©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 24	Fasc. 2	173—191	30. 9. 1984

Laboratoire de Taxinomie et Cytogénétique Végétales, Marseille

Caryologie des *Campanula* subsect. *Heterophylla* (Wit.) Fed.: Nouvelles Numérations Chromosomiques dans les Pyrénées

Par

Alain Geslot *)

Avec 2 Cartes

Reçu le 29 Mars 1983

Key words: *Campanulaceae*, *Campanula* subsect. *Heterophylla*. — Cytotaxonomy, karyology, karyosystematics, polyploidy. — Flora of SW Europe

Summary

Geslot A. 1984. Karyology of *Campanula* subsect. *Heterophylla* (Wit.) Fed.: new chromosome counts from the Pyrenees. — Phyton (Austria) 24 (2): 173—191, 2 figures. — French with English and German summaries.

A cytotaxonomical study of the subsection *Heterophylla* (Wit.) Fed. of the genus *Campanula* in the Pyrenees has been made. It is based upon the survey of 210 natural populations (350 samples). The following chromosome numbers are confirmed. — n = 17, 2n = 34: *C. serrata* subsp. *recta* (Dul.) Podl., *C. precatoria* Timb.-Lagr., *C. ruscinonensis* Timb.-Lagr., *C. hispanica* Willk., *C. cochleariifolia* Lam., *C. jaubertiana* Timb.-Lagr. — n = 34, 2n = 68: *C. scheuchzeri* Vill., *C. rotundifolia* L. — n = 51, 2n = 102: *C. rotundifolia* L., *C. ficarioides* Timb.-Lagr. The hexaploid cytotype of *C. rotundifolia* occur in a great part of the central and the occidental Pyrenees: two maps state the distribution of his tetraploid and hexaploid cytotypes precisely. A few samples of *C. serrata* subsp *recta* var. *major* are tetraploids: their origine is discussed. Neither natural anorthoploids nor aneuploids have been found. B-chromosomes are present in all taxa. They don't seem to have any taxonomical significance. Finally, the problem of the biogeographical significance of the species is mentioned.

---

*) Alain Geslot, Laboratoire de Taxinomie et Cytogénétique Végétales Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, rue Henri Poincaré, 13397 Marseille Cedex 13 — France.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung

GESLOT A. 1984. Karyologie von *Campanula* subsect. *Heterophylla* (WIT.) FED.: Neue Chromosomenzählungen aus den Pyrenäen. — Phyton (Austria) 24 (2): 173—191, 2 Abbildungen. — Französisch mit deutscher und englischer Zusammenfassung.

Eine zytotaxonomische Untersuchung aller pyrenäischen Glockenblumen der Subsection *Heterophylla* (WIT.) FED. ist an 210 Populationen (und insgesamt 350 Proben) durchgeführt worden. Folgende Chromosomenzahlen werden bestätigt. — n = 17, 2n = 34: *C. serrata* subsp. *recta* (DUL.) PODL., *C. precatoria* TIMB.-LAGR., *C. ruscinonensis* TIMB.-LAGR., *C. hispanica* WILLK., *C. cochleariifolia* LAM., *C. jaubertiana* TIMB.-LAGR. — n = 34, 2n = 68: *C. scheuchzeri* VILL., *C. rotundifolia* L. — n = 51, 2n = 102: *C. rotundifolia* L., *C. ficarioides* TIMB.-LAGR. *C. rotundifolia* ist in einem großen Teil der Zentral- und Westpyrenäen hexaploid, im übrigen tetraploid; zwei Karten zeigen die Verbreitung beider Zytotypen in den Pyrenäen. Von *C. serrata* subsp. *recta* var. *major* wurden einige tetraploide Individuen nachgewiesen und ihre Entstehung diskutiert. Natürliche Anorthoploide oder Aneuploide sind nicht aufgefunden worden. B-Chromosomen trifft man bei allen Taxa; sie haben anscheinend keine taxonomische Bedeutung. Schließlich wird die Frage der biogeographischen Bedeutung der Arten erwähnt.

Résumé

GESLOT A. 1984. Caryologie des *Campanula* subsect. *Heterophylla* (WIT.) FED.: nouvelles numérations chromosomiques dans les Pyrénées. — Phyton (Austria) 24 (2): 173—191, 2 figures. — En Français avec des résumés en Anglais et Allemand.

Une étude cytotaxonomique de toutes les campanules pyrénéennes de la sous-section *Heterophylla* (WIT.) FED. a été effectuée sur 210 populations naturelles (d'après 350 échantillonages). Les nombres chromosomiques suivants sont confirmés — n = 17, 2n = 34: *C. serrata* subsp. *recta* (DUL.) PODL., *C. precatoria* TIMB.-LAGR., *C. ruscinonensis* TIMB.-LAGR., *C. hispanica* WILLK., *C. cochleariifolia* LAM., *C. jaubertiana* TIMB.-LAGR. — n = 34, 2n = 68: *C. scheuchzeri* VILL., *C. rotundifolia* L. — n = 51, 2n = 102: *C. rotundifolia* L., *C. ficarioides* TIMB.-LAGR. *C. rotundifolia* est hexaploïde dans une grande partie des Pyrénées centrales et occidentales, tétraploïde ailleurs: deux cartes précisent la répartition des deux cytotypes. Quelques individus tétraploïdes de *C. serrata* subsp. *recta* var. *major* sont signalés; leur origine est discutée. Aucun anorthoploïde, ni aneuploïde naturels n'a été décelé. Des chromosomes B se rencontrent chez tous les taxons, ils ne semblent pas avoir de signification taxonomique. En conclusion, le problème de la signification biogéographique des espèces est évoqué.

Introduction

Après les premiers travaux de BÖCHER 1936, 1960, les campanules de la sous-section *Heterophylla* (WIT.) FED. (cf. Podlech 1965 et Kovanda 1976), furent encore examinées, du point de vue caryologique notamment,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 1

Bilan des numérations chromosomiques antérieures de campanules pyrénéennes à feuilles hétéromorphes, auteurs, identification et origine du matériel examiné

