pense contrairement à cet auteur que dans le groupe étudié par lui (subsect. *Caespitosa* Pax & Hoffm.), les espèces annuelles sont plus anciennes que les vivaces. Il s'oppose d'autre part à Möschl en affirmant que les *Ovoglandulosa* sont plus anciennes que les *Clavatoglandulosa*, ce qu'il croit pouvoir démontrer par des considérations de géobotanique (étendue des aires etc.).

On voit par là que la classification générale du genre, malgré les progrès accomplis en particulier par les chercheurs de Graz, est encore aujourd'hui des plus incertaines —une nouvelle classification du genre, comprenant 2 sous-genres (*Dichodon* et *Orthodon*), 5 sections (*Trigyna*, *Anomala*, *Perennia*, *Caespitosa* et *Fugacia*) et 6 sous-sections a été proposée par JANCHEN (1956, avec le concours de Möschl). Mais celle-ci ne concerne que les espèces de la flore d'Autriche. Elle est exclusivement basée sur la morphologie et le caractère vivace ou annuel des plantes—. Qu'en est-il de la cytotaxonomie? Les recherches sur les chromosomes des *Cerastium*, initiées par BRETT (1955) et SÖLLNER (1954) —nous n'avons rappelé ici que les travaux synthétiques de ces deux auteurs. Les travaux antérieurs se trouvent dans la bibliographie des deux articles cités ici— ont été poursuivies par de nombreux auteurs qui ont publié principalement des comptages chromosomiques. Cependant, le nombre d'espèces étudiées à ce point de vue ne dépasse pas une centaine (FAVARGER, en préparation). Elles ont apporté beaucoup de données utiles, surtout au niveau spécifique et infraspécifique, et la possibilité, par exemple, de distinguer à coup sûr *C. glutin-*

nosum ($n = 36$) de *C. pumilum* ($n = 45-50$), *C. pumilum* de *C. fontanum* subsp. *vulgare* ($n = 72$) ou encore *C. gracile* ($n = 18$) de *C. ramosissimum* ($n = 36$).

Quant aux nombres de base $x = 19, 18$ (éventuellement 9), 17, 15 et 13, ils ne semblent pas être distribués au hasard mais devraient pouvoir contribuer à fonder des groupes naturels ou des séries phylogénétiques. Un fait apparaît d'emblée: plus un nombre de base s'éloigne du nombre le plus fréquent ($n = 18$) moins nombreuses sont les espèces qui le possèdent (tableau 3).

La proportion d'espèces vivaces est presque trois fois plus forte (60%) chez les *Cerastium* à $x = 18$ que chez ceux qui ont des nombres chromosomiques aberrants (22%). Si vraiment les espèces annuelles sont dérivées des vivaces, comme le pense MÖSCHL (1938), cela semblerait montrer que la déviation du nombre chromosomique par rapport à $x = 18$ est, elle aussi, un phénomène relativement récent (?).

La considération des nombres de base ouvre des perspectives intéressantes sur les affinités entre les groupes taxonomiques. Ainsi MÖSCHL (1943) observait une ressemblance générale entre le *C. perfoliatum* et le *C. dichotomum*. Le premier est classé dans le sect. *Strophodon* et le second (MAIRE & QUÉZEL, 1963) dans le sect. *Orthodon*, subsect. *Fugacia* ser. *Leiopetala* subser. *Ovoglandulosa* —cette espèce que BOISSIER (1867) place dans un groupe du sect. *Orthodon* caractérisé par les dents de la capsule à bords non recourbés, est considérée par GRAEBNER (1919) comme faisant le pont avec le sect. *Cryptodon*

TABLEAU 3

NOMBRE CHROMOSOMIQUE DE BASE ET FORME BIOLOGIQUE DES ESPÈCES DU GENRE *CERASTIUM*

Nombre chromosomique de base	Nombre d'espèces	Espèces vivaces	Espèces bisannuelles	Espèces annuelles	A biologie inconnue	Pourcent des annuelles
$x = 19$	15	7	—	8	—	53
$x = 18$	61	36	8	16	1	26
$x = 17$	12	—	6	5	1	42
$x = 15$	3	—	—	3	—	100
$x = 13$	2	—	—	2	—	100

Pax. MÖSCHL (1938) le place dans le ser. *Ciliatopetala* parce que ses étamines portent des cils à la base et bien que ses pétales soient glabres!

