

Un hybride méconnu dans la flore des Alpes françaises et italiennes: *Veronica allionii* × *officinalis* et synonymie correcte de quelques *Veronica*

par *G. Bocquet, C. Favarger et P. A. Zürcher*

Conservatoire botanique de Genève et Institut de Botanique,
Université de Neuchâtel

Manuscrit reçu le 14 mars 1967

DOI: <https://doi.org/10.12685/bauhinia.2041>

Introduction

Dans ses «Notes sur quelques Véroniques», R. Ruffier-Lanche (1958) fait observer en particulier ce qui suit: «*Veronica officinalis* a une aire de répartition s'étendant sur la plus grande partie de la zone tempérée du nord de la terre. *Veronica allionii* est une endémique du sud-ouest des Alpes, plus abondante sur le versant italien que sur le versant français des Alpes. En France, son aire de répartition va du sud de la Savoie aux Alpes maritimes, ne s'étendant pas aux Alpes françaises du nord, ni aux Préalpes à l'ouest. Je n'ai jamais vu les deux espèces précitées, ensemble dans la même localité» (c'est nous qui soulignons).

Or, en 1954, l'un des auteurs (C. F.), lors d'une excursion dans les environs de Prali (Alpes Cottiennes), en compagnie du Dr. R. Söllner, découvrit dans la même station, non seulement les deux espèces citées plus haut, mais encore des plantes présentant des caractères intermédiaires entre *V. allionii* et *V. officinalis* que l'on pouvait considérer à première vue comme des hybrides entre ces deux taxa. L'étude du problème fut alors confiée au regretté collaborateur de l'Institut de Botanique de Neuchâtel qu'était J.-P. Brandt¹. Celui-ci parcourut les Alpes maritimes en 1959 avec G. Deleuil, J. Contandriopoulos, C. Favarger et les étudiants en botanique de Neuchâtel, puis les Alpes Cottiennes en 1961 avec L. Zeltner. Dans cinq localités différentes (en plus de celle de Prali) soit quatre dans les Alpes Cottiennes et une dans les Alpes maritimes, Brandt observa la coexistence des *Veronica allionii* et *officinalis* et la présence d'individus intermédiaires par leur morphologie entre ces deux espèces. Que ces derniers fussent des hybrides semblait assez probable; toutefois, il était difficile d'en fournir la preuve. Dans des cas de ce genre une étude cytologique

¹⁾ J.-P. Brandt (1921-1963) fin connaisseur du genre *Veronica*, était aussi un excellent cytologiste et biosystématicien. Il a publié entre autres une remarquable étude sur *Veronica prostrata* L. (Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 84, 1961). Nous adressons une pensée émue à sa mémoire.

peut fournir des renseignements fort utiles, voire, permettre de parvenir à une certitude. Après le décès de J.-P. Brandt, l'étude cytologique et morphologique, que ce collaborateur n'avait pas eu le temps d'achever, fut confiée à l'un de nous (P. A. Z.). Les résultats de ce travail nous ayant convaincus de la nature hybridogène des plantes observées dans les Alpes occidentales, nous fûmes alors préoccupés par un problème de nomenclature. Cet hybride était-il nouveau? Dans ce cas il devenait nécessaire de lui donner un nom et une description originale – Ou bien les plantes associent certains caractères de *V. allionii* à des caractères de *V. officinalis*, correspondaient peut-être au taxon, resté plus ou moins énigmatique, que Villars avait baptisé *V. B. tournefortii*? Dans cette éventualité, il convenait de leur rendre leur état-civil ancien et notre étude avait entre autre pour résultat d'éclairer la véritable nature de *V. B. tournefortii* Villars. Ce problème ne pouvait être résolu que par une étude approfondie de la bibliographie qui fut alors entreprise par l'un de nous (G. B.).

Etude cytologique

Notre matériel consistait en pointes de racines et en boutons floraux fixés par J.-P. Brandt, soit directement sur place, soit au jardin botanique de Neuchâtel où la plupart des individus d'allure intermédiaire, récoltés dans les Alpes occidentales, avaient été mis en culture en compagnie de leurs parents présumés. Malheureusement il faut bien convenir que les fixations n'étaient pas excellentes car les flacons contenant les boutons floraux dans le liquide de Carnoy avaient séjourné pendant plusieurs semaines à la température ordinaire. D'où quelques difficultés dans les comptages chromosomiques et l'interprétation des images. Notre première tâche fut de déterminer le nombre chromosomique des individus de *V. officinalis* et de *V. allionii* croissant dans les Alpes Cottiennes et Maritimes.

Le *Veronica officinalis*, dont l'aire de distribution, eurasiatique, est très vaste, possède, semble-t-il, deux «races chromosomiques» dont l'une diploïde ($n=9$) a été découverte par Böcher (1944) dans l'île de Gotland, tandis que l'autre, tétraploïde ($n=18$), paraît beaucoup plus répandue: Islande, Carélie, Jütland, Faeroes, Italie du Nord (Bologne), d'après Böcher (op. cit.), encore que son aire exacte n'ait pas été délimitée. Selon nos observations, les plantes du S-W des Alpes appartiennent à la race tétraploïde. Voici le détail de nos observations:

V. officinalis L.

Localité	n	2n
Prali		36 ± 2
Mélézet	18 (fig. 1)	
Mt. Cenis	18 ± 1	
Boréon	18 ± 2	

Seule la qualité médiocre des fixations nous a empêchés de trouver partout $n=18$, et il paraît certain que c'est bien là le nombre gamétique de ce taxon dans les Alpes occidentales.

Le nombre chromosomique de *Veronica allionii* Vill. n'a pas été publié jusqu'ici à notre connaissance. Il fut déterminé par J.-P. Brandt, comme en témoignent ses notes. Nous avons tenu toutefois à vérifier ses observations. Nos résultats sont consignés ci-après:

Veronica allionii Vill.

Localité	n	2n
Val Faetto	9 (fig. 2)	
Alpes Cottiennes ²⁾		18 (fig. 3)
Mt. Cenis	9	

Ainsi donc, le *V. allionii* est un taxon diploïde. Avec son nombre chromosomique bas et son aire restreinte, cette espèce représente probablement dans la flore alpine un endémisme par conservation. Nous reviendrons plus loin sur la nature de cet endémisme.