Taxons	2n	Auteurs	Origine
C. serrata (KIT. ap SCHULT.) HENDR. subsp. *recta* (DUL.) PODL.	34	HUBAC 1964, 1975	France (Hautes-Pyrénées: Orédon, lac et pic de Barroude) sub *C. ficarioides* TIMB.-LAGR. et *C. lanceolata* LAP.
	34	GESLOT 1971, 1973	France (Pyrénées-Orientales, Haute-Garonne, Hautes-Pyrénées) sub *C. recta* DUL.
C. precatoria TIMB.-LAGR.	34	PODLECH 1962	Andorre (Ordino) sub *C. loretiana* WIT.
	34	GESLOT 1971, 1973	France (Ariège: col des Pailhères; Hautes-Pyrénées: La Mongie).
	34	KÜPFER 1971	France (Ariège: Llaurenti) sub *C. lanceolata* LAP.
C. hispanica WILLK.	34	GESLOT 1971, 1973	Espagne (provinces de Barcelona, Gerona, Huesca, Lérida). France (Pyrénées-Orientales, Hautes-Pyrénées)
C. ruscinonensis TIMB.-LAGR.	34	PODLECH & DAMBOLDT 1964	France (Pyrénées-Orientales: col de la Descargues)
	34	GESLOT, 1971, 1973	France (Pyrénées-Orientales: Sahorre, Mines de Batère, Collioure).
C. cochleariifolia LAM.	34	GESLOT 1971, 1973	France (Hautes-Pyrénées)
C. scheuchzeri VILL.	68 102	GESLOT 1971, 1973	France (Haute-Garonne, Hautes-Pyrénées, Pyrénées-Atlantiques, Pyrénées-Orientales)
C. rotundifolia L.	68	BÖCHER 1960	France (Hautes-Pyrénées: Gavarnie)
	68 102	GESLOT 1971, 1973	France (Pyrénées-Orientales, Ariège, Haute-Garonne, Hautes-Pyrénées). Espagne (province de Lérida)
C. ficarioides TIMB.-LAGR.	102	PODLECH & DAMBOLDT 1964	Andorre (Port d'Envalira), France (Pyrénées-Orientales: col de Puymorens) pro parte sub *C. ficarioides* subsp. *gautieri* JEANB. & TIMB.-LAGR.
	102	GESLOT 1971, 1973	France (Ariège). Andorre (Envalira).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

par HUBAC 1962, 1964, 1975, PODLECH 1962, GADELLA 1964, BIELAWSKA 1964, 1968, CONTANDRIOPOULOS 1964, 1966 et KOVANDA 1966 a et b, 1970. A la lecture des travaux de ces auteurs, il est aisé de constater que les campanules pyrénéennes à feuilles hétéromorphes n'avaient que peu (tableau 1) fait l'objet de numérations chromosomiques avant les premières publications afférentes au présent travail (GESLOT 1971, 1973).

Matériel et Méthodes

Le matériel floral destiné à cette étude caryologique a toujours concerné des populations entières, non des individus isolés. Il a été prélevé, pour la majeure partie, sur des plantes in situ, lors de missions effectuées à cet effet, dans les Pyrénées françaises, andorranes et espagnoles de 1967 à 1977. Cependant, lorsque les plantes ne présentaient pas le stade de développement recherché (cf. infra), une dizaine de pieds par population étaient alors recueillis avec leurs mottes, transportés à Marseille et transplantés en serre froide où les fixations pouvaient alors être pratiquées au moment opportun.

Bien entendu, un ou plusieurs échantillons témoins correspondant à chaque fixation ont toujours été corrélativment conservés en herbier (MARS., Herb. A. GESLOT).

La liste détaillée du matériel fixé, sa dénomination et sa provenance figurent au tableau 2.

Deux mélanges fixateurs, préparés extemporanément, ont été utilisés: l' alcool acétique 3: 1 et, plus rarement, le liquide de CARNOY II (1886).

La nature et l'importante quantité du matériel floral à traiter imposaient que soit recherché un moyen de prélever directement sur le terrain un maximum de boutons floraux présentant des C. M. P. en division. A cet effet, plusieurs séries d'observations ont été faites dès 1972. A terme, elles ont permis de préciser d'une part, la taille des boutons floraux dans lesquels se déroule la microsporogenèse: ceux-ci doivent mesurer environ 3 mm de la base de l'ovaire au sommet de la corolle encore close. Cette dimension, à peu près constante chez les diploïdes, peut-être légèrement supérieure aux plus hautes valences chromosomiques. Ces boutons doivent, d'autre part, être fixés de préférence le matin, deux à trois heures après le lever du soleil, en exposition est ou sud-est, la deuxième quinzaine de Juillet dans les Pyrénées orientales, deux semaines plus tard pour le reste de la chaîne.

De préférence à la coloration en masse des boutons floraux, la technique suivante a été utilisée: sur un bouton de taille présumée idoine, une étamine est soigneusement prélevée puis lavée à l'alcool absolu afin d'éliminer toute trace de fixateur et enfin déposée dans une goutte de carmin acétique contenant des traces d'acétate ferrique. Une série de légères pressions sur les sacs polliniques exercées à l'aide d'une aiguille spatulée légèrement coudée permet alors de faire sortir les C. M. P. dans le milieu de montage où elles se colorent rapidement. Avec un peu d'habitude, il est alors possible de distinguer, au grossissement 50 de la loupe binoculaire, si les cellules mères présentent ou non des stades méiotiques intéressants (métaphase I et II, en particulier). Le poids de la lamelle suffit à réaliser un bon étalement des chromosomes sans pour cela perturber leur agencement spatial. Si besoin est, la coloration est renforcée par un bref passage sur platine chauffante.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Cette méthode, d'une grande rapidité, nécessite très peu de matériel et de colorant; elle permet, en outre, de préserver 4 étamines qui pourront être utilisées par la suite, le cas échéant.

Pour l'examen des mitoses d'extrémités radiculaires, des squashes classiques au carmin ou à l'orceïne acétique ont été effectués.

Résultats et Discussion

La liste des numérations effectuées sur les 9 taxons pyrénéens, constitue le tableau 2.

Sur le plan de la caryosystématique, on remarque tout d'abord que le nombre de base des campanules à feuilles hétéromorphes, x = 17, est confirmé. Ce résultat est en parfait accord avec ceux de la majorité des travaux effectués, à ce jour, sur ce groupe d'espèces. Assez curieusement cependant, Shetler 1963, lors d'une revue des campanules nord-américaines du groupe *rotundifolia*, indique non seulement x = 17 et 34 mais aussi x = 28 (!).

L'origine de ce nombre de base x = 17 a été et est toujours discutée. Il paraît très probable que ce soit un nombre de base secondaire. Darlington & Moffett 1930, Stebbins 1950, Tischler 1950, Larsen 1954, Fernandes 1962, Gadella 1964, Contandriopoulos 1964 et enfin Kovandà 1970, en ont longuement débattu. Les conclusions de Kovanda seront surtout ici retenues. Elles évoquent l'éventualité que les campanules actuelles à x = 17 — qui sont morphologiquement très hétérogènes — n'aient pas toutes les mêmes ancètres à x = 8 et à x = 9 chromosomes.

Quoiqu'il en soit, la création puis la culture d'individus haploïdes, et plus précisément monoploïdes, maintenant possible à mettre en oeuvre, devrait apporter d'utiles informations en permettant l'observation directe d'une garniture qui, ici, pourrait correspondre à celle d'un polyhaploïde à x = 8 + 9 chromosomes.