Nous avons dit plus haut que les nombres chromosomiques de base n'étaient pas distribués au hasard. Cela apparaît nettement avec le nombre $x = 17$. Dans ce groupe, on rencontre: 1, trois espèces du groupe *illyricum* (anciennement sect. *Cryptodon*); 2, deux taxons du grex *ligusticum*; 3, un groupe d'espèces centre-américaines étudié par BEAMAN & al. (1962). Celles-ci sont bisannuelles et selon les auteurs "form a rather closely allied group". Enfin, ce n'est probablement pas un hasard si le nombre de base $x = 19$ caractérise le sect. *Dichodon* (groupe du *C. cerastoides*), s'il est fréquent dans le sect. *Strephodon* et très rare dans le sect. *Orthodon*.

Mais revenons au cas des espèces de *Cerastium* à $x = 15$. Dans le tableau 4, nous avons reporté les caractères morphologiques les plus importants dans le genre, tels qu'ils se

présentent chez les 3 espèces à $x = 15$ et chez l'espèce qui ressemble le plus à *C. trichogynum*, à savoir *C. ligusticum*. Les quatre espèces ont une morphologie assez semblable: ce sont des *Cerastium* annuels de 8-30 cm de hauteur, à nombreux poils glanduleux, à bractées en général herbacées (sauf chez *C. trichogynum*), macropétales (mésopétales chez *C. fragillimum*), à pétales glabres et à 10 étamines.

Lorsqu'on veut aller plus loin, on se heurte à une difficulté: si l'on se base sur la morphologie, la coupure doit intervenir entre l'espèce 2 et l'espèce 3 puisque 1 et 2 ont les caractères des *Clavatoglandulosa* et 3 et 4 ceux des *Ovoglandulosa*; si l'on s'appuie sur le nombre chromosomique, la coupure se fera entre 1 et 2. Enfin, certains auteurs auront tendance à séparer l'espèce 2 de toutes les autres à cause de la pubescence de la plaque styloïde et de la base des styles qui est constante dans cette espèce. Sous ce rapport, *C. trichogynum* est actuellement unique dans le genre. MÖSCHL

TABLEAU 4

PRINCIPAUX CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES DES QUATRE TAXONS ANNUELS EN QUESTION

Espèce	1 <i>ligusticum</i> subsp. <i>ligusticum</i>	2 <i>trichogynum</i>	3 <i>dominici</i>	4 <i>fragillimum</i>
Caractère				
Hauteur de la plante	10-30 cm	5-20 cm	15-20 cm	(4)8-15(22) cm
Forme de la cellule terminale des poils glanduleux	en massue	en massue	ovoïde	ovoïde
Bractées	foliacées	scarieuses au bord et à la pointe	foliacées (glabres à la face supérieure)	foliacées
Pétales (glabres)	grands	grands	grands	moyens à petits
Anthères	0,7-1 mm	0,6-1 mm	ca 1 mm	0,2-0,3 mm
Ovaire	glabre	pubescent sur la plaque styloïde et à la base des styles	glabre	glabre
Placenta	bacilliforme	bacilliforme	radiaire	radiaire
Nervures au tiers inférieur de la capsule	10	10	20	20
Taille des graines	0,5-0,8 mm	0,4-0,6 mm	1,25 mm	0,9-1,1 mm
Nombre chromosomique de base	$x = 17$	$x = 15$	$x = 15$	$x = 15$

