

UN COMPLEXE POLYPLOÏDE MÉCONNU: *THLASPI PERFOLIATUM* L. AGG. (BRASSICACEAE)

Nicole GALLAND¹
Claude FAVARGER²

Les auteurs sont heureux de dédier ce travail à leur collègue et ami, P. Montserrat Recoder, dont ils ont toujours admiré la puissance de travail, les très vastes connaissances, l'enthousiasme et l'amabilité.

RESUMEN.—A partir de 33 recuentos cromosómicos nuevos de material europeo y norteafricano, los autores dan a conocer el complejo poliploide de *Thlaspi perfoliatum* L. agg. Se confirma igualmente la naturaleza diploide ($2n=14$) de la subsp. *tineoi*, así como la existencia de poblaciones diploides ($2n=14$) y hexaploides ($2n=42$) para la subsp. *perfoliatum*; por añadidura, esta última subespecie se mostró tetraploide ($2n=28$) en el SE de Francia. Se discute la correlación entre los niveles de ploidía, la morfología y la ecología, pero se destaca la necesidad de nuevos recuentos cromosómicos para precisar dichas tendencias.

SUMMARY.—The existence of a polyploid complex among *Thlaspi perfoliatum* L. agg. was established on a base of 33 new chromosome counts from Europe and North Africa. The diploid nature ($2n=14$) of the subsp. *tineoi* as well as the occurrence of diploid ($2n=14$) and hexaploid ($2n=42$) populations for the subsp. *perfoliatum* was confirmed; moreover this last subspecies was found to be tetraploid ($2n=28$) in S-E France. Correlations between polyploidy level and ecological or morphological patterns are presented but additional counts will be necessary to bring out precise trends.

INTRODUCTION

Jusqu'à la fin des années 1970-1980, on ne connaissait pour *Thlaspi perfoliatum* L. agg. qu'un nombre chromosomique hexaploïde, à savoir $2n=42$ ³. ARYAVAND (1978), le premier, a signalé l'existence en Iran d'un cytodème diploïde et son observation a été confirmée par MAASSOUMI (1980) pour une autre provenance iranienne. D'autre part, l'un

¹ Institut de Botanique systématique et de Géobotanique, Université de Laussane, 1015 LAUSANNE (Suisse).

² Instut de Botanique, Université de Neuchâtel, 2000 NEUCHÂTEL (Suisse).

³ Le nombre décaploïde: $2n=70$ compté par JARETZKY (1932), sans indication de provenance, est considéré par POLATSCHEK (1972) comme douteux pour cette espèce. En tout cas, il n'a pas été confirmé par les travaux plus récents.

des auteurs (N.G., in FAVARGER, GALLAND & KÜPFER, 1979) a compté $2n=14$ sur une plante marocaine appartenant au subsp. *tineoi* (Parl.) Maire.

POLATSCHEK (1983), qui semble ignorer le comptage d'ARYAVAND, ne croit pas à l'existence de races diploïdes dans cette espèce et considère comme erronées les numérations de GALLAND (*op. cit.*) et de MAASSOUMI (*op. cit.*). Il s'exprime ainsi (p. 173): "Hingegen sind die Angaben bei Favarger, Galland & Küpfer... mit $2n=14$ und bei Maassoumi... mit $n=7$ für *Thlaspi perfoliatum* mit Sicherheit Fehlbestimmungen"⁴.

Entre temps, GALLAND (à l'impression) a pu confirmer le nombre diploïde sur deux nouvelles populations marocaines du subsp. *tineoi* et FAVARGER (*in* GALLAND, à l'impression) a trouvé diploïde une plante du subsp. *perfoliatum* croissant à Neuchâtel (Suisse). Ces observations ont engagé les auteurs à étudier d'autres populations, d'abord des environs de Neuchâtel, puis de diverses régions d'Afrique du Nord, d'Europe centrale et occidentale, d'Italie et d'Espagne. Ce sont les résultats de ces études que nous publions ci-après.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Notre matériel a été obtenu en plus grande partie par voie d'échanges avec divers jardins botaniques procédant à des récoltes de graines dans la nature. Les graines ont été semées au Jardin botanique de Neuchâtel. D'autres plantes ont été fixées sur place par les auteurs (environs de Neuchâtel, Alpes françaises, Maroc). Enfin, le prof. Ph. Küpfer a bien voulu récolter pour nous du matériel vivant en Espagne et en Algérie.