L'existence de trois cytotypes à 2x, 4x et 6x est également confirmée. Le fait n'est pas nouveau mais leur coexistence dans des proportions sensiblement équivalentes, dans des populations d'un même massif, est particulièrement remarquable: nulle part ailleurs en Europe ne semble, en effet, se retrouver une telle situation. Celle-ci est due à la présence concommitante — aux côtés des taxons diploïdes et tétraploïdes qui se retrouvent habituellement ensemble sur les massifs européens — de l'endémique *C. ficarioides* (6x) très largement répandu et du cytotype hexaploïde de *C. rotundifolia* partout ailleurs sporadique mais qui, dans les Pyrénées, acquiert une extension exceptionelle (cf. Fig. 1 et 2).

C. cochleariifolia et C. jaubertiana, les deux taxons de la série *Alpicolae* Krašan, sont diploïdes; *C. ruscinonensis* et *C. hispanica* (série *Saxicolae* Wit.) le sont également. Par contre, la série *Lanceolatae* Wit.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 2

Nouvelles numérations chromosomiques de campanules pyrénéennes à feuilles hétéromorphes (ce tableau synthétique contient tous les comptages effectués par l'auteur, depuis 1973, sur du matériel pyrénéen)

Lieux de Récolte	N°s des Témoins	n	2n
C. serrata subsp. *recta* (DUL.) PODL.			
FRANCE: Département des Pyrénées-Orientales			
Ravin de la Parcigoule, 1400 m	76–37		34
Bois de l'Orri d'Andreu, 1760 m	71–1	17	
Col de Pradeilles, 2000 m	76–4	17	
Les Estables, 1750 m	76–34	17	
Serrat des Miquelets, 1850 m	76–35, 76–36	17+3B	
Pic de Serre Galinière, 2350 m	82–27		34
Pla Guillem, 2260 m	82–35		34
Cirque de la Ramade, 2320 m	82–69		34
En dessous de la Porteille de Valmanya, 2220 m	76–26	17	
Jasse de Cady, entre 2050 et 2360 m	76–27 à 76–30 82–59	17	34
Bois de Mariailles, entre 1650 et 1950 m	76–31, 76–32	17	34
Ravin des Hommes, 1810 m	82–62		34
Col de Boucarcers, 2250 m	82–67		34
Départemeent de l'Ariège			
Col des Pailhères, 1700 m	72–21	17	34
Département de la Haute-Garonne			
Pic de Subescale, 2450 m	72–45		34
Coume de Bourg, 2225 m	72–44	17	
Crète de Sarrouyes, 2040 m	76–77	17	
Le Templa près Superbagnères, entre 1870 et 1975 m	72–47, 72–48 73–70	17	
Cap du Sarrat, entre 1510 et 1700 m	73–28, 73–32 73–34		34
Cap de la Pène Soulit, 2000 m	73–40, 73–41		34
Les Agudes, 1750 m	73–42	17	
Cabane de Tarichac, 1650 m	73–42 bis	17	
Refuge du Mont-Né, 1840 m	73–51		34
Sommet du Mont-Né, entre 2050 et 2100 m	75–6 à 75–8	17	34
Pales du Campsaure, entre 1730 et 1850 m	73–56, 73–59 73–60		34
Hont-Nère, entre 1900 et 1950 m	73–67 à 73–69	17	34
La Fousserette, entre 1800 et 1850 m	73–49, 73–50	17	34, 68
Département des Hautes-Pyrénées			
La Mongie, entre 1450 et 1800 m	75–17, 76–70 76–71	17	34
Lac d'Orédon, entre 1950 et 2000 m	72–50, 75–11 75–12	17, 34	34
Lac d'Aubert, 2200 m	75–14, 75–15	17	
Lac d'Aumar, entre 2100 et 2200 m	73–64, 73–66		34

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 2 (suite)

Lieux de Récolte	N°s des Témoins	n	2n
ESPAGNE: Province de Lérida			
Sierra de Vilach, 2200 m	C–2	17	34
Termino de Vilach, 2140 m	R–1234		34
Barranco de Barrón, 2250 m	C–23		34
Pico de Barrón, entre 2360 et 2400 m	C–23, C–37 R–1223		34
Pico de Maubermé, 2200 m,	68–79		34
Estanque de Liat, 1970 m	C–36		
Esquerdes de Rotja, 2220 m	82–39		34
Pico de las Cabras, entre 1970 et 2110 m	C–1, C–14		34
Ojo de Garona, 1850 m	68–46, 68–46 bis		34
Vallée du rio Aigua Moix, entre 1575 et 1650 m	76–57, 76–61	17	
Entecada, 2100 m	C–58	17	
Province de Huesca			
Peña de Literola, entre 2000 et 2475 m	73–12 à 73–18		34
Peña Blanca, entre 2030 et 2300 m	73–20 à 73–23		34
C. precatoria TIMB.-LAGR.			
FRANCE: Département de l'Ariège			
Col des Pailhères, entre 1650 et 1800 m	72–20	17	
Pic de la Llisse d'Embarre, 1700 m	73–81		34
Département de la Haute-Garonne			
Forêt de Barousse, 1410 m	73–25	17	
ANDORRE			
Vallon de Sorteny, entre 2000 et 2300 m	R–1273 76–48 ter	17	34
El Serrat, 2000 m	73–9	17	
Pic de Casamanya, 2250 m	69–72		34
C. ruscinonensis TIMB.-LAGR.			
FRANCE: Département des Pyrénées-Orientales			
Près de Py, 870 m	72–53		34
Baillestavy, 730 m	72–55	17	
Col Xatard, 750 m	72–54	17	
Col Palomère, 980 m	72–56		34
Mas Pilat, 725 m	72–57	17	
La Bastide, 780 m	72–58		34
Valmanya, 680 m	72–59	17	34
C. hispanica WILLK.			
ANDORRE			
Santuari de Meritxell, 1600 m,	71–24		34

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 2 (suite)

