

C. Blanché, J. Molero, M. Bosch & J. Simon

## La dysploidie dans la tribu des *Delphinieae* (*Ranunculaceae*)

### Abstract

Blanché, C., Molero, J., Bosch, M. & Simon, J.: Dysploidy in the tribe *Delphinieae* (*Ranunculaceae*) [in French]. – *Bocconea* 5: 535-547. 1997. – ISSN 1120-4060.

Dysploidy among perennial herbaceous *Delphinieae* is very uncommon on the basis of the existing data (275 species with known chromosome number of c. 830 species of the whole tribe, i.e. 33,1 % of the species). A part from doubtful records coming from anomalous or ornamental plants, only a few, poorly studied cases of dysploidy are known: 3 *Aconitum* and 2 *Delphinium* species. The only well studied example, *D. bolosii*, should be regarded as a marginal, peripatric phenomenon, lacking great evolutionary future. However, among the annual species belonging to the genera *Consolida* and, specially, *Aconitella*, the variability by decreasing – and less frequently, increasing – dysploidy, should be interpreted as an important phenomenon of karyotype rejuvenation taking place in the main centre of specific diversity of such annual genera.

### Introduction

La tribu des *Delphinieae*, dans la famille *Ranunculaceae*, comprend quelques 830 espèces, groupées dans deux grands ensembles, *Aconitum* et *Delphinium* aux sens larges. Ces deux ensembles réunissent principalement des plantes vivaces issues de la flore arctotertiaire. Leur centre majeur de diversité, et probablement aussi d'origine, se situe dans l'Himalaya et les montagnes adjacentes (Ziman & Keener, 1989; Blanché, 1990b).

On a longtemps pensé que les delphiniées étaient très stables au point de vue cytogénétique (Fig. 1). Toutes les espèces ayant fait l'objet d'un contrôle caryologique offraient un nombre de base  $x = 8$  (d'après les compilations habituelles d'Ornduff 1967-1969, Moore 1970-1977, Fedorov 1969; Goldblatt 1981, 1984, etc.), avec des valences diploïdes ou tetraploïdes. Les caryogrammes montrent une grande asymétrie (appartenant à la classe 3C selon Stebbins 1971), aussi bien intrachromosomique (nombreux chromosomes acro- ou télocentriques) qu'interchromosomique (cf. Fig. 1), avec généralement deux paires de chromosomes longs et six paires de chromosomes progressivement plus courts (Gregory 1941, Kurita 1955, Stebbins 1971, Koeva 1985, Blanché & al. 1987, Blanché 1992, etc.)

Cependant, à mesure qu'augmentait le nombre des espèces étudiées, surtout celles de territoires peu explorés ainsi que les annuelles de la région irano-touranienne occidentale, il apparaissait que le nombre chromosomique des Delphinieae était en réalité variable, particulièrement chez les espèces qui, sur la base d'autres critères, étaient considérées comme les plus évoluées (Trifonova 1990).

À présent, la plupart des auteurs accepte 4 genres dans la tribu des Delphinieae (cf. Blanché 1990a) : *Aconitum* L., *Delphinium* L., et deux petits genres d'espèces annuelles: *Consolida* (DC.) Gray, et *Aconitella* Spach, antérieurement considérées comme faisant partie du genre *Delphinium*.

Le nombre d'espèces étudiées caryologiquement étant relativement large (820 dénombrements publiés se rapportant à 275 espèces de la tribu, soit 33.13 % des espèces connues, selon notre base de données – Molero & al., inéd.), on peut essayer de donner un premier aperçu de l'étendue du phénomène dysploidie dans les *Delphinieae*.

### Résultats

*Aconitum* L. – Divers auteurs (Janchen selon Damboldt & Zimmerman 1974, Tamura 1967, Kadota 1987) ont dénombré entre 300 et 350 espèces dans le genre *Aconitum*. Néanmoins, en tenant compte du nombre de taxons nouveaux décrits chaque année (au niveau d'espèce uniquement, 27 de 1976 à 1980, 23 de 1981 à 1985 et 18 de 1986 à 1990; cf. Davies 1987-1991), on peut estimer à environ 400 les espèces de ce genre. Il est composé de plantes toujours vivaces (l'exception unique étant *A. gymnandrum* Maxim., annuelle relictuelle appartenant à *A.* subg. *Gymnaconitum*; cf. Ziman & Keener 1989), très bien adaptées à la pollinisation par les insectes (Faegri & Pijl 1979, Pouvreau 1984, Pleasants & Zimmerman 1990, etc.), et s'étend à toute l'hémisphère nord, de l'Amérique du Nord jusqu'en Méditerranée occidentale (Portugal et Maroc) (Molero & Blanché 1986a, Ziman & Keener 1989, Greuter & al. 1989). D'après nos données (Molero & al., inéd.), on dispose à ce jour de 402 dénombrements concernant 132 espèces (donc, un tiers

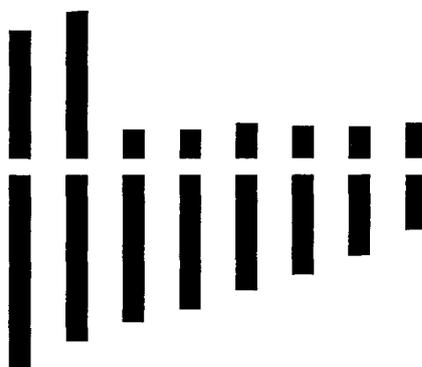


Fig. 1. Idiogramme haploïde idéalisé montrant les caractéristiques cytogénétiques générales de la tribu des *Delphinieae*: nombre de base  $x = 8$ , asymétrie de type 3C selon Stebbins (1971), 2 chromosomes longs et 6 plus petits de taille décroissante.