Puisque *V. allionii* est diploïde et *V. officinalis* tétraploïde dans les Alpes occidentales, il s'ensuit évidemment que l'hybride entre ces deux taxa doit être triploïde et posséder un nombre chromosomique de $2n=27$. Or l'examen des mitoses, dans le méristème radiculaire des plantes à morphologie intermédiaire de deux localités différentes, à savoir Intritti et Val Faetto, nous a permis de dénombrer exactement $2n=27$ (fig. 4). L'étude de la méiose a été fort instructive elle aussi. A la métaphase I (matériel d'Intritti et matériel du Boréon) on observe dans les cas les plus favorables 9 bivalents et 9 univalents (fig. 6). Les univalents semblent se répartir au hasard, la plupart d'entre eux n'étant pas compris dans la plaque équatoriale. Lors de l'anaphase I, les univalents se rendent au pôle le plus proche, mais certains d'entre eux n'y parviennent pas à temps et seront perdus dans le cytoplasme. La distribution des chromosomes dans les 2 noyaux-fils est toujours inégale. Nous avons étudié cette répartition dans une cinquantaine de cellules-mères et voici nos résultats:

Répartition	Nb. de cellules
9-2-16	1
10-1-16	1
10-2-15	1
11-16	2
11-1-15	1
11-2-14	1
12-15	9
12-1-14	6
12-2-13	2
13-14	22
13-1-13	4

11-2-14 signifie: 11 chromosomes d'un côté,
2 chromosomes perdus dans le cytoplasme,
14 chromosomes de l'autre côté.

²⁾ Plante reçue du jardin botanique de Lausanne.

Dans 17 cellules-mères sur 50 (soit 34 %), il y a un à deux chromosomes perdus dans le cytoplasme. Le 98 % des noyaux-fils présentent un nombre de chromosomes différent de 9 ou de 18; lorsque ce nombre est de 9 (2% des noyaux) il n'est pas absolument certain que ces chromosomes appartiennent à un même génome. Bien que nous n'ayons pu étudier avec précision la division II, tout porte à croire que celle-ci est également tout à fait irrégulière. En effet la proportion de cellules-mères donnant naissance à plus de 4 microspores atteint 60 %. Les tétrades sont donc le plus souvent remplacées par des pentades ou des hexades (fig. 6), dont les cellules sont inégales.

Nous avons observé en outre un manque de simultanéité dans le déroulement des diverses phases de la méiose:

1. dans une même cellule où par exemple on aperçoit cinq paires de chromosomes en train de se séparer alors que tous les autres chromosomes sont déjà au pôle.
2. dans une même anthère, où l'on peut rencontrer des cellules-mères à tous les stades de la méiose.

Le pollen paraît presque complètement avorté. Sur le vivant (Brandt, «in litteris») les grains se montrent «petits, transparents, mal formés, offrant une différence nette avec ceux de *Veronica officinalis* qui sont réguliers, allongés, opaques et beaucoup plus grands». Nous avons aussi étudié le pollen sur des échantillons d'herbier, soit par la technique de Hrishi et Müntzing, 1960, soit en écrasant légèrement deux ou trois anthères dans une goutte d'acide acétique à 40 %. Cette dernière méthode révèle des différences très frappantes. Les grains de pollen de *V. officinalis* et de *V. allionii* ont un contour circulaire à légèrement trilobé (suivant qu'ils se présentent en vue équatoriale ou polaire) et montrent une exine finement granuleuse³⁾. Par contre le pollen des plantes à morphologie intermédiaire est ratatiné. Les grains sont plus petits, à contour elliptique, et présentent sur une de leurs faces une saillie ressemblant à une anse épaisse, creusée en son milieu, et suivant son grand axe, d'une boutonnière (aperture?). L'exine est lisse, les grains paraissent vides et sont accompagnés de nombreux grains plus petits, de taille irrégulière.

Enfin il convient de mentionner que les véroniques «intermédiaires» sont complètement stériles. Les ovaires ne s'accroissent presque pas après la floraison et restent inclus dans le calice. Nous n'avons jamais observé de capsules normalement développées. Les trois ou quatre capsules que nous avons vues ressemblaient par leur forme à celle de *V. officinalis*, toutefois, elles étaient beaucoup plus petites, et les graines qu'elles contenaient étaient avortées, paraissant vides.

Les caractères cytologiques mentionnés ci-dessus sont bien ceux que l'on peut s'attendre à rencontrer dans un hybride. Toutefois on pourrait nous objecter que les plantes triploïdes à $2n=27$ et à méiose irrégulière sont des auto-triploïdes, soit de *V. officinalis*, soit de *V. allionii*. Cette hypothèse nous paraît incorrecte pour les raisons suivantes:

³⁾ La dimension n'est pas la même dans les deux espèces. Chez *V. officinalis* (tétraploïde), le grand diamètre mesure 6,8 divisions du micromètre, alors qu'il atteint 5,6 divisions chez *V. allionii*. Le rapport des volumes *V. allionii* / *V. officinalis* est de 1:1,7 environ. Mais nous n'avons pas procédé à une étude biométrique.

1. Par leur morphologie, les plantes triploïdes sont nettement intermédiaires entre *V. officinalis* et *V. allionii*.
2. Il serait bien étrange que des autotriploïdes se rencontrent toujours là où se trouvent réunies les deux espèces (*V. officinalis* et *V. allionii*).
3. Si les plantes à méiose irrégulière étaient des autotriploïdes, il semble bien qu'on devrait observer à la division I une certaine proportion de trivalents, voire 9 trivalents.

Bien que nous ayons apporté tous nos soins à la recherche de trivalents, nous n'avons pu en observer de façon indiscutable. Tout se passe au contraire comme si l'un des génomes de la plante à $2n=27$ ne présentait aucune affinité avec les 2 autres.

Comme il est très probable que les plantes tétraploïdes de *V. officinalis* sont des autotétraploïdes (en effet, la plante diploïde observée par Böcher dans l'île de Gotland, ne diffère pas sensiblement par sa morphologie des plantes tétraploïdes) il paraît évident que les 9 chromosomes qui à la méiose de nos plantes intermédiaires des Alpes occidentales, n'ont pas d'affinité avec les autres et restent à l'état d'univalents sont ceux de *V. allionii*. Par contre les deux autres génomes dont les chromosomes s'apparentent, n'offrent pas entre eux de différences structurales, ce qui nous confirme dans l'idée que le *V. officinalis* tétraploïde est un autotétraploïde.