Lieux de Récolte	N°s des Témoins	n	2n
ESPAGNE: Province de Barcelone			
Près d'Urtg, 1350 m	76–44	17	
Province de Lérida			
Près de Montanui, 1150 m	71–21	17	
Près de Bénifons, 1580 m	71–18		34
Province de Huesca			
Sallent de Gallego, 1600 m	71–17	17	
Vallée supérieure d'Ordesa, 1300 m	71–19		34
Entre Broto et Ainsa, 700 m	71–20	17	
Llinas de Broto, n° 1100 m	73–9	17	34
Borau entre 800 et 1350 m	75–36, 75–59	17	34
Pico Sayerri, entre 1600 et 1700 m	75–60, 75–61	17	
Au-dessus de Canfranc, 1300 m	75–75		34
Baños de Panticosa, 1350 m	76–80	17	
El Pueyo de Jaca, 1200 m	75–34		34
Province de Pamplona			
Asseradero, 600 m	75–47	17	34
C. cochleariifolia LAM.			
FRANCE: Département des Hautes-Pyrénées			
Vallée d'Ossoué, 1700 m	71–12	17	
ESPAGNE: Province de Huesca			
Plan d'Estan, 1900 m	73–19	17	
C. jaubertiana TIMB.-LAGR.			
ANDORRE			
Pic de Casamanya, entre 2600 et 2760 m	73–1, 73–4	17	34
C. scheuchzeri VILL.			
FRANCE: Département des Pyrénées-Orientales			
Pic du Canigou, 2300 m	76–25	34	
Département de l'Ariège			
Vallée de Mounicou, entre 1600 et 1000 m	75–1, 75–2	34	68
Département de la Haute-Garonne			
Hourque de la Fousserette, entre 1900 et 1960 m	73–44, 73–47		68
Tuc d'Ardounes, entre 1620 et 2050 m	76–64, 76–66	34	
Département des Hautes-Pyrénées			
Pic de Pène Abeillère, 2200 m	75–9, 75–10	34	
Cirque de Troumouse, 1900 m	71–9, 75–18		68

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 2 (suite)

Lieux de Récolte	N°s des Témoins	n	2n
Pic de la Badète, entre 2200 et 2300 m	75–23, 75–2 bis 75–24	34	
Peyresourde–Balestas, entre 1725 et 1750 m	72–40, 73–43 et 73–44	34	68
Crète de Camplong, 2250 m	70–27		68
Abreuvoir de Camplong, 1990 m	70–32		68
Crète de Campvieil, 2400 m	70–28		68
Crète de Tours, 2690 m	C–114		68
ANDORRE			
Pic de Casamanya, entre 2000 et 2500 m	73–3, 73–5 C–44	34+2B	
ESPAGNE: Province de Huesca			
Mail Pintrat, entre 2150 m et 2350 m	C–1152 C–1154		68
Province de Gérona			
Puerto et Termino de Caralps, entre 2200 et 2380 m	81–72, 81–95 R–1366, 76–5		68
Cirque inférieur de Campcardos, entre 2460 et 2610 m	R–1376 R–1382		68
Canales del Hospitalets, 2050 m	76–41	34	
Gra de Fayol de Baix, 1850 m	76–41 bis	34	
C. rotundifolia L.			
FRANCE: Département des Pyrénées-Orientales			
Pla de Avellans, 1850 m	71–33	34	
Près de Py, 1250 m	71–35	34	
Chaos de Targasonne, 1600 m	72–13	34	
Près de Puyvalador, 1500 m	72–77	34	
Sarrat Cayrol, 1500 m	72–18	34	
Près de Porté, 1750 m	72–23		68
Repla de la Serre près Osseja, 1540 m	76–2, 76–3	34	
Col de Jou, 1000 m	76–24	34	
Col des Ares, 1400 m	76–38, 76–39	34	68
Département de l'Ariège			
Près de Quérigut, 1250 m	71–29	34	68
Refuge pastoral de Mijanes, 1550 m	71–28	34	
Col des Pailhères, 1600 m	71–31 bis		68
Près de l'Hospitalet, 1640 m	73–7	51	102
La Traverse, 960 m	73–8	34	
Col de Port, 1250 m	75–4	34	
Bois du Bac de Caburlet, 1300 m	76–23	34	
Vallée de Soulcem, 1600 m	75–3	34	68

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 2 (suite)

Lieux de Récolte	N°s des Témoins	n	2n
Département de la Haute-Garonne			
Vallée d'Astau, entre 1100 et 1200 m	71–1, 71–4	51	102
Oô, entre 1000 et 1050 m	71–5, 72–27	51	
Forêt de Superbagnères, 1600 m	71–6	51+1–5B	
Col de Peyresourde, entre 1500 et 1700 m	71–7, 73–45		102
	73–46		
Gouaux-de Larboust, 1275 m	72–26	51	102
Cazeaux-de-Larboust, 975 m,	71–33	51	
Cap de Pouy, 1100 m	72–35	51+3B	
Entre Mayrègne et Caubous, 1250 m	72–36		102
Bourg d'Oueil, entre 1300 et 1600 m	72–37, 73–52	51	
Moraine de Garin, 1175 m	72–43	51	
Forêt de Barousse, 1410 m	73–26		102
Cap du Sarrat, entre 1480 et 1600 m	73–27 à 73–33	51	102
Les Agudes, 1600 m	73–35		102
Vallée du Lys, 1100 m	73–36	51	
Pène Soulit, entre 1600 et 1660 m	73–37, 73–38	51	
Près de Refuge du Mont-Né, 1680 m	73–51 bis	51+1B	
Vallée de la Pique, entre 1000 et 1350 m	73–54, 73–55	51	102
Pales de Campsaure, 1650 m	73–57, 73–58	51	102
Granges de Gouron, entre 1000 et 1070 m	73–71 à 73–73	51	102
Cazaril–Lespènes, 1000 m	73–73		102
Forêt de Libon, 1020 m	73–75		102
Col de Portet d'Aspet, 1069 m	75–5	34	
Département des Hautes-Pyrénées			
Vallée d'Ossoué, 1700 m	71–13	34	
Loudenvieille, 1050 m	72–41	51	
Tramezaygues, 1020 m	73–61		102
Val de Rioumajou, entre 1320 et 1600 m	73–62, 73–63	51	102
Lac d'Orédon, 2000 m	75–13		68
Près de la Mongie, entre 1700 et 1800 m	75–16, 75–17 bis	51	102
	76–17 bis		
Pène de la Badète, entre 2000 et 2100 m	75–20, 75–21	34	
Bois de Lapadé, 1250 m	76–69	51	
Col d'Aspin, 1300 m	71–8	51	
Département des Pyrénées-Atlantiques			
Col d'Aubisque, entre 1600 et 1700 m	71–15, 75–27	51	102
	76–73		
Col du Pourtalet, entre 1550 et 1790 m	75–28 à 75–33	51	102
	71–16		
Col de Houradaté, 1000 m	75–40	51	102
Vallon de Magnabaitg près Bious-Artigues, 1200 m	76–74	51	
ANDORRE:			
El Serrat, 1850 m	76–48 bis	34	

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 2 (suite)