Tableau 1. Nombres chromosomiques dysploïdes comptés dans le genre *Aconitum*.

<i>Aconitum</i>	<i>n</i> =	<i>2n</i> =	source bibliographique
<i>ferox</i> "Wall."		34	Sharma & Sarkar 1971
<i>ferox</i> "Wall. ex Ser."	10		Bir & Thakur 1980
	10		Bir & Thakur 1984
	10		Bir & al. 1986
	10		Bir & al. 1987
<i>laciniatum</i> (Brühl) Stapf		26	Sharma & Sarkar 1971
		40	Sharma & Sarkar 1971

Tableau 2. Nombres chromosomiques connus dans le genre *Consolida*, selon les compilations de Trifonova (1990) et Molero & al. (inédit).

<i>Consolida</i>	<i>2n</i> =	<i>Consolida</i>	<i>2n</i> =
<i>ajacis</i> (L.) Schur	16	<i>orientalis</i> (Gay) Schrödinger	16
<i>camptocarpa</i> (Ledeb.) Nevski	16	<i>persica</i> (Boiss.) Schrödinger	14
<i>glandulosa</i> (Boiss. & Huet) Bornm.	16	<i>pubescens</i> (DC.) Soó	16
<i>hellespontica</i> (Boiss.) Chater	16	<i>regalis</i> Gray	16

Tableau 3. Répartition de la diversité (nombre d'espèces = N°) et de l'endémisme (taux d'endémiques = %E) dans le genre *Consolida*, d'après les données de Munz (1967 a-b), Molero & Blanché (1986b), Greuter & al. (1989), Ziman & Keener (1989) et Jee & al. (1989).

Pays ou région	N°	%E	Pays ou région	N°	%E
Turquie	17	47	Afghanistan	7	14
Iran	14	28	Grèce	7	57
Syrie	10	10	péninsule Ibérique	4	0
Turkestan	7	14	Afrique du Nord	4	0

Tableau 4. Nombres chromosomiques connus dans le genre *Aconitella*, selon la compilation de Trifonova (1990).

<i>Aconitella</i>	<i>2n</i> =	<i>Aconitella</i>	<i>2n</i> =
<i>barbata</i> (Bunge) Soják	16	<i>scleroclada</i> (Boiss.) Soják	18
<i>hohenackeri</i> (Boiss.) Soják	12	<i>stenocarpa</i> (Hossain & P. H. Davis) Soják	16

des 400 espèces estimées). Le genre *Aconitum* est composé principalement de taxons euploïdes, aussi bien diploïdes ( $2n = 2x = 16$ ; 39 % des espèces étudiées) que polyploïdes ( $3x$ ,  $4x$  ou  $6x$ ; 47 %) ou aussi bien diploïdes que tétraploïdes ( $2x$  et  $4x$ ; 10 %). Dans la bibliographie, on ne trouve que les indications divergentes que voici:

- Chez 6 espèces on a trouvé un nombre variable (1-5) de chromosomes B (Rostovceva 1976, 1977, 1983, Rostovceva & Djurjagina 1977, Shang & Lee 1984, Krogulevič & Rostovceva 1984, Nishikawa 1985). Il s'agit d'un phénomène rare au sein du genre *Aconitum* (1.5 % des espèces), qu'on ne doit pas confondre avec la dysploïdie.
- Quelques dénombrements (voir Tableau 1) ne correspondent pas à un multiple du nombre de base accepté,  $x = 8$ . Il s'agit cependant, soit de publications que nous n'avons pas pu consulter directement, soit de simples listes de nombres chromosomiques qu'il nous est impossible d'évaluer. Tous ces comptages concernent