Les boutons floraux ont été fixés au Carnoy modifié; les graines ont été mises à germer au laboratoire, en boîte de Petri, et les racines ont été fixées au Carnoy modifié après un prétraitement à l'oxyquinoléine ou au froid. Dans tous les cas, nous avons observé les chromosomes —qui sont très petits— par la méthode des squashes au carmin acétique. Tous nos comptages s'appuient sur des dessins à la chambre claire (fig. 1).

RÉSULTATS

Ils sont consignés au tableau I, dans lequel nous avons reporté également les comptages déjà publiés sur cette espèce par d'autres auteurs et par nous-mêmes.

DISCUSSION

Sur la base de 33 comptages nouveaux, nous sommes en mesure d'affirmer que *Thlaspi perfoliatum* L. agg. constitue en Eurasie et en Afrique du Nord un complexe polyploïde, au sens de STEBBINS (1971). Cette espèce comprend en effet des populations diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes.

Les populations diploïdes ne sont pas représentées uniquement par le subsp. *tineoi* de Sicile et d'Afrique du Nord, mais aussi par le subsp. *perfoliatum*, dont les cytotypes diploïdes ne se rencontrent pas seulement en Iran, mais en Allemagne de l'Est, en Belgique, en Suisse et dans le SE de la France. L'aire générale de ces derniers est disjointe, mais cela peut provenir du caractère encore très fragmentaire des prospections. Quant à l'aire du subsp. *tineoi*, elle montre le type de disjonction assez bien connu: Sicile-Afrique du Nord (cf. *Polycarpon polycarpoides*, etc.; GALLAND, à l'impression).

Nous soulignons le fait qu'au point de vue morphologique les cytotypes diploïdes de *Thlaspi perfoliatum* agg. appartiennent à deux ensembles différents. En effet, le

⁴ C'est nous qui soulignons!

subsp. *tineoi* se distingue nettement des diverses formes du subsp. *perfoliatum* (cf. MAIRE, 1967; GALLAND, à l'impression). Il est peut-être allopatrique avec les populations diploïdes de ce dernier, ce qu'il conviendra de vérifier.

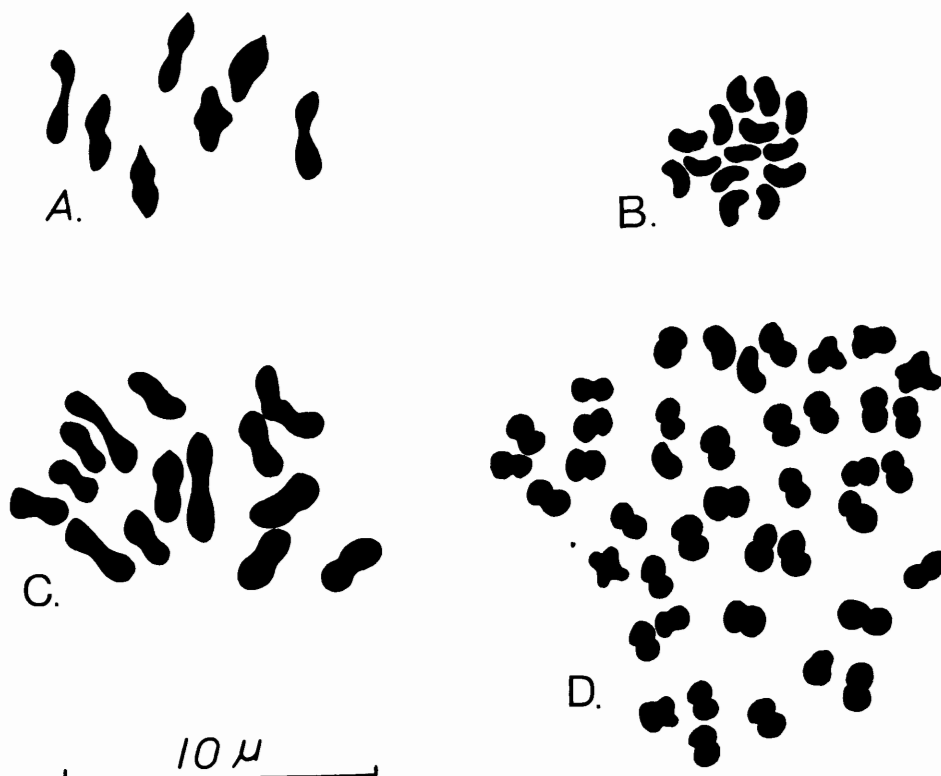


Fig. 1. *Thlaspi perfoliatum* L. subsp. *perfoliatum*.