Lieux de Récolte	N°s des Témoins	n	2n
ESPAGNE: Province de Gérona			
Puig de Las Forcas, 1050 m	76–40	34	
Puerto de Tosas, 1750 m	76–43	34	
Province de Lérida			
Puerto de Buonaiga, entre 1500 et 1975 m	71–22, 76–52 à 76–55	34	
Près de Salardù, 1750 m	76–56		
Vallée du rio Aigua Moix, entre 1575 et 1650 m	76–58 à 76–60	51	102
Puerto de Portillón, 1250 m	76–62, 76–63	34	
Valle de Aran, 1000 m	71–23	51	102
Esterri d'Aneu, 1600 m	76–49	34	
Pico de las Cabras, 1970 m	C–5		102
Ojo de Garona, 1850 m	R 1225 bis		102
Noarre, 2200 m	C–35		102
Province de Huesca			
Vallée de l'Esera, 1500 m	73–10		102
Peña de Literola, entre 1900 et 2000 m	73–11 à 73–12 bis	51	102
Plan d'Estan, 1900 m	73–19 bis		102
Col de Larau, 1400 m	75–43		68
Vallée du rio Zatoya, 800m	75–44		68
Puerto de Somport, 1700 m	75–38	51	
Aguas Limpias, de 1400 à 1450 m	76–75, 76–76	51	102
Pico de la Forqueta, 1550 m	76–77	51	
C. ficarioides TIMB.-LAGR.			
FRANCE: Département des Pyrénées-Orientales			
Lac des Bouillouses, entre 2050 et 2100 m	71–31, 71–32 72–16	51	102
Serre de Maury, entre 1850 et 2400 m	76–6 à 76–13 81–45	51	102
Vallée de Galbe, 1783 m	76–14		102
Près de la Porteille d'Orlu, 1920 m	76–15		102
Etang de la Porteille d'Orlu, 2150 m	76–17	51	
Pic de la Tribune, 2350 m	76–16	51	
Pic de Camporeys, 2320 m	81–48		102
Grand-Péric, entre 2320 et 2430 m	R–1340, 1348		102
Touzal Colomé, entre 2420 et 2520 m	R–1355, 1360 1361		102
Département de l'Ariège			
Col des Pailhères, entre 1400 et 1900 m	71–27, 72–19	51	102
Pic de Tarbesou, entre 2050 et 2225 m	76–18 à 76–22	51	102
Département de la Haute-Garnonne			
Valon de la Frèche, 2000 m	C–1117		102

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tableau 2 (suite)

Lieux de Récolte	N°s des Témoins	n	2n
Département des Pyrénées-Atlantiques			
Pic d'Orhy, entre 1650 m et 2010 m	75–48 à 75–50	51	102
Col de la Pierre-St-Martin, entre 1200 et 1700 m	75–52 à 75–57	51	102
Col de Erroymendi, 1450 m	75–41	51	
ANDORRE:			
Cirque de Cataverdis, entre 2075 et 2200 m	76–45, 76–46		102
Pic d'Arcalis, 2350 m,	76–47	51	
El Castellar, 1850 m	76–48		102
Vallon de Sorteny, entre 2400 et 2500 m	C–39, C–47		102
Pic de Casamanya, 2680 m	C–49		102
Crète de Siscarou, 2300 m	C–45		
ESPAGNE: Province de Lérida			
Refugio d'Atmijes, entre 2370 et 2380 m	83–92, 83–95		102
Puerto de la Buonaiga, entre 1800 et 2200 m	76–50, 76–51 C–8, C–18	51	102
Barranco de Salient, 2150 m	C–29		102
Sierra de la Pincela, 2300 m	C–34		102
Lago de Las Truchas, 2330 m	R–1236		102
Valle de Liat, 1970 m	68–73, 68–74		102
Noarre, 2200 m	C–32		102
Pico de Marterat, entre 2350 et 2460 m	C–50, R–1268 R		102
Province de Huesca			
Peña de Literola, 2500 m	73–18 bis		102
Peña Blanca, 2340 m	73–24		102
Puerto de Somport, entre 1500 et 1600 m	75–37 à 75–39	51	102
Puerto de Larau, 1500 m	75–42	51	
Pico Sayerri, entre 1800 et 2100 m	75–62–75–64	51	102
Pico Blancas, entre 2100 et 2150 m	75–65, 75–67	51	
Lecherin Alto, 2130 m	75–68	51	
Bases de Garganta, 1900 m	75–69		102
Lecherin Bajo, de 1700 à 1800 m	75–70 à 75–72		102
Las Neufontanas, entre 1920 et 1950 m	76–78, 76–79	51	
Aguas Limpias, 1950 m	6303		102
Province de Pamplona			
Paquiza Linzola, 1850 m	C–17		102
Hoya del Solano, 1950 m	C–70		102

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

est plus hétérogène; elle regroupe des taxons présentant l'une des trois valences chromosomiques: diploïde (*C. precatoria, C. serrata* subsp. *recta*), tétraploïde (*C. scheuchzeri*) ou hexaploïde (*C. ficarioides*). Enfin, *C. rotundifolia,* unique représentant de la série *Vulgares* KRAŠAN, est soit tétraploïde, soit hexaploïde.

Une exception à ce schéma a toutefois été relevée: elle a eu trait à quelques individus de la variété *major* du *C. serrata* subsp. *recta* qui, dans les Pyrénées luchonnaises (La Fousserette, prés du Mont-Né) et le massif de Néouvieille (rive SW du lac d'Orédon), au sein de populations en majorité diploïdes, se sont révélés être tétraploïdes; l'origine de tels individus pourrait être en rapport direct avec l'émission occasionelle, par ces campanules du groupe *rotundifolia,* de gamètes non réduits (GESLOT 1982). Il s'agirait, donc, dans cette hypothèse d'autotétraploïdes. Une origine hybridogène mériterait également d'être envisagée. Elle impliquerait un taxon déjà tétraploïde et prendrait également en compte la production de gamètes non réduits par le géniteur diploïde. Cette hypothèse serait également de nature à expliquer la genèse des individus tétraploïdes de *C. hispanica,* précédemment signalés (GESLOT 1971, 1973). Elle serait d'autant plus vraisemblable que de tels hybrides ont déjà été réalisés expérimentalement (GESLOT 1982), notamment à partir de *C. precatoria* (2n), *C. hispanica* (2n) et de *C. rotundifolia,* ce dernier intervenant, dans les deux cas, comme géniteur mâle.

Par ailleurs, contrairement à ce qui a pu être mis en évidence dans des populations mixtes de *C. rotundifolia* (diploïdes et tétraploïdes ou tétraploïdes et hexaploïdes) de Bohème, du nord de la Slovaquie, de Forêt Noire (KOVANDA 1966 a et b, 1970) ou encore des Iles britanniques (MC ALLISTER 1970, 1972), il n'a pas été trouvé, dans les Pyrénées, de populations naturelles de campanules, ni même d'ailleurs d'individus isolés, présentant un nombre impair de génomes.