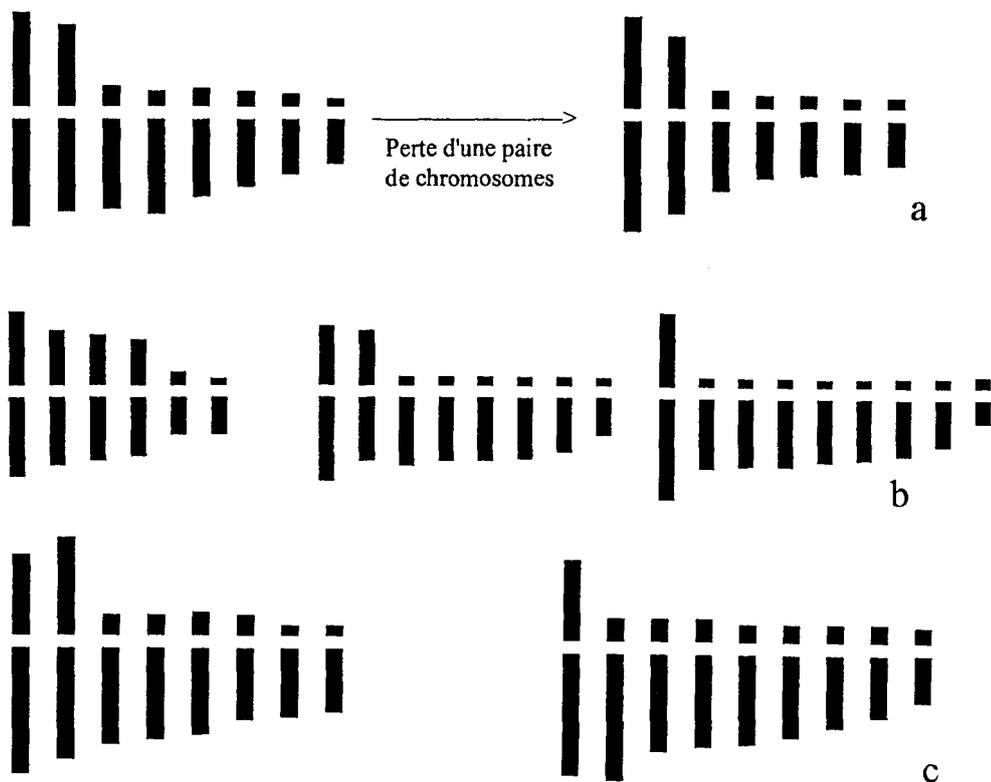


Fig. 2. Idiogrammes haploïdes exemplifiant les cas de dysploïdie dans la tribu des *Delphinieae*. - a, *Consolida* (à gauche, *C. orientalis*, selon Blanché & al. 1987; à droite, *C. persica*, selon Hong 1986); b, *Aconitella* (à gauche, *A. hohenackeri* à  $x = 6$ , selon Blanché & al. 1993; au centre, *A. stenocarpa* à  $x = 8$ , selon Hong 1986; à droite, *A. scleroclada* à  $x = 9$  selon Hong 1986); c, *Delphinium* (à gauche, *D. fissum* subsp. *sordidum*, à  $x = 8$ , selon Blanché 1992; à gauche, *D. bolosii* à  $x = 9$ , selon Bosch 1993).

des plantes d'altitude (2700-4750 m) relativement proches entre elles, du sud et ouest Himalayens (Grierson 1984), qu'il conviendrait réétudier de façon plus approfondie en vue de confirmer les résultats des dénombrements antérieurs. Dans quelques cas, il faudra aussi vérifier l'identité des plantes (les *A. ferox* "Wall." et *A. ferox* "Wall. ex Ser." correspondant en réalité à deux plantes différentes). En tout cas, s'il devait s'avérer que dans ce groupe la dysploïdie est effectivement associée à polyploïdie, il s'agirait d'un cas exceptionnel au sein du genre, très isolé et géographiquement limité. Dans certains cas, la variation brusque du nombre de base au sein d'une seule et même espèce ( $n = 10, 17$  dans *A. ferox*;  $n = 13, 20$  dans *A. laciniatum*, voir Tableau 1) pourrait même faire penser à des phénomènes d'aneuploïdie occasionnelle. Dans aucune autre région géographique n'a-t-on détecté de pareils phénomènes.

*Consolida* (DC.) Gray. – Dans leur très grande majorité, les nombres chromosomiques connus dans le genre *Consolida* (Tableau 2) sont de  $2n = 16$ , la seule exception connue étant le *C. persica*, avec  $2n = 14$  chromosomes (Hong 1986, Trifonova 1990). Il existe de nombreux comptages récents, qui ne concernent cependant qu'une quinzaine parmi les 45 espèces décrites que compte le genre (Blanché 1990a). Dans tous les cas, il s'agit de dénombrements diploïdes, faits sur des espèces annuelles.

Au point de vue biogéographique (Tableau 3), le genre *Consolida* est répandu depuis l'ouest de la Méditerranée (Péninsule Ibérique et Afrique du Nord) jusqu'aux régions orientales de la région irano-touranienne (Pakistan et Pamir), d'après les données de Munz (1967a-b), Molero & Blanché (1986b), Greuter & al. (1989), Ziman & Keener (1989) et Jee & al. (1989). Le centre de diversité (en termes de nombre d'espèces et d'endémiques) se situe sans aucun doute dans cette dernière région. C'est là, justement, que l'on trouve le *C. persica*, seul exemple de dysploïde descendante connu dans le genre.

Les deux populations étudiées de *Consolida persica* ont donc  $2n = 14$  chromosomes. On en connaît aussi le karyotype (Fig. 2a), qui confirme l'apparition d'un nombre de base  $x = 7$ , nouveau, qui dérive sans doute de  $x = 8$ , que l'on trouve par exemple chez le *C. orientalis*, par perte d'une paire de chromosomes acro- ou télocentriques courts. De cette mutation a résulté un dysploïde descendant fort répandu (Iran, Turquie, Afghanistan, Iraq, Arménie et Pakistan), ayant donc connu un grand succès.