- A. Diploïde, N.° 85-190 (DDR, Jena)
Meiose dans l'anthere, Métaphase I, $n = 7$
- B. Diploïde, N.° 619 (FRANCE, Col de la Croix Haute)
Mitose ovarienne, $2n = 14$
- C. Tétraploïde, N.° 620 (FRANCE, Col de la Croix Haute)
Meiose dans l'ovaire, Métaphase I, $n = 14$
- D. Hexaploïde, N.° 618 (ESPAGNE, Sierra de Cazorla)
Mitose de racine, $2n = 42$

Tableau I.

Pays et localité	N.º de l'échantillon	Auteurs et références ⁶
<i>DIPLOIDES (n=7 ou 2n=14)-subsp. tineoi</i>		
MAROC, Moyen-Atlas, Bou Iblane, versant N, 2.100 m	77-282	Favarger & al. (1979)
MAROC, Moyen-Atlas, Bou Iblane, versant N, 2.300 m	80-108	Galland (à l'impression)
MAROC, Moyen-Atlas, Jb. Tazzeca, versant N, 1.800 m	608	
MAROC, Haut-Atlas oriental, Jb. Ayachi, versant N, 2.450 m	80-94	Galland (à l'impression)
MAROC, Haut-Atlas occidental, Seksaouas, Planteau du tichka, près des sources du N'Fiss, 2.680 m	609	
ALGÉRIE, W. de Bouira, Djurdjura, Lalla Khedidja, 2.250 m		Küpfer, inéd.
ALGÉRIE, W. de Batnu, Jb. Cheliah, 2.100 m		Küpfer, inéd.
ALGÉRIE, Limite des W. de Bejaïa et Sétif, Jb. Babor, 1.830 m		Küpfer, inéd.
<i>DIPLOIDES (n=7 ou 2n=14)-subsp. perfoliatum</i>		
Iran, Mazandran, Caspienne, 30 m		Aryavand (1978)
Iran, Gorgan, 1.300-1.500 m		Massoumi (1980)
DDR, Jena (JB Halle)	85-190	
DDR, Hildburghausen, Thüringer Wald (JB Halle)	85-194	
DDR, Kahla, Thüringen (JB Halle)	85-192	
DDR, Freuburg, Unstrut (JB Halles)	85-188	
BELGIQUE, Prov. de Namur, Houx	85-724	
SUISSE, Ct. de Neuchâtel, Neuchâtel, Chantemerle, 520 m	650	
SUISSE, Ct. de Neuchâtel, Neuchâtel, Ciblenes, 550 m	651	
SUISSE, Ct. de Neuchâtel, Neuchâtel, Orés, 560 m	652	
FRANCE, Isère, Col de la Croix Haute, pente SE, 1.190 m	619	
<i>TETRAPLOIDES (n=14 ou 2n=28)-subsp. perfoliatum</i>		
USA, Rockingham Co, 1/2 mi N of Bridegewater		Hill (1982)
FRANCE, Isère, Col de la Croix Haute, pente SE, 1.210 m	620	
<i>HEXAPLOIDES (n=21 ou 2n=42)-subsp. perfoliatum</i>		
AFGHANISTAN, Prov. de Takhar, 1.250 m		Podlech & Dieterle (1969)
IRAN, Environs de Téhéran, 1.520 m		Aryavand (1978)
IRAN, Téhéran, 1.900-2.500 m		Maassoumi (1980)
URSS, Crimée (JB Yalta)	622	
URSS, Slovensky Koy, Regio Pannonian (JB Kosice)	87-570	
URSS, Prov. Tadzjikistan, Dushanbe		Polatschek (1983)
TURQUIE, Thrakien, SE Dereköy		Polatschek (1972)
GRÈCE, Mt. Olumpe, SE Kokkinoplos, Ins. Kephallinia, am Giupari		Strid & Franzen (1981)
GRÈCE, NE Aenos Oros, 900-1.125 m		Polatschek (1983)
GRÈCE, Péloponèse, Prov. Achaia, zwischen Mon. Nikolao Vilasiy und Kallifoni, 1.100-1300 m		Polatschek (1983)
GRÈCE, Sterea Ellas, Mt. Iti, 1.800 m (1983)		Franzen & Gustavson
BULGARIE, Ljulin Mtn.		Ancev (1978)
HONGRIE, Győr, 120 m (JB Bâle)	84-610	
TCHÉCOSLOVAQUIE, Slovaquie		Majovsky & al (1974)
AUTRICHE, Vienne, an einer steilen Lössböschung, env. 250 m		Polatschek (1966)
DENEMARK, Tisso (JB Copenhague)	87-562	
SUISSE, Ct. de Neuchâtel, Neuchâtel, Bellevaux, 500 m		
SUISSE, Ct. de Neuchâtel, Chambrelin, 685 m		
ITALIE, Abruzzes, Aquila (JB Aquila)		Galland (à l'impression)
FRANCE, Ardennes, Vouziers (JB Liège)	87-569	
FRANCE, Aude, Montagne de Touch (JB Liège)	87-565	
FRANCE, Aude, Brousses-et-Villaret (JB Liège)	87-564	
FRANCE, Vendée, région littorale (JB Nantes)	87-574	
FRANCE, Aveyron, Creissels (JB Liège)	87-566	
FRANCE, Bourgogne, Messingny (JB Dijon)	85-176	
FRANCE, Vaucluse, Lubéron, Fort de Buoux, 750 m	606	
FRANCE, Vaucluse, Lubéron, crête sommitale, 925 m	605	
ESPAGNE, Prov. Cordoba, Nueva Carteya (JB Cordoba)	87-571	
ESPAGNE, Prov. Albacete, Nacimiento del Mundo (legit P. Küpfer)	617	
ESPAGNE, Prov. Jaen, S. de Cazorla, Los Arenales (leg. P.K.)	618	
ALGÉRIE, W. de Ech Cheliff, NE Theniet-ElHad (leg. P.K.)	616	