L'aneuploïdie intraspécifique est rare chez les campanules à feuilles rondes. GUINOCHERT 1942, puis BÖCHER 1963 et GADELLA 1964 ont cependant, par le passé, signalé chacun, un cas. Le premier auteur chez *C. macrorhiza* var. (?) *pubescens* DC. des Alpes-Maritimes (2n = 55 ou 56), le second et le troisième chez *C. rotundifolia* (2n = 72) des Alpes de Savoie. Le matériel pyrénéen analysé, malgré son importance, ne présente pas ce phénomène particulier.

Ce matériel est, par contre, remarquable par la fréquence des chromosomes B qu'il présente. Ces chromosomes surnuméraires ont été mis en évidence, pour la premiére fois, par BÖCHER en 1960. Ils ont ensuite été retrouvés chez la plupart des taxons mais plus fréquemment et en nombre plus élevé chez les polyploïdes (BÖCHER 1960, 1963; GADELLA 1964; KOVANDA 1966 b, 1970; GESLOT 1973) comme cela est également le cas chez les *Leucanthemum* du groupe *Vulgares* (FAVARGER, in litt.).

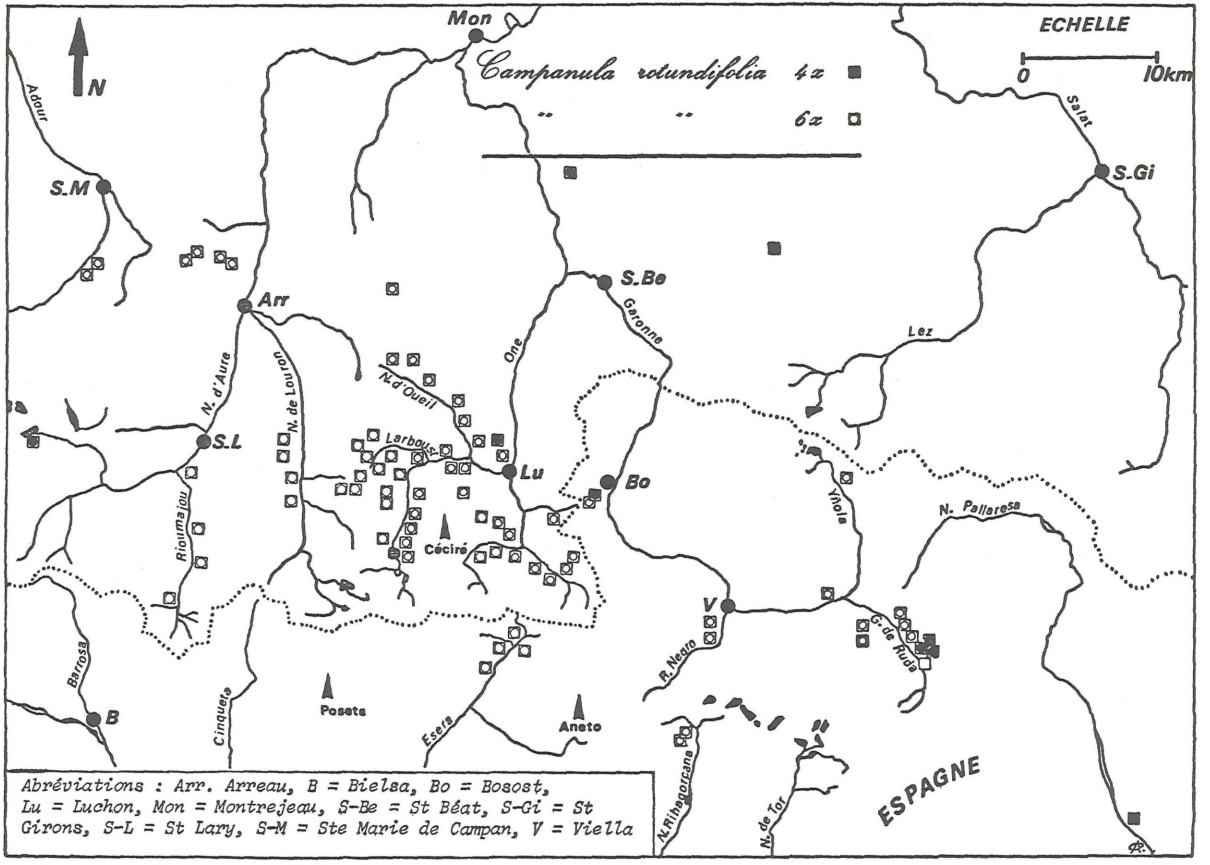


Fig. 1. Répartition des cytotypes tétra- et hexaploide de *Campanula rotundifolia* dans les Pyrénées centrales