*Aconitella* Spach. – Le genre *Aconitella*, lui aussi, consiste entièrement d'espèces annuelles, ayant des fleurs largement ouvertes, à pétales trilobés et éperon recourbé fort caractéristique, ressemblant à celui des aconites. Le genre compte 9 espèces, placées d'abord dans *Delphinium* puis *Consolida* et en définitive, par Soják (1969) qui suivait Spach (1838) oublié pendant plus d'un siècle, dans un genre indépendant (cf. Trifonova 1990).

Les nombres chromosomiques connus dans ce petit genre (Tableau 4) sont  $2n = 16$  (2 espèces),  $2n = 12$  (1 espèce) et  $2n = 18$  (1 espèce). Les trois nombres de base  $x = 6, 8$  et  $9$  témoignent d'une grande diversité cytogénétique.

Abstraction faite de l'*Aconitella intricata* (Pau) C. Blanché & J. Molero très localisé en Iran (Blanché & Molero 1993) et de l'*A. barbata* (Bunge) Soják centre-asiatique (Ouzbékistan, cf. Munz 1967b, Trifonova 1990), la distribution géographique du genre est centrée sur la zone occidentale de la région irano-touranienne et la région médi-

terrannée orientale, notamment la Turquie (Fig. 3). C'est justement là où l'on trouve le maximum de diversité qu'on a décelé la dysploïdie la plus active.

La variabilité caryologique n'est pas accompagnée d'une forte variation morphologique. En revanche, les espèces sont allopatriques ou presque (Fig. 3): l'*Aconitella stenocarpa* (M. Hossain & P. H. Davis) Soják ( $2n = 16$ ) est endémique de l'Anatolie centrale, l'*A. scleroclada* (Boiss.) Soják ( $2n = 18$ ) habite le bassin supérieur de l'Euphrate et s'étend en direction sud à travers le désert syrien, et l'*A. hohenackeri* (Boiss.) Soják ( $2n = 12$ ) est connu de Géorgie, d'Arménie, de la Turquie orientale et du nord de l'Iran. Elles se distinguent aussi par leurs exigences écologiques.

Sur la base des idiogrammes (Fig. 2b), cette dysploïdie est relativement facile à interpréter. On peut accepter  $x = 8$  comme le nombre de base primaire, dont on peut faire dériver  $x = 9$  par fragmentation d'un chromosome long avec matériel centromérique (il manque un bras aux chromosomes de la 2<sup>ème</sup> paire, qui peut avoir donné origine à un nouveau chromosome acro-télocentrique). Le nombre  $x = 6$ , fort différent, est plus difficile à expliquer. C'est cependant un nombre bien stable, qui a été confirmé sur des populations d'Arménie et Géorgie (Trifonova 1990), et de Turquie par nous-mêmes (Fig. 2b). Le nombre de bras fondamental est néanmoins encore une fois le même et fait donc penser à des bouleversements et réorganisations chromosomiques plus fortes, qui auraient produit 4 paires submétacentriques, dont 2 résulteraient de la réorganisation de 4 paires acro-télocentriques.

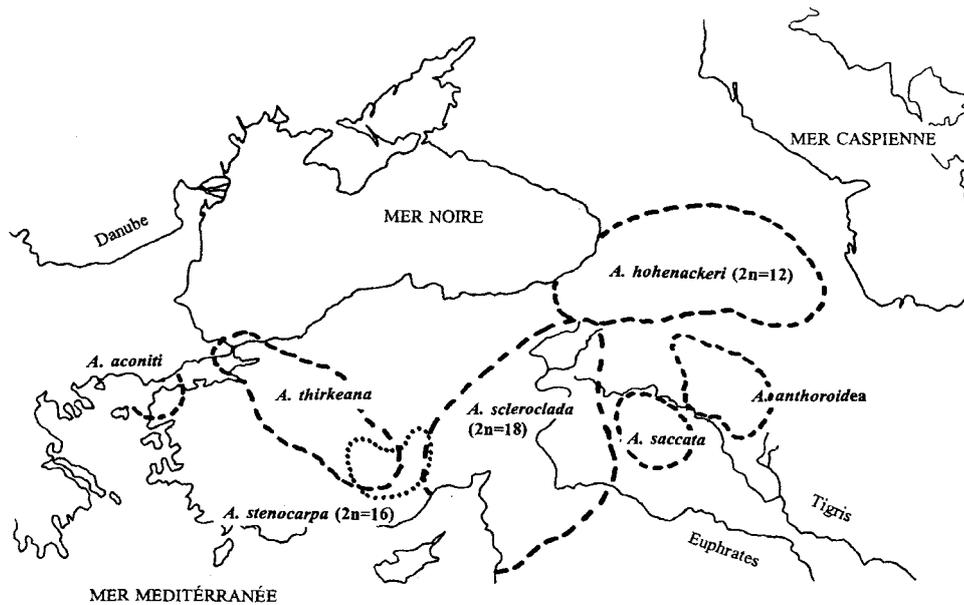


Fig. 3. Distribution géographique et nombres chromosomiques dans le genre *Aconitella* (*A. intricata* et *A. barbata* exclus).

Tableau 5. Nombres chromosomiques dysploïdes comptés dans le genre *Delphinium*.