La conclusion à tirer de tout ce qui précède est que les plantes intermédiaires observées dans les Alpes françaises et italiennes sont d'authentiques hybrides entre *V. officinalis* et *V. allionii*.

Morphologie des hybrides

Les principaux caractères distinctifs des *Veronica allionii*, *officinalis* et *V. allionii × officinalis* sont résumés dans le tableau page 234.

(Les caractères communs à ces trois taxa ne sont pas mentionnés).

Il est probable que l'observation microscopique fera découvrir encore d'autres différences, mais celles que nous avons relevées sont amplement suffisantes pour nous permettre d'affirmer que les trois taxa sus-nommés sont distincts et très reconnaissables aussi bien dans la nature qu'en herbier, ainsi qu'en fait foi la fig. 7 (photographie). Une autre conclusion qui se dégage de l'étude morphologique, est, que l'hybride tient vraiment le milieu entre ses parents dans presque tous les caractères. Certes, toutes les plantes hybrides ne sont pas identiques, certaines se rapprochent davantage de *V. officinalis* (exemples: Agape; Val Faetto) mais la plupart d'entre elles sont vraiment intermédiaires entre leurs deux parents.

Distribution de l'hybride *V. allionii* x *officinalis*

D'après les recherches sur le terrain de J.-P. Brandt et d'après les nôtres, l'hybride n'est pas fréquent, mais il faut convenir que nous n'avons pu le rechercher systématiquement sur toute l'étendue de l'aire commune aux *V. allionii* et *V. officinalis*. La première de ces deux espèces étant plus commune à

*V. officinalis**V. allionii*
× *officinalis*

Organe:	<i>V. allionii</i>	<i>V. officinalis</i>	<i>V. allionii</i> × <i>officinalis</i>
Trige:	glabre	velue-hirsute à poils nombreux atteignant en longueur le diamètre de la tige	± pubescente, à poils clairsemés, plus courts que le diamètre de la tige
Feuilles:	ovales à suborbiculaires, coriaces, entières à finement dentées, glabres, de $1,5 \times 1,0$ cm env., souvent plus petites encore et ± pliées en long	ovales à oblongues-obovales, molles, dentées-écrinélées, pubescents, de $2,5 \times 1,5$ cm env., souvent plus grandes	oblongues-obovales, subcoriacées, finement dentées, ciliées, à poils clairsemés sur les faces, de $2 \times 1,2$ cm environ
Grappes:	denses, à 50-60 fleurs	lâches, spiciformes, à 15-25 fleurs	assez lâches, à 25-35 fleurs
Hampe florale:	à poils courts, crépus, recourbés vers le haut	à poils longs, étalés	à poils crépus, plus longs que dans <i>V. allionii</i>
Bractées et sépales:	ciliés-glanduleux, avec quelques poils glanduleux sur les faces	densément velus - glanduleux	à poils glanduleux, moins nombreux et plus courts que chez <i>V. officinalis</i>
Corolle:	grande (3-4 fois plus longue que le calice), ± fermée, bleu foncé, à lobes latéraux et inférieur oblongs	petite (2,5 à 3 fois plus longue que le calice) lilas pâle, veinée de pourpre, étalée, à lobes ovales ou orbiculaires	médiocre (3 fois plus longue que le calice), étaillée, bleu clair à lilacine, veinée de pourpre, à lobes latéraux lancolés
Anneau de poils de la gorge:	dense, à poils longs	lâche, à poils courts	intermédiaire
Anthères:	2-2,5 mm	1,0 à 1,5 mm	1,5-2 mm
Capsule:	plus longue que large, obovale	plus large que longue, triangulaire - obcordée	non développée; (pas plus grande que l'ovaire)

l'étage alpin et la seconde au subalpin, c'est surtout à l'horizon de transition (Favarger, 1966) qu'on peut s'attendre à le rencontrer. Voici les localités où cet hybride a été décelé jusqu'à maintenant:

France: Alpes maritimes, en dessous de la Cascade du Boréon et du Lac Tre Colpas

Italie: Alpes Cottiennes: au-dessus de Prali (Val Germanasca)
au-dessus d'Agape (» »)
Intritti (» »)
Mélézet (Valle Stretta)
Val Faetto

L'examen d'un lot de plantes de l'herbier de Turin (TO) obligamment prêté par M. le professeur Peyronel, nous a permis de découvrir deux autres localités. En effet, parmi les exsiccata classés sous *V. officinalis*, deux feuilles se rapportent incontestablement à l'hybride. L'examen du pollen a confirmé notre diagnostic. Il s'agit des échantillons suivants:

Perrero: pascoli alle falve del M. Muretto sopra l'alpe Castelletto
29-7-1937 leg. P. Fontana

Giaveno: pascoli tra l'alpe Giaveno e il colle del Vento
30-7-1928 leg. P. Fontana

La carte de la page 360 situe les localités où l'hybride a été observé par rapport à l'aire de *V. allionii*⁴.

Les stations où se rencontre l'hybride sont en général des clairières ou des lisières de bois de mélèzes. Dans la forêt, le *Veronica officinalis* fait partie du cortège d'espèces ± acidophiles (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium Myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum*, *Luzula nivea*, *Sieversia montana*, *Antennaria dioeca*), tandis que *V. allionii* est plus fréquent dans les prairies voisines, en compagnie de *Dianthus neglectus*, *Senecio Doronicum*, *Lychnis flos Jovis*, etc.

Considérations générales

Avant de passer au problème de nomenclature que nous avons évoqué dans l'introduction, il n'est pas inutile d'examiner brièvement la portée de nos résultats. L'existence d'un hybride viable entre *V. allionii* et *V. officinalis* montre que les deux taxa offrent une certaine parenté et confirme l'opinion de Römpf (1928) qui les a placés dans le même groupe.

⁴) Cette carte a été établie sur la base d'une soixantaine d'échantillons des herbiers de Genève, Neuchâtel et Turin, et d'après nos observations dans la nature. Elle n'est évidemment pas complète.