(1938) a supposé une parenté possible avec *C. grandiflorum* [qui croît aussi en Dalmatie mais représente une espèce vivace du sect. *Perennia* subsect. *tomentosa* –d’après la classification de JANCHEN (1956)], parce que cette dernière possède en général un ovaire pubescent. Mais cette pubescence chez *C. grandiflorum*, non seulement est différemment placée (n’occupant que les 2/3 inférieur de l’ovaire) mais elle consiste en poils tomenteux longs et enchevêtrés, comme ceux qu’on trouve sur la tige et les feuilles de cette espèce, et très différents de ceux du *C. trichogynum*. A notre avis, il s’agit là d’une convergence. Nous ne pensons pas que la pubescence de l’ovaire chez *C. grandiflorum* soit un caractère très important, car il peut faire défaut (f. *leiogynum* Correns) –d’après nos observations, le f. *leiogynum* est plus fréquent qu’on ne l’admet en général–. Si une seule mutation est responsable de ce caractère chez *C. grandiflorum*, cela pourrait être le cas aussi chez *C. trichogynum* bien que ladite mutation y paraisse très stable. De toute façon, il reste pour distinguer le *C. trichogynum* du *C. ligusticum* le nombre de chromosomes et les bractées primaires scarieuses et glabres à la face supérieure.

Pour un systématicien “classique”, que la coupure intervienne entre 2 et 3 ou bien entre

1 et 2 n’a pas grande importance, pourvu qu’on trouve des critères permettant de distinguer les 4 espèces dont nous parlons –à noter que jusqu’à nouvel avis, ces 4 espèces sont allopatriques–. L’évolutionniste, de son côté, se demandera s’il faut vraiment faire une coupure et si ces 4 espèces de *Cerastium* ne constituent pas un groupe par enchaînement, dans le sens d’EMBERGER (1960) ou, si l’on veut, une série phylogénétique.

Si, malgré l’opinion contraire de GARTNER (1938), les idées de MÖSCHL (1938) sont correctes, c’est à dire si les caractères propres aux *Ovoglandulosa* sont plus évolués que ceux des *Clavatoglandulosa*, ce que nous sommes portés à croire, nous aurions ici une série phylogénétique (fig. 4).

L’espèce la plus évoluée serait le *C. fragillimum* dans lequel la taille des pétales a commencé à régresser. MÖSCHL (1938) a montré que chez *C. ligusticum* déjà, la forme radiaire du placenta, caractéristique des *Ovoglandulosa*, était apparue dans le subsp. *palustre*, bien que l’espèce type fit partie des *Clavatoglandulosa*. Il ne serait donc nullement étonnant que le passage des *Clavatoglandulosa* aux *Ovoglandulosa* se soit produit d’une façon plus complète lors de l’évolution du *C. trichogynum* vers les 2 autres espèces à $x = 15$.

A notre avis, les termes *Clavatoglandulosa*

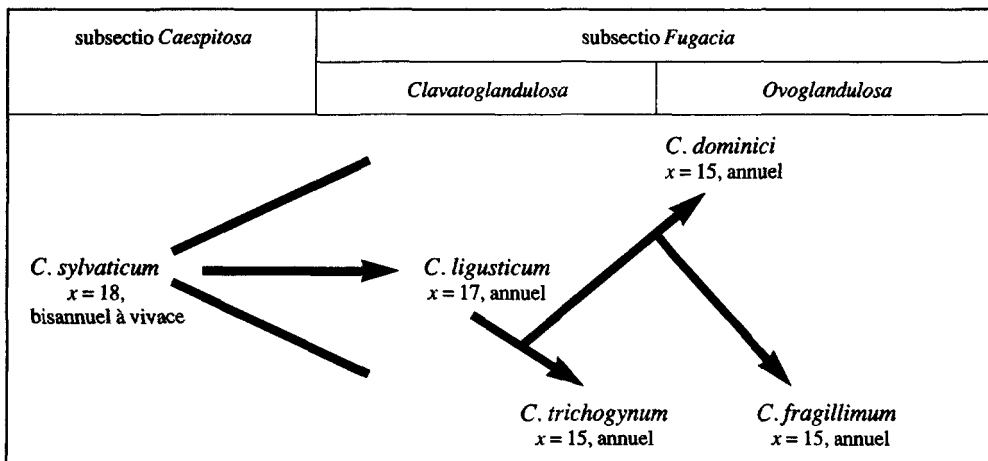


Fig. 4.—Série phylogénétique probable impliquant le *Cerastium trichogynum* et reliant le subsectio *Caespitosa* au subsectio *Fugacia* [inspirée des idées de MÖSCHL (1938), et des résultats caryologiques].