<i>Delphinium</i>	$2n =$	source bibliographique
<i>denudatum</i> Wall. ex Hook. f. & Thomson	20	Sarkar & al. (1982)
<i>ironorum</i> N. Busch	26	Gagnidze & Gviniašvili (1984)
<i>bolosii</i> C. Blanché & Molero	18	Blanché & Molero (1983)

*Delphinium* L. – Le genre *Delphinium* présente une analogie presque parfaite avec le modèle des *Aconitum*. On connaît le nombre chromosomique de 119 espèces (env. 31 % du total des espèces connues), presque toutes à  $x = 8$ , avec 58 % de diploïdes à  $2n = 16$ , 19 % avec des comptages diploïdes aussi bien que tétraploïdes et les autres polyploïdes, surtout tétraploïdes à  $2n = 32$ .

Trois cas seulement de dysploïdie possible ont été rapportés (voir Tableau 5):

- *Delphinium denudatum*, avec trois comptages différents ( $2n = 16, 20, 32$ ), est une espèce du nord de l'Inde et de l'ouest du Pakistan (Munz 1967b), de taxonomie peu claire (Grierson 1984), qui présente un cas très semblable à celui des aconites mentionnés ci-devant. Les comptages devraient être confirmés.
- *Delphinium ironorum* (Tableau 5) présente les valences  $2x, 3x$  et  $3x + 2$ , dont la dernière ( $2n = 26$ ) pourrait être interprétée comme résultant d'une dysploïdie ascendante au niveau triploïde, qui ne serait cependant accompagnée que d'une très faible différenciation morphologique. En effet, Nevskij (1937: 128) aussi bien que Munz (1968: 161-162) ne reconnaissent pas cette espèce transcaucasienne comme distincte au point de vue taxonomique mais la relèguent dans la synonymie du *D. speciosum*

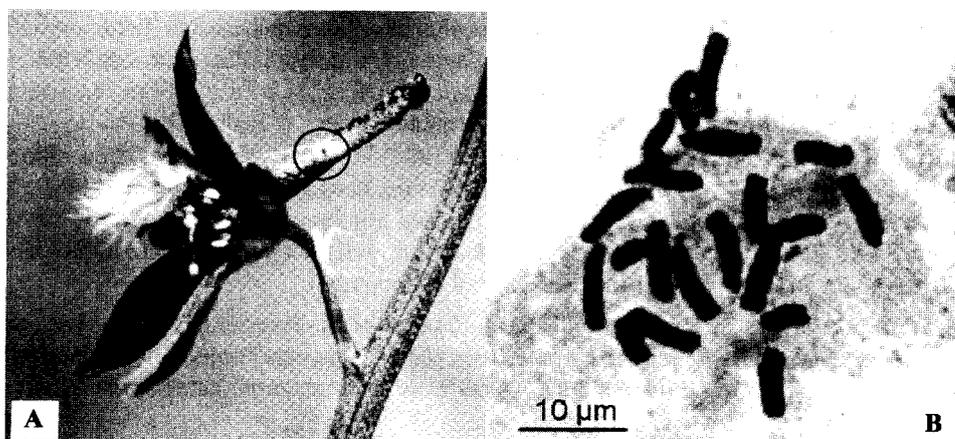


Fig. 4. *Delphinium bolosii*. – A gauche, fleur ayant l'éperon percé (cercle) par un insecte voleur de nectar (même population); à droite, métaphase somatique de racine:  $2n = 18$  (Catalogne, La Noguera, Rubió de Baix).

Tableau 6. Distribution des taxons du groupe de *Delphinium fissum* dans les pays du pourtour méditerranéen (abrégés selon Greuter & al. 1989), d'après Munz (1968), Greuter & al. (1989) et données originales.

<i>Delphinium</i>	Hs	Ga	It	Ju	Bu	Gr	Tu	An	Cy	IJ	LS
<i>bolosii</i> C. Blanché & Molero	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>fissum</i> Waldst. & Kit. subsp. <i>fissum</i>	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
subsp. <i>sordidum</i> (Cuatrec.) Amich & al.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
subsp. <i>anatolicum</i> Chowdhuri & P. H. Davis	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
subsp. <i>ithaburensis</i> (Boiss.) C. Blanché & Molero	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
subsp. <i>caseyi</i> (Burt) C. Blanché & Molero	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>albiflorum</i> DC.	-	-	-	-	+	?	-	+	-	-	-
<i>schmalhauseni</i> Albov	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>gorganicum</i> Rech. f.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>ilgazense</i> P.H. Davis	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>dolichostachyum</i> Chowdhuri & P. H. Davis	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>szowitsianum</i> Boiss.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

M. Bieb., espèce à aire large s'étendant du Caucase jusqu'au Turkestan et pour laquelle plusieurs comptages ont donné tout simplement  $2n = 16$  (Langlet 1927, Tumadžanov & Beridze 1968).