Cependant, comme l'hybride est complètement stérile et que le génome de *V. allionii* ne s'apparie pas avec ceux de *V. officinalis*, il semble bien que ces génomes se sont assez profondément différenciés. Il ne faut pas oublier d'autre part que la stérilité est due principalement au fait que l'hybride est triploïde. La stérilité de l'hybride fait qu'il ne semble pas promis à un avenir très brillant. S'il se maintient là où il a pris naissance, cela est dû sans doute au fait que, à l'instar de ses parents, il se propage par voie végétative, grâce à ses tiges rampantes et radicantes. Il conviendrait d'étudier de façon expérimentale si par hasard l'hybride ne serait pas fertile, par «back crossing» avec l'un de ses parents, ce qui pourrait conduire à une introgression. Toutefois les anomalies profondes de la méiose rendent cette hypothèse assez peu probable, à condition toutefois qu'elles affectent la mégasporogénèse aussi sévèrement que la formation du pollen. Si celui-ci est totalement stérile, cela tient sans doute moins aux chromosomes perdus dans le cytoplasme qu'à la formule chromosomique non balancée des microspores, celles-ci recevant à côté d'un génome de *V. officinalis* (à supposer qu'il soit complet) un nombre variable de chromosomes de *V. allionii*. Certes, un tel hybride pourrait un jour donner naissance par redoublement de son nombre chromosomique à un autoallohexaploïde stable et fertile. Mais cela supposerait l'existence de noyaux de restitution chez le triploïde. Or, dans le cas particulier, cela paraît peu probable, car les bivalents de *V. officinalis* se séparent assez régulièrement et se répartissent entre les deux pôles.

A quel moment dans l'histoire se place la genèse de l'hybride *V. allionii* × *officinalis*? Avant de tenter de répondre à cette question, il convient de passer en revue les espèces du groupe *officinalis* de Römpf. Ce sont *V. onoei* Franch. et Sav. (montagnes du Japon), *V. officinalis* (Eurasie, des îles Britanniques au Caucase et à l'Iran), *V. allionii* (Alpes du Sud-Ouest) et *V. dabneyi* (Açores). Ces espèces sont presque entièrement allopatriques et dérivent probablement d'un ancêtre commun. Il est vraisemblable que les taxa *V. allionii* et *V. officinalis* (race diploïde) ont pris naissance au Tertiaire par différenciation («gradual speciation»). Par conséquent, l'espèce des Alpes occidentales (*V. allionii*) serait un taxon schizoendémique. Plus tard, peut-être au moment des glaciations, le *V. officinalis* a donné naissance, par doublement de ses chromosomes, à la race tétraploïde. Celle-ci aurait refoulé la race primitive diploïde en quelques territoires où actuellement elle fait figure de relique (île de Gotland). Il serait intéressant d'étudier au point de vue cytologique les populations de *V. officinalis* des Balkans, de l'U.R.S.S., du Caucase et de l'Iran comme il serait précieux de connaître le nombre chromosomique de *V. dabneyi* des Açores. A la suite de la reconquête des Alpes par la forêt, la véronique officinale tétraploïde a pénétré dans le territoire du *V. allionii*, devenant plus ou moins sympathique avec elle. C'est de cette rencontre tardive que serait né l'hybride *V. allionii* × *officinalis*, dont l'origine est sûrement assez récente et en tous cas postglaciaire. Si nous insistons quelque peu sur ce processus, c'est parce qu'il cadre avec une hypothèse que nous avons défendue à plusieurs reprises (Favarger 1962 et 1964) pour expliquer l'origine de polyploïdes récents (néopolyploïdes) actuellement localisés en certains points des Alpes. Selon nous, ces polyploïdes se sont formés à la suite d'un croisement entre un taxon resté sur place pendant les glaciations et un taxon réimmigré à la fin des périodes glaciaires.

Dans le cas particulier des vénoriques qui nous occupent, il est hautement probable que le *V. allionii* a enduré les glaciations presque sur place, dans les Alpes maritimes. S'il est vrai que le *V. officinalis* tétraploïde a pris naissance pendant les glaciations, cela ne peut guère s'être passé ailleurs que dans le territoire compris entre les glaciers nordiques et alpins en Europe centrale. L'immigration dans les Alpes de ce taxon est postglaciaire, elle a peut-être aussi été favorisée par l'homme (reboisement).

L'épithète de schizoendémique appliquée au *V. allionii* repose sur l'idée que cette espèce était autrefois un vicariant vrai du *V. officinalis* diploïde. Ce schizoendémisme est certainement ancien comme le prouve le haut degré de différenciation morphologique et génétique manifesté aujourd'hui par ces taxa. On pourrait évidemment supposer aussi que *V. allionii* est plus près de la souche primitive du groupe que *V. officinalis* et que sa position systématique est assez isolée. Dans ce cas, *V. allionii* serait une paléoendémique sensu stricto. Pour le moment il est difficile de donner un argument décisif en faveur de l'une ou de l'autre de ces hypothèses. Quant au *V. onoei* du Japon, qui est tétraploïde (Cf. Darlington et Wylie, 1955) ce serait un taxon apoendémique.

Le problème de nomenclature

Position du problème

Lorsque nous avons découvert l'hybride *V. allionii* × *officinalis* nous avons d'abord pensé qu'il était nouveau pour la science, car nous n'avions pas trouvé mention d'un tel taxon dans la bibliographie. Mais en examinant les flores à notre disposition, nous avons été frappés par la mention d'une variété *tournefortii*, rattachée par les uns (Grenier et Godron 1850) à *V. allionii*, et par les autres (Rouy et Foucaud, 1909) à *V. officinalis*. Cette hésitation des auteurs montrait, à elle seule, que la plante en question avait des caractères intermédiaires entre ceux des espèces précitées.

Mais la situation est rendue plus compliquée encore par la description dans la flore de Candolle (1805, t. III p. 462) d'un *Veronica dubia*, d'après un échantillon de l'Herbier de Desfontaines. Ce *V. dubia* diffère (selon de Candolle) du *V. tournefortii* par ses feuilles glabres. Loiseleur-Deslongchamps (1828) met le *V. dubia* de de Candolle en synonymie avec *V. officinalis*, mais remarque ceci à propos de *V. tournefortii*: «vix distinguenda uti varietas minus pilosa et quasi intermedia inter *V. Allionii* et *V. officinalis* sed sine dubio ad ultimam referenda.» En face de cette situation confuse, il convenait d'étudier le protologue et si possible de retrouver le type du *V. tournefortii*. Cette enquête a été faite par l'un de nous (G. B.). Elle a permis entre autres de clarifier la nomenclature d'un groupe de vénoriques.