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

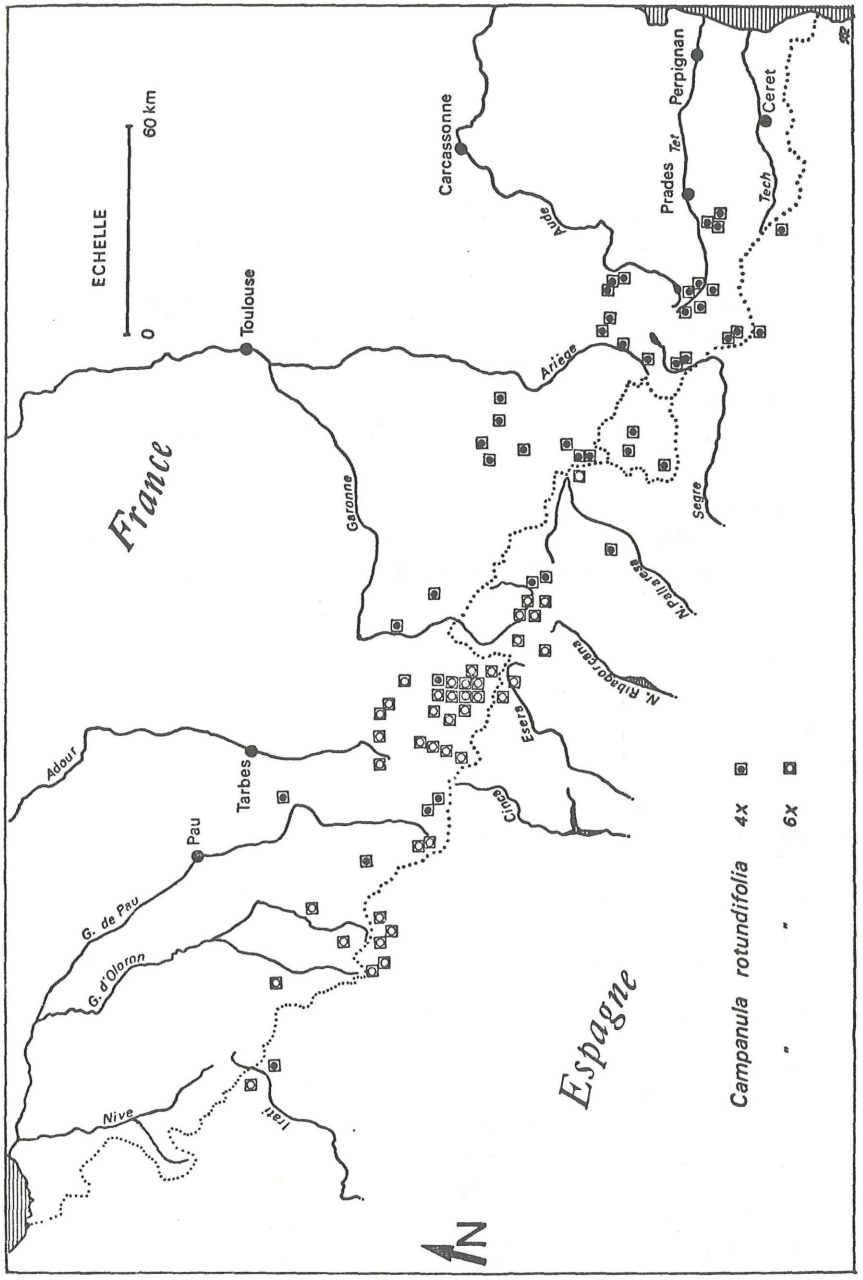


Fig. 2. Répartition pyrénéenne des cytotypes tétra- et hexaploide de *Campanula rotundifolia*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Il n'y a pas lieu de discuter ici de leur nature et de leur origine qui restent encore en partie conjecturales (cf. Böcher 1960) ainsi d'ailleurs que leurs éventuelles fonctions. En tout état de cause ces chromosomes ne paraissent pas liés à l'un ou à l'autre taxon.

Les chromosomes A des campanules à feuilles héteromorphes tels qu'ils se présentent en métaphase somatique sont courts (1 à 2,5 μm) et relativement peu différenciés morphologiquement (cf. Böcher 1960; Podlech & Damboldt 1964; Podlech 1965; Gadella 1964; Kovanda 1970; Geslot 1973) sans, cependant, être isomorphes. De plus, il est souvent difficile de localiser la position des centromères. Pour toutes ces raisons, l'établissement de caryotypes, pas plus que celui d'idiogrammes, n'est envisageable. Ils n'apporteraient d'ailleurs sans doute pas d'arguments décisifs quant à la caractérisation des taxons. De même, la recherche des bandes hétérochromatiques suivant les techniques mises au point récemment serait probablement, très aléatoire sinon irréalisable sur ces chromosomes particulièrement courts.

En définitive, de l'examen de plusieurs centaines de plaques métaphasiques relevant des divers taxons, il ressort que, sur le plan caryologique, le seul élément permettant de distinguer les campanules pyrénéennes de la sous-section *Heterophylla* — compte tenu des techniques d'études mises en oeuvre — est le nombre de génomes composant la garniture chromosomique. Pour cette raison, il n'a pas été jugé de reprendre ici les dessins, effectués à la chambre claire, des divers caryotypes contrairement à ce qui avait été fait lors de précédentes études (Geslot 1971 et 1973) auxquelles chacun peut se reporter.

Les significations biogéographiques des neuf espèces qui, au sein du complexe pyrénéen des campanules à feuilles hétéromorphes, réalisent une série euploïde à 2n = 34 (2x), 68 (4x) et 102 (6x) diffèrent profondément. Parmi les six espèces diploïdes, cinq sont endémiques: deux d'entre elles, *C. ruscinonensis* et *C. jaubertiana,* trés étroitement localisées, une autre, *C. precatoria,* plus largement répandue; deux autres, enfin, étendent leurs aires hors des Pyrénées, soit jusqu'au Massif Central (*C. serrata* subsp. *recta*) soit sur la majeure partie de la péninsule ibérique (*C. hispanica*).

Aucun des deux tétraploïdes n'est endémique: *C. scheuchzeri,* connu de l'arc alpin, du Jura, de la Forêt-Noire, des Apennins, des Monts Nébrodes et des Alpes Dinariques atteint, dans les Pyrénées, la limite sud-occcidentale de son aire de répartition. *C. rotundifolia,* quant à lui, se trouve en Amérique du Nord et en Europe où il est très répandu, sauf dans les contrées les plus méridionales. Au sud-ouest de son aire, il atteint l'Andorre, le nord de la Catalogne, de l'Aragon et même de la Navarre.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Au niveau de la chaîne pyrénéenne, les races hexaphoïde et tétraploïde de *C. rotundifolia* semblent s'exclure mutuellement. Sur le versant septentrional, la première occupe, d'une part, les zones comprises entre les vallées de la Garonne et la Neste d'Aure (Fig. 1), d'autre part, les régions situées à l'ouest du massif du Balaïtous. Sur le versant méridional, le cytotype hexaploïde colonise le val d'Aran ainsi que les hautes vallées de la Noguera Ribagorçana, de l'Eséra et du Tabescan. Il est également fréquent à l'ouest du Vignemale. Partout ailleurs règne la race tétraploïde, en particulier dans les Pyrénées orientales (Fig. 2).

C. ficarioides est fréquent sur les deux versants des Pyrénées centro-orientales, entre les massifs du Carlit et de la Maladetta. Cet endémique hexaploïde se trouve également à l'extrémité occidentale de la chaîne, particulièrement en versant sud, du pic d'Anie au pic d'Orhy. Il affecte alors une forme particulière sur laquelle on aura l'occasion de revenir ultérieurement.

La situation privilégiée de la chaîne pyrénéenne, barrière est-ouest entre Atlantique et Méditerranée — où, au cours des temps, sont venus buter de nombreux courants floristiques — explique, en partie, sa richesse en biotopes multiples. Là, réside aussi, probablement, l'un des facteurs qui ont fait qu'elle ait constitué et constitue sans doute encore un important centre de différentiation, en particulier pour les campanules à feuilles rondes.

Bibliographie

Bielawska H. 1964. Cytogenetic relationships between lowland and montane species of *Campanula rotundifolia* L. group. I. *C. cochleariifolia* Lam. and *C. rotundifolia* L. — Acta Soc. Bot. Polon. 33: 15—44.

— 1968. Cytogenetic relationships between lowland and montane species of the *Campanula rotundifolia* L. group. II. Tetraploid *C. rotundifolia* L. s. str. as well as *C. polymorpha* Witasek and *C. scheuchzeri* Vill. from Poland. — Act. Soc. Bot. Pol. 37: 261—296.

Böcher T. W. 1936. Cytological studies on *Campanula rotundifolia*. — Hereditas 22: 269—277.

— 1960. Experimental and cytological studies on plant species. V. The *Campanula rotundifolia* complex — Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 11 (4): 1—69.