⁶ S'il s'agit d'un travail antérieur au présent article.

Quoiqu'il en soit, l'espèce collective *T. perfoliatum* représente un complexe polyploïde "stebbinsien" (selon la terminologie de FAVARGER, 1984), puisqu'il comprend au moins deux races diploïdes différentes dont on peut supposer qu'elles ont produit par croisement une partie au moins des polyploïdes différentes dont on peut supposer qu'elles ont produit par croisement une partie au moins des polyploïdes correspondants.

Le cytotype tétraploïde ($2n=28$) n'a été dépisté jusqu'ici qu'au Col de la Croix Haute, en France, mais il est peut-être plus répandu, comme le donne à penser le fait que la seule population dont le nombre chromosomique ait été compté aux États-Unis est précisément tétraploïde (HILL, 1982)⁵.

Quant au cytotype hexaploïde, il est répandu dans toute l'aire de l'espèce: de l'Iran à l'Algérie et à l'Espagne, comme le montrent en particulier les études de POLATSCHEK (1966, 1972, 1983) et le présent travail.

Dans plusieurs secteurs de leur aire, apparemment disjointe, les populations diploïdes du subsp. *perfoliatum* sont sympatriques avec des races polyploïdes: avec l'hexaploïde, dans le N de l'Iran et à Neuchâtel; avec le tétraploïde, dans le SE de la France. Mais le sympatrisme géographique (du moins lorsqu'on cartographie à petite échelle) peut se combiner avec une séparation écologique.

Nos observations sur des populations de Neuchâtel plaident en faveur de cette hypothèse. Sur la colline du Mail (à ca. 500 m d'altitude), une population diploïde croît à environ 100 m d'une population hexaploïde. La première végète en lisière d'une chênaie buissonnante à *Acer opalus*, dans un groupement qu'on peut rattacher —malgré qu'il soit quelque peu dégradé— au *Geranium sanguinei* (GALLANDAT, 1972). Il s'agit d'un groupement ouvert sur sol calcaire très superficiel. La population hexaploïde vit dans une prairie de fauche qui se rattache au *Mesobromion*, où le sol est plus profond et la concurrence beaucoup plus forte. Il serait intéressant de voir dans quelle mesure cette observation peut être généralisée.