Synonymie correcte des *Veronica allionii* Villars,
V. tournefortii (Villars) Schmidt et *V. persica* Poiret⁵

1. *Veronica allionii* Villars emend. Villars, Hist. Pl. Dauphiné 2 : 8 (1787) var. *allionii*;
V. allionii Villars, Prosp. : 20. (1779), pp.; Fl. Delph. : 1. 1785;
V. pyrenaica Allionii, Fl. Ped. 1 : 73. (1785); 3. tab. 46. fig. 3.

Néotype: in «herb. Villars» à Grenoble, du Mont Cenis, leg. Villars.
Échantillon conforme au protologue et qui a toutes les chances d'être le véritable type.

Le nom de *Veronica allionii* s'applique, selon le protologue, à une plante à tiges presque ligneuses à la base, glabres, à feuilles glabres, lisses, un peu charnues, ovales, entières ou un peu crénelées, à inflorescence dense, à fleurs grandes et foncées.

Nous reparlerons du *V. allionii* en traitant le taxon suivant, le *V. tournefortii*. Quant au *V. pyrenaica* Allioni, il s'agit bien de la même plante dauphinoise que le *V. allionii* Villars. L'excellente illustration qui accompagne le protologue en fait foi. De plus, c'est un nom superflu, puisque Allioni cite en synonymie l'espèce de Villars.

2. *Veronica tournefortii* (Villars) F. W. Schmidt, Fl. Boëm. Cent. 1 n° 12 : 7. (1793), quoad syn.;
Veronica allionii Villars emend. Villars var. *tournefortii* Villars, Hist. Pl. Dauphiné 2 : 9. (1787);
Veronica allionii var. *vestita* Grenier et Godron, Fl. France 2 : 591. (1850), nom. superfl.;
Veronica officinalis var. *tournefortii* (Villars) Reichenbach, Icon. Fl. Germ. Helv. 20; 49. (1862), quoad syn. et exclud. tab. 85. fig. 3; Rouy, Fl. France 11 : 41. (1909).

Néotype: un échantillon de Villars, sans date ni provenance, portant la mention: «*Veronica tournefortii* var. *Ver. Allionii* Vill. fl. Delph. vol. 2 p. 8 Dedit Villars» appartenant à l'herbier de Ventenat (G); il s'agit probablement du type, donné à Ventenat et qui manque à Grenoble (renseignement aimablement communiqué par M. Breistroffer, conservateur des herbiers de Grenoble). Cet échantillon est parfaitement conforme au protologue.

Ce nom s'applique à une plante à feuilles ovales, pubescentes, à tiges pubescentes, à inflorescence plus allongée, plus lâche et à fleurs moins intensément colorées que celles du *V. allionii* typique. On remarquera que de telles plantes se situent morphologiquement entre les *V. allionii* et *officinalis* typiques. Le *V. officinalis* a en effet des tiges herbacées et pubescentes, des feuilles pubescentes finement dentées, des inflorescences assez lâches et allongées avec des fleurs plutôt petites et assez pâles.

En 1779, Villars décrit son *Veronica allionii* dans les termes suivants: «caule repente, fruticuloso; foliis hirsutis, serratis, spicis erectis». Cette diagnose

⁵⁾ S'il est question ici du *V. persica* Poiret, c'est que la nomenclature de ce taxon est liée à celle de *V. tournefortii*.

ne se rapporte que partiellement au *V. allionii* typique, qui a bien une tige ligneuse à la base mais qui a des feuilles glabres.

En 1785, il mentionne la plante «in pratis alpinis Oisans, Briançon, etc.», dans son *Flora delphinalis*, sans description.

En 1787, dans l'*Histoire des plantes de Dauphiné*, il mentionne avec descriptions, localités et commentaires, 25 véroniques. Les trois premières sont:

1. *Veronica spicata* L.
2. *V. allionii* Fl. Delph. p. 1
- B. *V. tournefortii* Prosp. 20
3. *V. officinalis* L.

Il établit d'abord une distinction entre la plante décrite dans le *Prospectus en 1779*: «caule repente, spicis erectis, foliis hirsutis» et celle citée dans la *Flora delphinalis* (1785): «caule repente fruticuloso, spicis erectis, foliis glabris». Dans ses premières observations, il avait donc confondu deux taxa voisins, qu'il sépare. De là notre citation d'auteur: *Veronica allionii* Villars emend. Villars.

Il maintient sous *V. allionii* (ou comme nous dirions actuellement sous *V. allionii* var. *allionii*) les plantes à tiges nettement ligneuses, à tiges et feuilles glabres, dont les «fleurs bleues forment des épis touffus, bien garnis, d'un pouce de long».

Sous la lettre «B. *Veronica tournefortii*», il note «La variété B. diffère par ses tiges moins dures, souvent un peu velues; ses feuilles sont plus allongées, velues et plus étroites, ses épis sont moins denses et la couleur moins foncée est d'un bleu pâle, au lieu que celles de l'espèce précédente sont d'un bleu foncé.»

Nous estimons que, malgré le mot «espèce» de la dernière phrase, malgré la répétition du nom du genre et en dépit de l'opinion des différents auteurs, il faut considérer l'épithète *tournefortii* comme publiée avec le rang de variété.

Nous justifions cette interprétation par les considérations suivantes:

1. Villars numérote chacune de ses espèces avec soin. Il emploie, de plus, fréquemment la notation B. C. D., etc. pour distinguer des variétés. Cette notation correspond aux β , γ , δ plus généralement employés.

Or, le «B. *Veronica. tournefortii*» n'est pas numéroté, mais est précédé de la lettre B. Il faut également remarquer le point qui suit le nom de genre: ce point est inhabituel dans l'ouvrage et Villars est un auteur méticuleux à l'extrême. Cette typographie particulière correspond donc à un cas particulier: ailleurs, Villars ne donne pas, en effet de nom à ses variétés. Il s'en explique dans sa préface (2 : XV): «il serait peut-être imprudent de vouloir trop s'étendre sur les variétés, avant d'avoir fait connaître les espèces».

2. Villars mentionne clairement la «variété B.» Or sa préface au volume 2, aussi bien que la rubrique «variété» de son glossaire (1 : 106-107) montrent qu'il avait de la variété, et de la variation, une idée presque moderne. De toute manière, ses conceptions étaient précises.