— 1963. A cytologically deviating west-alpine *Campanula* of the *Campanula rotundifolia* group. — Bot. Not. 116 (2): 113—121.

Carnoy J. B. 1886. — Cellule 3: 1.

Contandriopoulos J. 1964. Contribution à l'étude caryologique des Campanulacées de Grèce. I. — Bull. Soc. bot. Fr. 111: 222—235.

— 1966.Contribution à l'étude cytotaxinomique des Campanulacées de Grèce. II. — Bull. Soc. bot. Fr. 113: 453—474.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

DARLINGTON C. D. & MOFFETT A. A. 1930. Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. — Journ. Gen. 22 (2): 130—151.

FERNANDES R. 1962. Notas sobre algumas especies do genero *Campanula* L. — Bol. Soc. Brot. 36: 121—127.

GADELLA T. W. J. 1964. Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula*. — Wentia 11: 1—104.

GESLOT A. 1971. Des *Campanula* gr. *rotundifolia* dans les Pyrénées (Caryologie, Palynologie, Morphologie). — Thèse de Doctorat de Spécialité. — Marseille.

— 1973. Contribution à l'étude cytotaxinomique de *Campanula rotundifolia* dans les Pyrénées françaises et espagnoles. — Phyton (Austria) 15 (1—2): 127—143.

— 1982. Les campanules de la sous-section *Heterophylla* (WIT.) FED. dans les Pyrénées: une étude de biosystématique. — Thèse de Doctorat ès Sciences, 2 vol. — Marseille.

GUINOCHET M. 1942. Recherches de taxinomie expérimentale sur la flore des Alpes et de la région méditerranéenne occidentale. Sur quelques formes de *Campanula rotundifolia* L. s. l. — Bull. Soc. bot. Fr. 89: 70—75 et 153—156.

HUBAC J. M. 1962. Caryologie et taxonomie expérimentale des *Campanula* sect. *Eucodon* D. C., état actuel de la question et recherches en cours. — Rev. Cyt. Biol. vég. 25 (3—4): 361—366.

— 1964. Application de la taxinomie de Wraclaw (technique des dendrites) à quelques populations du *Campanula rotundifolia* L. s. l. et utilisation de cette technique pour l'établissement des clés de détermination. — Bull. Soc. bot. Fr. 111: 331—346.

— 1975. Le complexe du *Campanula rotundifolia* L. s. l.: Analyse morphologique, génétique et numérique; discussion de ces résultats dans le cadre de la position systématique des Campanulacées. — Thèse de Doctorat ès Sciences. — Orsay.

KOVANDA M. 1966 a. Some chromosome counts in the *Campanula rotundifolia* complex. — Preslia 38: 48—52.

— 1966 b. Some chromosome counts in the *Campanula rotundifolia* complex. II. — Folia geobot. phytotax. 1: 268—273.

— 1970. Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part I (General). — Rozpr. Čes. Akad. Věd. Praha. 80 (2): 1—95.

— 1976. Campanula L. (ssp. 105—143). — In: TUTIN T. G. & al., Flora Europaea 4: 89—93.

KÜPFER Ph. 1971. Liens génétiques entre les flores alpienne et pyrénéenne. — Actes du Colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurasienne: 167—185. — Paris.

LARSEN K. 1954. Chromosome numbers of some flowering plants. — Bot. Tidsskr. 50: 163—174.

MC ALLISTER H. A. 1970. Biosystematic studies in *Campanula rotundifolia* L. — Trans. Proc. bot. Soc. Edinburgh 40: 642.

— 1972. The experimental taxonomy of *Campanula rotundifolia* L. — Ph. D. Thesis, Glasgow University. — Glasgow.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

PODLECH D. 1962. Beitrag zur Kenntnis der Subsektion *Heterophylla* (WIT.) FED. der Gattung *Campanula* L. — Ber. deutsch. bot. Ges. 75: 237—244.

— 1965. Revision der europäischen und nordafrikanischen Vertreter der Subsect. *Heterophylla* (WITAS.) FED. der Gattung Campanula L. — Feddes Repert. 71: 50—187.

— & DAMBOLDT J. 1964. Zytotaxonomische Beiträge zur Kenntnis der Campanulaceen in Europa. — Ber. deutsch. bot. Ges. 76: 360—369.

SHETLER S. G. 1963. A checklist and key to the species of *Campanula* native or commonly naturalised in north America. — Rhodora 65 (764): 319—337.

STEBBINS G. L. 1950. — Variation and evolution in plants. — New York.

TISCHLER J. 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — 'S — Gravenhage.

Recensio

ROHWEDER Otto & ENDRESS Peter K. 1983. Samenpflanzen. Morphologie und Systematik der Angiospermen und Gymnospermen. — Flexibles Taschenbuch BIO. — 8°, VIII + 391 Seiten, 137 Abbildungen in 1350 Einzeldarstellungen; brosch. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York. — DM 33,—; ISBN 3-13-634101-5.

In diesem neuen Taschenbuch über Samenpflanzen werden zunächst die *Angiospermae* = *Magnoliophytina* (Morphologie und Embryologie p. 1—142, Systematik 163 Seiten) behandelt, worauf weitgehend unabhängig davon der Teil Morphologie und Systematik der Gymnospermen (45 Seiten; unter Berücksichtigung fossiler Vertreter; alle Gymnospermen in einer Unterabteilung: *Pinophytina*) folgt. Den Abschluß bildet der „Anhang: Bemerkungen zur vergleichenden Morphologie der Spermatophyten-Organe" (14 Seiten), der den Fragen nach den stammesgeschichtlichen Zusammenhängen gewidmet ist. Der Rezensent zieht es aus didaktischen Gründen zwar vor, durch Darstellen der Taxa entsprechend des vermutlichen Evolutionsgeschehens die komplexeren Organismen — bei allen Unsicherheiten — gewissermaßen modellhaft aus ihren vermuteten Vorfahren entstehen zu lassen, doch sind auch die Vorteile des umgekehrten Weges, das Aufbauen auf der Kenntnis der Angiospermen, durchaus einzusehen.

In der Morphologie der Angiospermen sind Anatomie und ontogenetische Entwicklung eingeschlossen, was sehr zum Verständnis beiträgt. Auf eine Diskussion des benutzten Systems sei verzichtet; es sei nur hervorgehoben, daß die *Capparales* neben den *Papaverales* unter den *Magnoliidae* eingereiht werden und daß auf ein Untergliedern des Hauptteiles der *Dicotyledoneae* (exkl. *Magnoliidae* und *Asteridae*) in Unterklassen verzichtet wird.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: 24_2

Autor(en)/Author(s): Geslot Alain

Artikel/Article: Caryologie des Campanula subsect. Heterophylla (WIT.) FED.: Nouvelles Numérations Chromosomique dans les Pyrénées. 173-191