D'après ZOLLER (1954), dans le Jura suisse, le *T. perfoliatum* possède un habitat primaire sur les pentes abruptes des terrasses de rivières, dans les stades initiaux à *Sedum* et *Teucrium botrys* de la colonisation, et des habitats secondaires, dans le *Cerastieto-Xerobrometum* et le *Salvieta-Mesobrometum*; il est alors fortement hémérophile: rudéral et ségétal. C'est aussi l'avis du prof. J.-L. Richard (comm. orale), si l'on remplace les terrasses de rivières par les dalles calcaires comme habitat primaire dans le canton de Neuchâtel.

Au Maroc, selon MAIRE (1967), il y aurait sympatrisme aussi entre le *T. perfoliatum* subsp. *perfoliatum* (hexaploïde?) et le subsp. *tineoi* (diploïde). Nous ne les avons jamais vus ensemble, mais nos récoltes se sont limitées aux régions de montagne. En Algérie, d'après les récoltes et observations de Ph. Kùpfer (comm. orale), les deux sous-espèces sont sympatriques géographiquement. Jusqu'à présent, le seul caryotype du subsp. *perfoliatum* que nous avons pu étudier est l'hexaploïde, alors que le subsp. *tineoi* est diploïde, comme au Maroc. Il semble d'autre part que ce dernier croisse à une altitude généralement plus élevée et occupe des milieux moins perturbés que le subsp. *perfoliatum*.

Enfin, il convient de se demander si les trois cytotypes du subsp. *perfoliatum* correspondent morphologiquement aux "petites espèces" décrites par JORDAN (1852, 1864), dont les plus importantes, *T. erraticum* et *T. improprium*, sont retenues au rang de variété par MARKGRAF (1958). Nous avons comparé nos témoins avec des plantes des herbiers de G, LAU et NEU déterminées *Thlaspi erraticum* et *Thlaspi improprium* et avons effectué un certain nombre de mesures sur la taille et la ramification des plantes, sur la dimension des feuilles (rapport longueur/largeur) et celle de la silicule (rapport longueur/largeur). Dans l'état actuel de nos recherches, aucun de ces caractères ne se

⁵ D'après MEUSEL & al. (1965), *Thlaspi perfoliatum* est un néosynanthrope en Amérique du Nord.

montre vraiment discriminant, et il y a toujours un certain degré de recouvrement entre la morphologie de ces deux taxons, ainsi que dans celle des divers cytotypes. HESS & *al.* (1970) constatent de leur côté que les caractères retenus par Jordan pour séparer le *T. erraticum* du *improperum* ne sont pas corrélés entre eux de façon précise.

Certes, on a l'impression que les plantes diploïdes se rapprochent du *T. erraticum* (couleur vert-clair de la plante, faible ramification, feuilles peu ou pas dentées, à extrémité obtuse, silicules un peu plus longues que larges) et que les individus hexaploïdes correspondent plus ou moins au *T. improperum* (plante en général ramifiée, glauque, à feuilles souvent dentées et moins obtuses, silicules un peu plus larges). Mais dans l'état actuel de nos recherches —qui seront poursuivies et étendues— il nous paraîtrait *prématuré et pour le moins fâcheux* de procéder à une assimilation hâtive des cytotypes avec l'une ou l'autre des races jordaniennes et de proposer une révision taxonomique en ce sens.

CONCLUSION

Si l'existence d'un complexe polyploïde est maintenant clairement démontrée chez *Thlaspi perfoliatum* agg., il s'agira par la suite de mieux documenter la distribution et l'importance relative de chaque cytotype. Il sera intéressant en particulier de chercher à connaître l'influence respective des deux cytotypes diploïdes (se rapportant aux subsp. *perfoliatum* et *tineoi*) dans l'évolution du complexe. Les régions où les deux taxons coexistent, Sicile et Afrique du Nord, sont susceptibles d'apporter d'intéressantes données à ce sujet. L'étude plus détaillée des *T. perfoliatum* espagnols pourrait offrir, elle aussi, un grand intérêt, car on ignore encore le nombre chromosomique du *T. granatense* Boiss. et Reuter, dont l'allure générale se rapproche fortement de celle du subsp. *tineoi*, à tel point que MEYER (1979) semble mettre ces deux taxons en synonymie puisqu'il indique comme distribution pour *T. granatense* (p. 149): la Sicile, l'Algérie, le Maroc et le Sud-Est de l'Espagne.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre vive gratitude au professeur Ph. Küpfer, qui nous a procuré matériel et comptages d'Algérie et d'Espagne; aux directeurs et conservateurs des Herbiers de Genève et Lausanne; ainsi qu'au Dr. J.-D. Gallandat et au professeur J.-L. Richard, pour leurs informations d'ordre phyto-écologique.