- Le premier cas de dysploïdie claire dont nous eussions connaissance ( $x = 9$ ,  $2n = 18$ , voir Fig. 4a) ne fut découvert qu'il y a peu de temps. Comme dans les deux cas précédents il s'agit d'une espèce vivace, croissant en marge de l'aire totale du genre: le *Delphinium bolosii*, espèce endémique de la Catalogne appartenant au groupe naturel du *D. fissum*. Il se distingue du *D. fissum* s. str. par ses pédoncules plus longs, ses fleurs plus grandes, les lanières des feuilles plus larges et la pubescence faible ou nulle (cf. Blanché & Molero 1983, 1986). Le même nombre dysploïdie a été confirmé par Simon & al. (1995) pour une deuxième population de la même espèce, décrite au préalable sous le nom de *D. fissum* subsp. *fontqueri* Ascaso & Pedrol (1991).
- Tout récemment, Constantinidis & Kamari (1995) et Simon & al. (1995) ont reporté simultanément un deuxième cas de dysploïdie claire dans le genre *Delphinium*: il s'agit d'une espèce annuelle, *D. staphisagria* L., où un nombre de  $2n = 18$ , observé sur du matériel de la Grèce et des pays Catalans, vient s'ajouter aux valences diploïde et tétraploïde normales ( $2n = 16, 32$ ) préalablement connus.

Le groupe du *Delphinium fissum* (Tableau 6) présente sa diversité la plus notable dans la partie orientale de la région méditerranéenne, spécialement en Turquie. Il est de souche clairement asiatique, les *D. fissum* et *D. bolosii* étant ses seuls représentants à distribution plus occidentale (Fig. 5).

Pour le *Delphinium fissum* on ne connaît que des comptages correspondant au nombre de base  $x = 8$ , soit diploïdes à  $2n = 16$  (Altamura & al. 1984, Šopova & Sekovski 1981, Koeva 1985) soit tétraploïdes à  $2n = 32$  (Hocquette 1922, Propach 1940) pour la région méditerranéenne orientale et centrale, toujours diploïdes ( $2n = 16$ ) pour la partie occi-

dentale (Fig. 5): *D. fissum* subsp. *fissum* des Alpes-Maritimes (Simon & al., inéd.) et subsp. *sordidum* de l'ouest de l'Espagne (Rico & al. 1981, Blanché 1992).

La dysploïdie ascendante constatée chez les deux populations connues du *Delphinium bolosii* doit être considérée comme un phénomène relativement récent et de portée locale, puisqu'on ne la retrouve nulle part ailleurs dans l'aire du groupe du *D. fissum*, depuis la région irano-touranienne jusqu'aux bords du Portugal et tout au long de sa voie de migration (Blanché 1992).

La comparaison des idiogrammes (Fig. 2c) permet de postuler le mécanisme probable à l'origine de la dysploïdie. C'est la deuxième paire de chromosomes longs qui aurait fourni le bras long de la nouvelle paire. Les deux génomes paraissent "symétriques". La méiose est régulière, avec 9 bivalents.

Le *Delphinium bolosii* a récemment été étudié à fond (Bosch 1993) dans le cadre d'un travail sur la biologie reproductive dans le genre. Sa différenciation morphologique par rapport au *D. fissum* est faible. Au niveau de la fleur, les dysploïdes ont des éperons de 17-24 mm de longueur, tandis qu'ils sont plus courts de 5-7 mm chez les *D. fissum* euploïdes. Cette petite différence de taille semble avoir de grandes conséquences au niveau de la reproduction. Bosch (l.c.) montre en effet que les éperons sont habituellement percés par des voleurs de nectar chez le *D. bolosii* (Fig. 4b), phénomène très rare chez le *D. fissum*. Les trous sont produits par les mêmes insectes qui sont les pollinisa

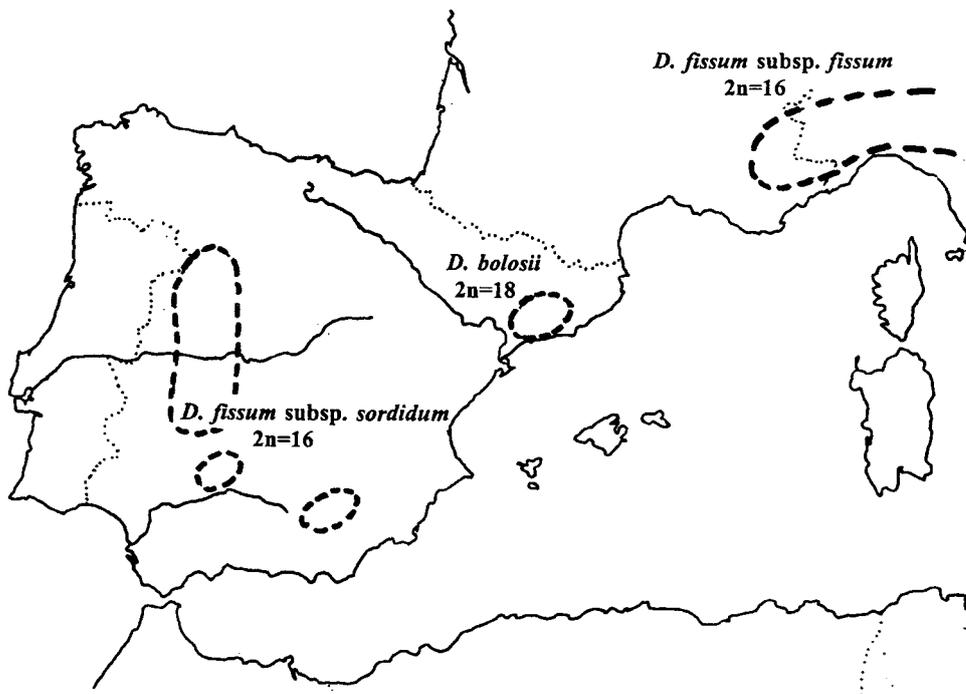


Fig. 5. Distribution géographique et nombres chromosomiques dans le complexe dysploïde des *Delphinium fissum* et *D. bolosii*, en Méditerranée occidentale.