et *Ovoglandulosa* représentent des grades ou niveaux de l'évolution et non point des catégories de la taxonomie classique. Cela apparaît bien dans le cas du *C. gracile* Dufour et du *C. ramosissimum* Boiss. Le premier appartient d'après Möschl aux *Clavatoglandulosa* et le second aux *Ovoglandulosa*. Le passage de l'un à l'autre coïncide avec un changement du nombre chromosomique de $n = 18$ à $n = 27$ (FAVARGER, 1979) de sorte qu'on pourrait considérer cette série phylogénétique comme parallèle à celle qui est allée de *C. ligusticum* à *C. fragillimum*. Mais il nous semble qu'on pourrait aller encore plus loin. MÖSCHL (1938), conscient du caractère artificiel d'une classification des *Cerastium* du sect. *Orthodon* en *Perennia* et *Fugacia*, avait supposé que l'ancêtre du *C. trichogynum* était une espèce vivace. Son idée d'impliquer le *C. grandiflorum* dans cette genèse nous paraît très peu vraisemblable. A notre avis, le *C. trichogynum* dérive d'une espèce telle que *C. ligusticum*, mais ce dernier pourrait avoir eu un ancêtre vivace ou bisannuel à pérennant (subsect. *Caespitosa* Pax & Hoffm.). Or, nous avons eu l'attention attirée par une remarque de FRIEDRICH (1979: 903), qui, à propos de *C. ligusticum*, écrit: "aus der Verwandtschaft von *C. sylvaticum* Waldst. & Kit". Nous avons examiné alors le matériel d'herbier (NEU) que nous possédons de cette espèce et avons observé à côté de différences importantes: présence de stolons allongés à feuilles ovales à spatulées, feuilles caulinaires beaucoup plus grandes etc., une ressemblance indéniable avec notre matériel de *C. ligusticum*, tout particulièrement avec des plantes récoltées en Toscane à Il Ferratore par le Jardin botanique de Siena et cultivées au Jardin botanique de Neuchâtel 94-280 (figs. 5 et 6) — ces plantes avaient été cultivées pour vérifier une fois encore le nombre chromosomique du *C. ligusticum*. Celui-ci s'est révélé de $n = 17$ sans aucun doute possible.

Le *C. sylvaticum* a été décrit avec soin par GARTNER (1938) et par MÖSCHL (1973). Cette espèce du sect. *Caespitosa* appartient aux *Clavatoglandulosa*. Il pourrait être la souche de divers *Cerastium* annuels et cela d'autant plus que certains de ses caractères morpholo-



Fig. 5.—Habitus du *Cerastium sylvaticum*.

giques ne paraissent pas constants: ainsi les pétales peuvent être glabres ou ciliés [en Pologne, d'après ZAJAC (1975), ils sont ciliés]. D'autre part, le placenta est décrit par GARTNER (*op. cit.*) comme "bacillaris vel fere ramosa" et par MÖSCHL (*op. cit.*) "die obersten Funikel der Plazenta sind oft so lang oder länger als der Plazenta-Körper, so dass der Gesamt-Umriss der Plazenta traubig bis strahlig erscheint". Cette sorte d'ambivalence dans le cas des pétales et dans celui du placenta s'accorderaient bien avec le rôle ancestral de la lignée phylogénétique proposée ci-dessus.