BIBLIOGRAPHIE

- ANCEV, M.E. (1979). In IOPB Chromosome number reports LXII. *Taxon*, 27: 519-535.
- ARYAVAND, A. (1978). Contribution à l'étude des Crucifères de l'Iran II. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, 101: 95-106.
- FAVARGER, C. (1984). *Cytogeography and biosystematics*. In Plant Biosystematics, W.F. GRANT ed. Academic Press, Canada.
- FAVARGER, C.; GALLAND, N. & KÜPFER, Ph. (1979) (parution 1980). Recherches cytotoxonomiques sur la flore orophile du Maroc. *Naturalia Monspel.*, Ser. Bot, 29: 1-64.
- FRANZEN, R. & GUSTAVSON, L.A. (1983). Chromosome numbers in flowering plants from the high mountains of Sterea Ellas, Greece. *Willdenowia*, 13: 101-106.

- GALLAND, N. (à l'impression). *Recherches sur l'origine de la flore orophile du Maroc - Étude caryologique et cytogéographique.*
- GALLANDAT, J.D. (1972). Étude de la végétation des lisières de la Chênaie buissonnante dans trois localités du pied du Jura suisse. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, 95: 97-111.
- HESS, H.E.; LANDOLT, E. & HIRZEL, R. (1970). *Flora der Schweiz*, vol. 2. Basel.
- HILL, L.M. (1982). In IOPB Chromosome number reports LXXIV. *Taxon*, 31: 119-128.
- JARETZKY, R. (1932). Beziehung zwischen Chromosomenzahl und Systematik bei den Cruciferen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 76: 484-527.
- JORDAN, A. (1852). *Pugillus Plantarum Novarum.*
- JORDAN, A. (1864). *Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues.*
- MAASSOUMI, A. (1980). *Crucifères de la flore d'Iran, étude caryo-systématique.* Thèse, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg.
- MAIRE, R. (1967). *Flore de l'Afrique du Nord.* Vol. XIII. Ed. Lechevalier, Paris.
- MAJOVSKY, J. & al. (1974). Index of chromosome numbers of Slovakian Flora (Part 4). *Acta Fac. Rerum. Nat. Univ. Comeniana, Bot.*, 23: 1-23.
- MARKGRAF, F. (1958). In G. HEGI, *Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band IV/1. Teil.* Carl Hauser Verlag, München.
- MEUSEL, H.; JÄGER, E. & WEINERT, E. (1965). *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäische Flora.* 2 vol. Jena.
- MEYER, F.K. (1979). Kritische Revision der "Thlaspi"-Arten Europas, Afrikas und Vorderasiens. I. Geschichte, Morphologie und Chorologie. *Feddes Repert.*, 90: 129-154.
- PODLECH, D. & DIETERLE, A. (1969). Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. *Candollea*, 24: 185-243.
- POLATSCHKEK, A. (1966). Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer I-III. *Oesterr. Bot. Z.*, 113: 1-46, 101-147.
- POLATWCHEK, A. (1972). Beitrag zur Cytotaxonomie der Gattung *Thlaspi*. *Oesterr. Bot. Z.*, 121: 201-206.
- POLATSCHKEK, A. (1983). Chromosomenzahlen und Hinweise auf Systematik und Verbreitung von *Brassicaceae* Arten aus Europa, Nordafrika, Asien und Australien. *Phyton (Horn.)*, 23: 127-139.
- STEBBINS, G.L. (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants.* E. Arnold, London.
- STRID, A & FRANZEN, R. (1981). In IOPB Chromosome number reports LXXIII. *Taxon*, 30: 829-861.
- ZOLLER, H. (1954). Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. *Veröff. des Geobot. Inst. Rübel, Zürich*, Heft 28: 1-283.