teurs légitimes habituels des autres *Delphinium*, les bourdons (*Bombus terrestris* L., *Hymenoptera: Apidae*). Avec des trompes de 10-11 mm, ces insectes sont incapables d'atteindre le nectar au fond des éperons du dysploïde. Ils ne peuvent donc polliniser effectivement mais sont forcés de se convertir en voleurs de nectar. *Alastor atropos* Lep. (*Hymenoptera: Eumenidae*), à trompes encore plus courtes, profite comme "voleur secondaire" des trous produits par *Bombus*. Les seuls visiteurs légitimes constants du *D. bolosii* sont des lépidoptères (principalement *Macroglossum stellatarum* L., *Sphingidae*) qui atteignent le nectar mais ne peuvent assurer la pollinisation.

La pollinisation étant donc très aléatoire, elle doit être remplacée par une autre stratégie reproductive. Le *Delphinium bolosii* paraît évoluer vers l'autogamie prépondérante, l'autofécondation passive pouvant assurer le développement de 40-50 % des ovules en graines bien conformées (Bosch 1993). La suppression des barrières d'autoincompatibilité a donc pu offrir une solution. Cependant, le taux très bas de germination des graines fait aussi supposer que la reproduction sexuée a été supplantée, en partie tout au moins, par la reproduction végétative.

### Conclusions

Chez les espèces vivaces des *Delphinieae* la dysploïdie est peu répandue si l'on en juge en fonction des données actuellement disponibles, concernant 275 (33.1 %) des 830 espèces de la tribu. En écartant les comptages douteux concernant des variantes ornementales, il ne reste que de rares cas, insuffisamment étudiés, concernant 3 espèces d'*Aconitum* (Tableau 1) et 2 de *Delphinium* (Tableau 5), plus un seul cas bien connu parmi ces derniers, celui du *D. bolosii*, dont la dysploïdie est un phénomène marginal, péripatrique, sans grande promesse pour l'avenir évolutif.

En revanche, chez les espèces annuelles des genres *Delphinium* (*D. staphisagria*), *Consolida* et surtout *Aconitella*, la dysploïdie descendante et, dans une moindre mesure, ascendante constitue un phénomène important, se manifestant dans les principaux centres de diversité spécifique et lié peut-être à un "rajeunissement" du caryotype chez des espèces qui colonisent des milieux ouverts et qui, dans une certaine mesure, profitent des activités humaines pour se répandre.

### Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier très sincèrement les professeurs Philippe Küpfer de l'Université de Neuchâtel et Werner Greuter du Jardin botanique de Berlin pour leurs commentaires, qui ont amélioré sensiblement ce texte. Ce travail a bénéficié des aides PB.91-268 et URC.90-287 de la D.G.I.C.Y.T (Ministerio de Educación y Ciencia, Espagne) et, dans le cas de M. Bosch, d'une aide FPI, Generalitat de Catalunya.

### Références bibliographiques

- Altamura, L., Colasante, M. & D'Amato, G. 1984: Numeri cromosomici per la flora italiana: 1022-1036. – *Inform. Bot. Ital.* **16**: 261-270.