3. Villars mentionne, en note infrapaginale (2 : 7 et 8), que le genre *Veronica* comporte 17 espèces vivaces: s'il comptait la var. *tournefortii* pour une espèce, il y en aurait 18.

4. Villars oppose les deux plantes ensemble au *V. officinalis*. Il n'en fait donc pas deux entités véritablement distinctes.

3. *Veronica persica* Poiret in Lam. Encycl. 8 : 542 (1808);

V. tournefortii Gmelin, Fl. Bad. 1 : 39 (1805);

V. buxbaumii Tenore, Fl. Nap. 1 : 7 (1811);

V. hospita Mertens et Koch in Röhling, Deutschl. Fl. ed. 2, 1 : 332 (1823), nom. illeg.

Veronica tournefortii Gmelin est le plus ancien nom attribué à ce taxon: on l'a généralement repoussé en raison de l'homonyme antérieur supposé, le *V. tournefortii* Villars. Or, nous venons de montrer qu'en réalité Villars décrit une variété: c'est donc à cause de la combinaison de F. W. Schmidt, le *V. tournefortii* (Villars) F. W. Schmidt, que le nom de Gmelin doit être rejeté.

Le nom à employer reste donc *Veronica persica* Poiret, qui, malgré une diagnose peu claire semble bien se rapporter au même taxon que le nom de Gmelin.

Remarquons qu'il ne nous faut retenir de Schmidt que son transfert et sa synonymie: il a appliqué l'épithète de Villars à des plantes appartenant au *V. officinalis* et dans un tout autre domaine floristique que celui de Villars.

Viennent ensuite en synonymie le *V. buxbaumii* Tenore, qui est légitime et dont la description s'accompagne d'une bonne figure, et le *V. hospita*. Ce dernier est illégitime parce que superflu: les auteurs citent en effet les *V. tournefortii* Gmelin, *persica* Poiret et *buxbaumii* Tenore.

Conclusion

1. Le nom de deux des taxa reste inchangé: *Veronica persica* Poiret et *V. allionii* Villars emend. Villars.

2. La plante intermédiaire entre le *V. officinalis* et le *V. allionii* n'a pas été décrite à l'origine au rang d'espèce. Elle est faussement citée *V. tournefortii* Villars. Au rang d'espèce, elle doit s'appeler *V. tournefortii* (Villars) Schmidt; au rang de variété: *V. allionii* Villars emend. Villars var. *tournefortii* Villars.

3. L'échantillon découvert par l'un de nous (G. B.) dans l'herbier Ventenat (néotype du *V. tournefortii* [Villars] Schmidt) ressemble tout à fait aux plantes hybrides récoltées au Piémont et dans les Alpes maritimes par Brandt et nous-mêmes. De plus l'examen du pollen du type a révélé que le 100 % des grains était avorté, comme dans l'hybride décrit dans notre première partie. Il s'ensuit qu'il y a identité entre le *V. tournefortii* et l'hybride *V. allionii* × *officinalis*. Le protologue du *V. tournefortii* correspond aussi à notre hybride, avec une seule réserve: Villars ne parle pas des capsules avortées, ce détail, important surtout au point de vue biologique et génétique, semble avoir échappé à l'auteur de l'*Histoire des plantes du Dauphiné*. Notre hybride doit donc s'appeler

× *V. tournefortii* (Villars) Schmidt = *V. allionii* × *officinalis*

4. Si le taxon que nous avons observé dans les Alpes occidentales n'est pas nouveau pour la science (et cela en dit long sur la perspicacité de Villars), du moins notre étude a-t-elle pour résultat de résoudre un petit problème taxonomique en révélant la véritable nature du *Veronica tournefortii*.

Remerciements

Les auteurs remercient ceux qui ont facilité les présentes recherches:

Le Fonds national suisse de la recherche scientifique qui a subventionné un voyage d'étude aux Alpes Cotttiennes en 1954.

Les professeurs J. Miège (Genève), B. Peyronel (Turin), M. M. Breistroffer (Grenoble) qui nous ont obligamment prêté des échantillons d'herbier ou donné des renseignements.

Résumé

1. Des plantes intermédiaires par leur morphologie entre les *Veronica allionii* et *V. officinalis* ont été observées dans les Alpes Cotttiennes (Italie) et maritimes (France), dans des stations où les populations de ces deux espèces voisinent.
2. Le nombre chromosomique du *V. allionii* Villars est déterminé pour la première fois ($N=9$, $2N=18$), celui du *V. officinalis* est de $N=18$ ou $2N=36$, dans les Alpes occidentales. Le nombre chromosomique des plantes intermédiaires est de $2N=27$.
3. L'étude cytologique des plantes intermédiaires triploïdes montre à la méiose des anthères un comportement d'hybride: à la métaphase I, il y a 9 bivalents et 9 univalents, les univalents se répartissent au hasard; 1 à 2 chromosomes sont souvent perdus dans le cytoplasme (34 % des cellules mères). Le 60 % des cellules mères donne naissance à des pentades ou hexades; les grains de pollen sont avortés. Les plantes intermédiaires sont stériles, leur capsule ne se développe pas.
4. La plupart des caractères morphologiques de l'hybride *V. allionii* \times *officinalis* sont intermédiaires entre ceux des parents.
5. L'hybride *V. allionii* \times *officinalis* correspond au protologue de la var. *tournefortii* Villars du *V. allionii*. Il ressemble aussi au type de cette variété qui est représenté par un échantillon donné par Villars à Venterat et se trouvant à Genève. Par conséquent l'hybride *V. allionii* \times *officinalis* doit s'appeler \times *V. tournefortii* (Villars) Schmidt.
6. La nomenclature des *V. allionii*, *V. tournefortii* et *V. persica* est précisée.
7. *V. allionii* est une espèce endémique des Alpes occidentales, née probablement au Tertiaire. L'hybride a dû prendre naissance après les glaciations, lorsque le *V. officinalis* tétraploïde a envahi le territoire du *V. allionii*.