Cette série implique deux dysploïdies avec modifications structurales des chromosomes, l'une à l'origine du *C. ligusticum* et l'autre à l'origine du *C. trichogynum*.

La tâche des évolutionnistes devrait être d'en découvrir d'autres dans le difficile genre *Cerastium*. Peut-être le phénomène évoqué plus haut s'est-il présenté aussi dans le ser. *Brachiata* Lonsing (ancien sect. *Cryptodon*



Fig. 6.—Habitus du *Cerastium ligusticum*.

Pax) et peut-être le *C. scaposum*, endémique de Crète à $n = 18$, a-t-il donné naissance aux espèces de ce groupe—il est difficile de se prononcer à ce sujet car le critère de Möschl s'applique mal. Ces plantes n'ont pas de poils glanduleux; quant au placenta, il est le plus souvent racémiforme (traubig)—qui ont $n = 17$ (*C. comatum*, *C. brachiatum* et *C. pelligerum*)? On pourrait souhaiter aussi que les chercheurs de l'avenir s'adressent aux techniques de séquençage de l'ADN pour résoudre certains des problèmes que nous avons posés.

En guise de conclusion, nous croyons pouvoir affirmer que MÖSCHL (1933), en séparant spécifiquement *C. trichogynum* de *C. ligusticum* avait vu juste. La différence du nombre chromosomique ($x = 17$; $x = 15$) entre ces 2 taxons justifie pour la première espèce le statut d'espèce que SELL & WHITEHEAD (1964) lui avaient enlevé. Il nous semble possible aussi, en s'appuyant sur la caryologie, de construire dans le genre des séries phylogénétiques permettant d'établir un lien de parenté entre des

groupes dont une partie au moins est jugée artificielle par les spécialistes du genre.

REMERCIEMENTS

Les auteurs se font un plaisir de remercier cordialement celles et ceux qui les ont aidés: les professeurs Marija Bedalov et Nedeljka Segulja (Zagreb), Mme. M.A. Marguerat et MM. G. Boss et E. Fortis.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEAMAN, J.H., D.C.D. DE JONG & W.P. STOUTAMIRE (1962). Chromosome studies in the alpine and subalpine florals of Mexico and Guatemala. *Amer. J. Bot.* 49: 41-50.
- BECHI, N., P. MICELI & F. GARBARU (1991). Indagini biosistematiche sulla flora apuana. III Contributo. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Pisa Mem.* 98: 171-237.
- BOISSIER, E. (1867). *Cerastium*. *Flora Orientalis* 1: 712-730. Basilea, Genève, Lyon.
- BRETT, O.E. (1955). Cyto-taxonomy of the genus *Cerastium*, I. *Cytology. New Phytol.* 54(2): 138-147.
- BUSCHMANN, A. (1938). Über einige ausdauernde *Cerastium* Arten aus der Verwandtschaft des *C. tomentosum* L. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 43: 118-143.
- ÇELEBIOĞLU, T. & C. FAVARGER (1986). Un groupe intéressant de *Cerastium* (Caryophyllaceae) de la flore turque. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich* 87: 66-78.
- EMBERGER, L. (1960). Les végétaux vasculaires. In: M. Chadeaud & L. Emberger (eds.), *Traité de botanique systématique* 2. Paris.
- FAVARGER, C. (1976). Un nouveau *Cerastium* de Turquie: *Cerastium dominici* spec. nov. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 99: 81-86.
- FAVARGER, C. (1979). Recherches cytotaxonomiques sur la flore orophile du Maroc. In: C. Favarger, N. Galland & P. Küpfer (eds.), *Naturalia Mospel.*, Sér. Bot. 29: 1-64.
- FRIEDRICH, H.C. (1979). *Cerastium*. In: G. Hegi (ed.), *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Ed. 2, 3(2): 902-941. München, Berlin, Hamburg.
- GARTNER, H. (1938). Zur systematischen Anordnung einiger Arten der Gattung *Cerastium* L. *Feddes Repert. Beih.* 113: 1-93.
- GRAEBNER, P. (1919). *Cerastium*. In: P. Ascherson & P. Graebner (eds.), *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora* 5: 685. Leipzig.
- HEDBERG, I. & O. HEDBERG (1977). Chromosome numbers of afroalpine and afroalpine Angiosperms. *Bot. Not.* 130: 1-24.
- HISS, H., E. LANDOLT & R. HIRZEL (1967). *Flora der Schweiz* 1: 807. Basilea, Stuttgart.
- JANCHEN, E. (1956). *Cerastium*. *Catalogus Florae Austriae* 1: 153-158. Wien.