- Kadota, Y. 1987: A revision of *Aconitum* subgenus *Aconitum* (*Ranunculaceae*) of East Asia. – Utsunomiya.
- Koeva-Todorovska, J. C. 1985: Kariologično proučvane na predstavitelite ot rod *Delphinium* L. v Bălgarija. – God. Sofijsk. Univ. "Kliment Ohridski", Biol. Fak., 2 Bot. **79**: 29-37.
- Krogulevič, R. E. & Rostovceva, T. S. 1984: Hromosomnye čisla cvetkovyh rastenij i Sibiri dal'nego vostoka. – Novosibirsk.
- Kurita, M. 1955: Cytological studies in *Ranunculaceae*, III. The karyotypes of several species in *Delphinium*, *Lycotomum* and *Aconitum*. – Bot. Mag. (Tokyo) **68**: 248-251.
- Langlet, O. F. I. 1927: Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. – Svensk Bot. Tidskr. **21**: 1-17.
- Molero, J. & Blanché, C. 1986a: 9. *Aconitum* L. – Pp. 233-242 in: Castroviejo, S., Laínz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendía, F., Paiva, J. & Villar, L. (ed.) *Flora iberica*, **1** (*Lycopodiaceae-Papaveraceae*). – Madrid.
- & – 1986b: 11. *Consolida* (DC.) S. F. Gray. – Pp. 252-255 in: Castroviejo, S., Laínz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendía, F., Paiva, J. & Villar, L. (ed.) *Flora iberica*, **1** (*Lycopodiaceae-Papaveraceae*). – Madrid.
- Moore, R. J. 1970-1977: Index to plant chromosome numbers for 1968, 1967-1971, 1972, 1973-1974. – *Regnum Veg.* **68, 90, 91, 96**.
- Munz, P. A. 1967a: A synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida*. – *J. Arnold Arbor.* **48**: 30-55.
- 1967b: A synopsis of the Asian species of *Consolida*. – *J. Arnold Arbor.* **48**: 159-202.
- 1968: A synopsis of the Asian species of *Delphinium* sensu stricto. – *J. Arnold Arbor.* **49**: 73-166.
- Nevsckij, S. A. 1937: Rod 524. Živokost' ili špornik – *Delphinium* L. – Pp. 99-183 in: Komarov, V. L. (ed.), *Flora SSSR*, **7**. – Leningrad.
- Nishikawa, T. 1985: Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (8). – *J. Hokkaido Univ. Educ.*, 2B, **35**: 97-111.
- Ornduff, R. 1967-1969: Index to plant chromosome numbers for 1965, 1966, 1967. – *Regnum Veg.* **50, 55, 59**.
- Pleasant, J. M. & Zimmerman, M. 1990: The effect of inflorescence size on pollinator visitation of *Delphinium nelsonii* and *Aconitum columbianum*. – *Collect. Bot. (Barcelona)* **19**: 21-39.
- Pouvreau, A. 1984: Cultures florales: pollinisation et sélection. – Pp. 497-509 in: Pesson, P. & Louveaux, J. (ed.), *Pollinisation et productions végétales*. – Paris.
- Propach, H. 1940: Einige Chromosomenzahlen von Delphinien. – *Gartenbauwissenschaft* **14**: 642-650.
- Rico, E., Sánchez, J. & Amich, F. 1981: Números cromosómicos de plantas occidentales, 100-107. – *Anales Jard. Bot. Madrid* **38**: 265-268.
- Rostovceva, T. S. 1976: Čisla hromosom nekotoryh vidov semejtva *Ranunculaceae* Juss. – *Bot. Žurn.* **61**: 1133-1137.
- 1977: Čisla hromosom nekotoryh vidov rastenij juga Sibiri. II. – *Bot. Žurn.* **62**: 1034-1042.
- 1983: Accessory chromosomes in some plants species. – *Citol. Genet.* **17(3)**: 8-12.
- & Djurjagina, G. P. 1977: Kariologičeskoe izučenie altajskih vidov roda *Aconitum* L. – *Bjull. Glavn. Bot. Sada* **106**: 104-107.
- Sarkar, A. K., Datta, N., Chatterjee, U. & Hazra, D. 1982: Reports. [In: Löve, Á. (ed.), *IOPB chromosome number reports, LXXVI*.] – *Taxon* **31**: 576-579.
- Shang, X. M. & Lee, C. L. 1984: Chromosome studies in 10 species of *Aconitum* in China. – *Acta Phytotax. Sin.* **22**: 378-385.
- Sharma, A. K. & Sarkar, A. K. 1971: Chromosome number reports of plants. [In: Sharma, A. K., Annual report 1967-1968, Cytogenetics Laboratory, Department of Botany, University of Calcutta.] – *Res. Bull. Cytogen. Lab. Dept. Bot. Univ. Calcutta* **2**: 38-48.

- Simon, J., Bosch, M., Blanché, C. & Molero, J. 1995: Reports (481-490). [In Kamari, G., Felber, F. & Garbari, F. (ed.), *Mediterranean chromosome number reports – 5.*] – *Fl. Medit.* **5**: 323-331.
- Soják, J. 1969: *Aconitella* Spach, eine vergessene Gattung der Familie *Ranunculaceae*. – *Folia Geobot. Phytotax.* **4**: 447-449.
- Šopova, M. & Sekovski, Ž. 1981: Chromosome atlas of some Macedonian angiosperms. II. – *God. Zborn. Biol. Fak. Univ. Kiril i Metodij* **34**: 65-76.
- Spach, E. 1838: *Histoire naturelle des végétaux. Phanérogames*, **7**. – Paris.
- Stebbins, G. L. 1971: *Chromosomal evolution in higher plants*. – London.
- Tamura, M. 1967: Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*, VI. – *Sci. Rep. Coll. Gen. Educ. Osaka Univ.* **16**: 13-35.
- Trifonova, V. I. 1990: Comparative biomorphological study of the taxonomy and phylogeny of the genera *Consolida* (DC.) S. F. Gray and *Aconitella* Spach. – *Collect. Bot. (Barcelona)* **19**: 97-110.
- Tumadžanov, I. I. & Beridze, R. K. 1968: K kariogeografičeskomu izučeniju predstavitelej verheal'pijskoj adnival'noj flory bol'sogo Kavkaza. – *Bot. Žurn.* **53**: 48-61.
- Ziman, S. N. & Keener, C. S. 1989: A geographical analysis of the family *Ranunculaceae*. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* **76**: 1012-1049.

## Adresse des auteurs:

C. Blanché, J. Molero, M. Bosch & J. Simon, Laboratori de Botànica, Facultat de Farmàcia, Universitat de Barcelona, Avgda. Joan XXIII s/n, E-08028 Barcelona, Catalogne, Espagne.