Index bibliographique

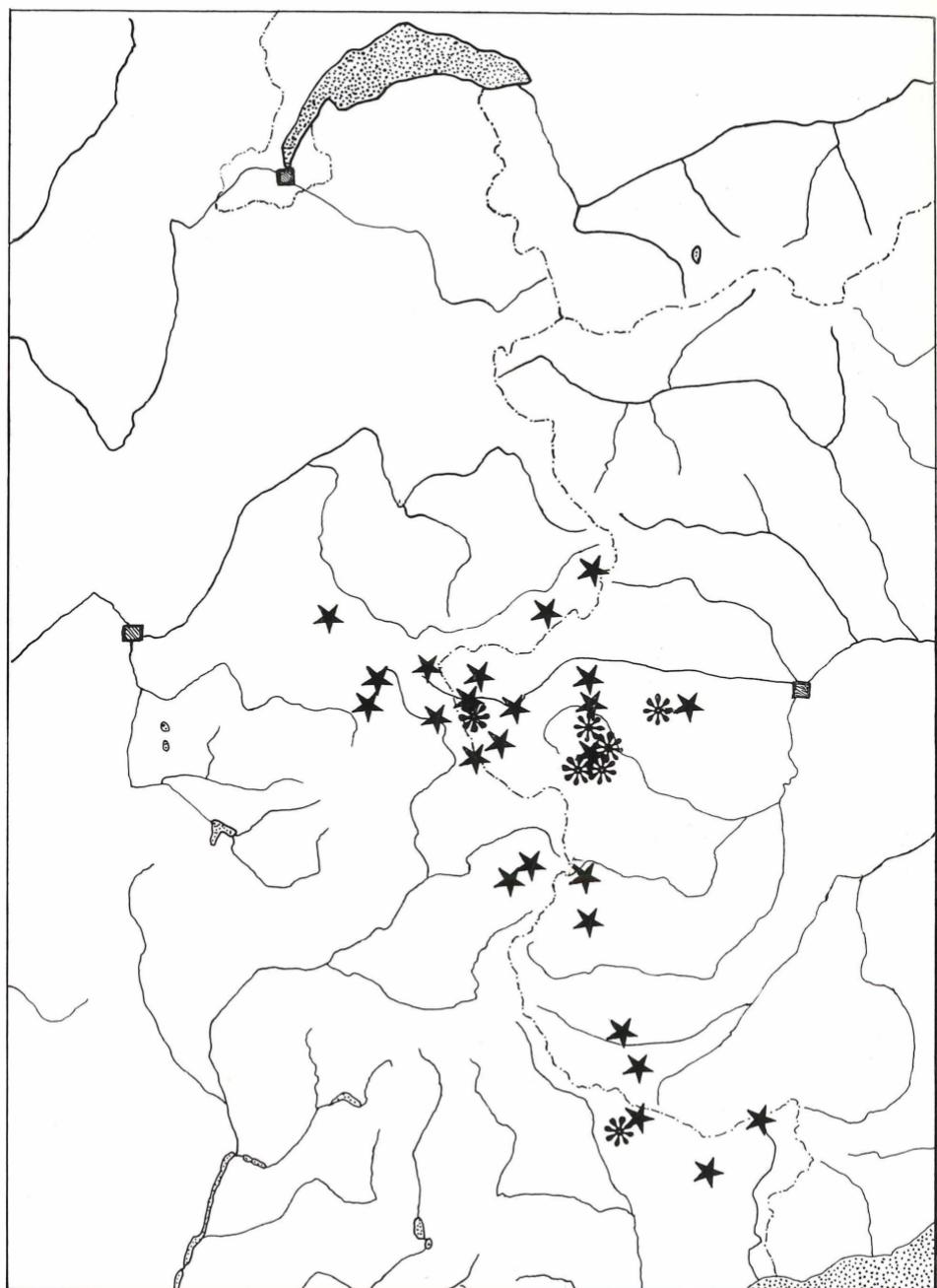
- 1944 Böcher, T. W.: The leaf Size of *Veronica officinalis* in Relation to Genetic and Environmental Factors. Dansk. Bot. Arkiv, vol. 1, p. 1-20.
- 1948 Breistroffer, M.: Sur les dates exactes de parution de quelques livres botaniques publiés par D. Villars et de Lamarck. Proc. Verb. Mens. Soc. Dauph. Ethnol. Archéol., vol. 24, no 181, sans p. (février 1948).
- 1815 de Candolle, A. P.: Flore Française, vol. 6, p. 1-662.
- 1955 Darlington, C.D. et Wylie, A.P.: Chromosome Atlas of Flowering Plants, p. 1-519.
- 1962 Favarger, C.: Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. Rev. Cytol. et Biol. végét., vol. 25, p. 397-410.
- 1964 ——— Die zytotaxonomische Erforschung der Alpenflora. Ber. Deutsch. Bot. Ge-sellsch., vol. 77, p. 73-83.
- 1966 ——— Flore et végétation des Alpes, 2e édit. vol. 2, p. 1-301.
- 1850 Grenier, M. et Godron, M.: Flore de France, vol. 1, p. 1-766.
- 1960 Hrishi, N. J. et Müntzing, A.: Structural heterozygosity in *Secale kuprianovii*, Hereditas, vol. 46, p. 745-752.
- 1828 Loiseleur-Deslongchamps, J. L. A.: Flora Gallica, vol. 1, p. 1-407.
- 1928 Römpf, H.: Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica*, p. 1-172.
- 1909 Rouy, G. et Foucaud, J.: Flore de France, vol. 11, p. 1-429.
- 1958 Ruffier-Lanche, R.: Notes on some Veronicas. Baileya, vol. 6, p. 55-57.
- 1793 Schmidt, F. W.: Flora boëmica. inchoata. Prague.
- 1785 Villars, D.: Flora delphinalis... Grenoble.
- 1787 ——— Histoire des plantes du Dauphiné, vol. 2, Grenoble, Lyon, Paris.
- 1799 ——— Prospectus de l'histoire des plantes du Dauphiné, Grenoble, Imprimerie royale.

Les illustrations se trouvent dans les pages 360 à 362.