- KRÄHENBÜHL, M. & P. KÜPPER (1992). Nombre chromosomique de base et position systématique du genre *Molopospermum* Koch au sein des Umbelliferae. *Bauhينيا* 10: 75-84.
- KROGULEVICH, R.E. (1971). The role of polyploidy in the genesis of the alpine flora of the Stanovoye Nagorye mountains. The ecology of the flora of the Trans-Baikal region. *Irkutsk*: 115-214 (en russe).
- KÜPPER, P. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.
- LONING, A. (1939). Über einjährige europäische *Cerastium* Arten aus der Verwandtschaft der Gruppen *Ciliatopetala* Fenzl und *Kryptodon* Pax. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 46: 139-165.
- MAIRE, R. & P. QUÉZEL (1963). *Flore de l'Afrique du Nord* 9: 1-300. Paris.
- MÖSCHL, W. (1933). Zwei neue *Cerastium*-Arten der Balkanhalbinsel. *Oesterr. Bot. Z.* 82(3): 226-234.
- MÖSCHL, W. (1936). Über einjährige europäische Arten der Gattung *Cerastium* (*Orthodon-Fugacia-Leiopetala*). *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 41: 153-163.
- MÖSCHL, W. (1938). Morphologie einjähriger europäischer Arten der Gattung *Cerastium* (*Orthodon-Fugacia-Leiopetala*). *Oesterr. Bot. Z.* 87(4): 249-272.
- MÖSCHL, W. (1943). Die Sippe *Cerastium ramosissimum* Boissier. *Wiener Bot. Z.* 92(4): 161-182.
- MÖSCHL, W. (1973). Über die *Cerastien* Österreichs. *Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark* 103: 141-169.
- PAX, F. & K. HOFFMANN (1934). *Caryophyllaceae*. In: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 16C: 275-364. Leipzig, Berlin.
- SHELLMANN, K. (1936). *Versuch einer systematischen Gliederung des eurasischen Cerastium arvense Linné s.l.*: 1-271. Thèse Université de Graz. Graz.
- SELL, P.D. & F.H. WHITEHEAD (1964). Notes on the annual species of *Cerastium* in Europe. In: V.H. Heywood (ed.), *Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Floram Europaeam spectantes*, 3. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 69: 14-24.
- SÖLLNER, R. (1954). Recherches cytotaxonomiques sur le genre *Cerastium*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 64: 221-354.
- TUTIN, T.G., V.H. HEYWOOD, N.A. BURGESS, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS & D.A. WEBB (eds.) (1964). *Flora Europaea*. Vol. 1. Cambridge.
- TUTIN, T.G., N.A. BURGESS, A.O. CHATER, J.R. EDMONDSON, V.H. HEYWOOD, D.M. MOORE, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS & D.A. WEBB (eds.) (1993). *Flora Europaea*, Ed. 2, Vol. 1. Cambridge University Press.
- WETTSTEIN, R.V. (1898). *Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik* 1-64. Jena.
- WYSE JACKSON, M.B. (1991). The taxonomy and biosystematics of *Cerastium fontanum* Baumgarten and allied species in Europe. *Ph. D. Thesis University of Dublin. Trinity College*: 1-262. Dublin.
- ZAJAC, A. (1975). The genus *Cerastium* L. in Poland. Section *Fugacia* and *Caespitosa*. *Monogr. Bot.* 47: 1-100.