Tiré à part publié le 20 août 1967

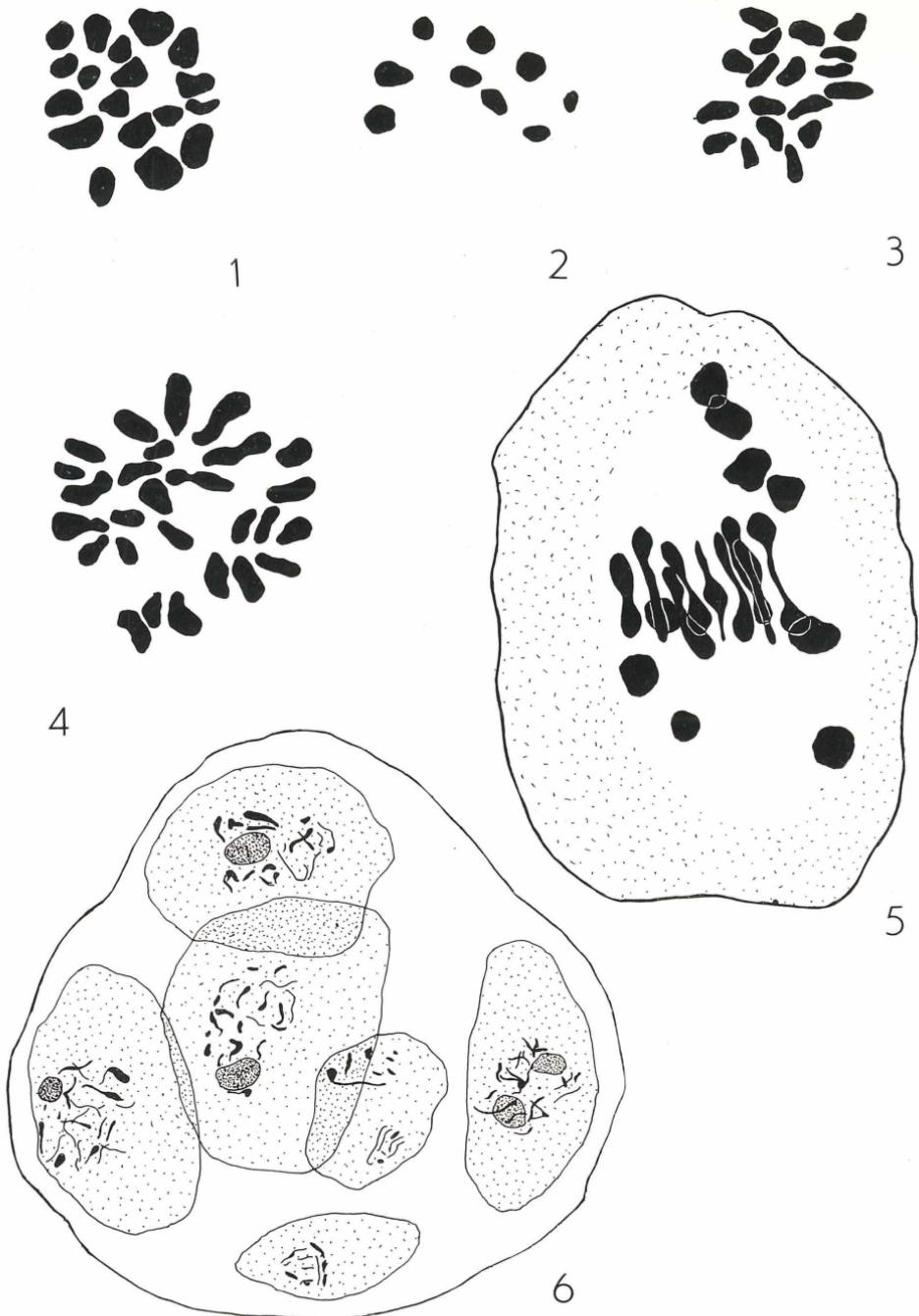
Tafel 1

G. Bocquet, C. Favarger et P. A. Zürcher



★ *Veronica allionii*

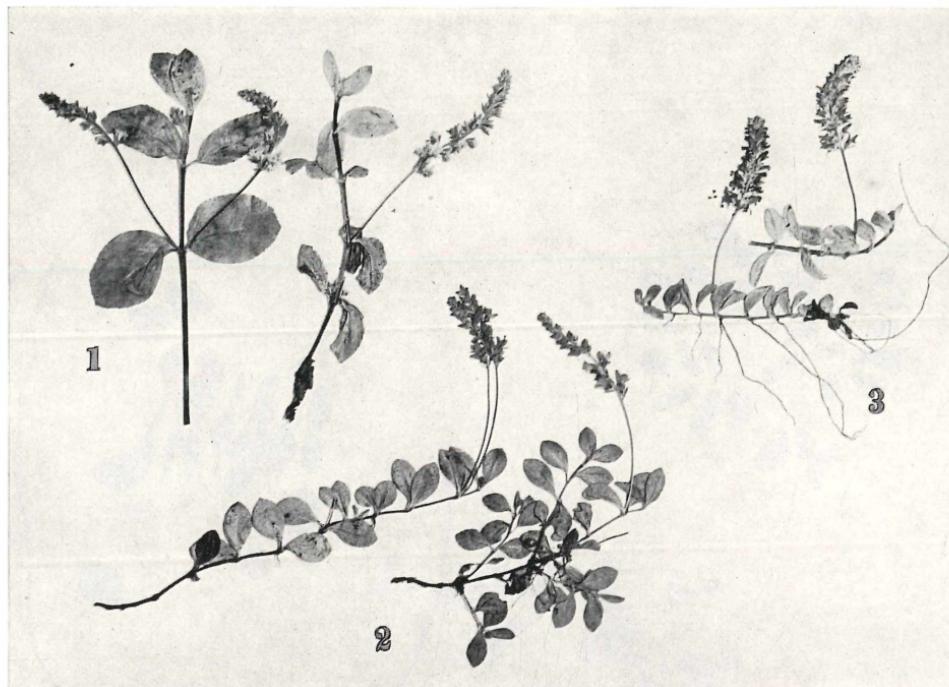
× *Veronica tournefortii*



1. *Veronica officinalis*. Sur Mélézet. Métaphase 1. $n = 18$.
2. *Veronica allionii*. Val Faetto. Début d'anaphase. $n = 9$.
3. *Veronica allionii*. Alpes Cottiennes. Métaphase somatique dans racine $2n = 18$.
4. *Veronica allionii*. \times *officinalis*. Val Faetto. Métaphase somatique. $2n = 27$.
5. *Veronica allionii*. \times *officinalis*. Infratti. Métaphase 1. (méoise.)
6. *Veronica allionii*. \times *officinalis*. Infratti. Hexades.

Tafel 3

G. Bocquet, C. Favarger et P.A. Zürcher



7. 1. *Veronica officinalis* 2. *Veronica tournefortii* 3. *Veronica allionii*